

100 лет
Карадагской
научной станции
им. Т.И. Вяземского



сборник научных трудов

ГБУ НОП РК «Карадагский природный заповедник»

ФГБУН «Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН»

100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского

Сборник научных трудов



Н.Оріанда
Симферополь
2015

УДК 502.4(061)(47+292.471)
ББК 28.68
Б ??

Печатается по постановлению Научно-технического совета Государственного бюджетного учреждения науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник» (протокол № 5 от 22.09.2015 г.) и Ученого совета Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН» (протокол № 5 от 31.08.2015 г.)

Б ?? **100 лет Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского:** сборник научных трудов / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Симферополь: Н.Орианда, 2015. – 768 с.: илл.

ISBN 978-5-9907819-4-8

Издание сборника приурочено к 100-летию юбилею Карадагской научной станции. В сборник вошли статьи, отражающие историю возникновения и развития как самого научного учреждения, так и заповедного объекта на Карадаге. Изложены результаты многолетнего мониторинга биоразнообразия и состояния морских и наземных экосистем юго-восточного Крыма, а также экспериментальных исследований в области экологической физиологии водных животных, биоакустики, репродуктивной биологии водорослей. Подчеркивается роль станции и заповедника как очагов сохранения биоразнообразия в современных экологических условиях.

Для специалистов в области охраны окружающей среды, заповедного дела, экологов, ботаников, зоологов, гидробиологов, геологов, географов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

ББК 28.68

100 years of the T.I. Vyazemsky's Karadag Scientific Station: issue of scientific papers. / Eds: A.V. Gayevskaya, A.L. Morozova. – Simferopol: N. Orianda, 2015. – 768 p.: fig.

ISBN 978-5-9907819-4-8

This volume is dedicated to 100-years anniversary of Karadag biological station. The articles concerning history of establishment and further development as well as the station and nature reserve at the Karadag area are included. The results of long-term monitoring of biodiversity and state of coastal and terrestrial ecosystems in South-Eastern Crimea and experimental researches in ecological physiology of aquatic animals, bioacoustics, reproductive biology of algae. The important role of Karadag Biological Station and Karadag Nature Reserve as hot-spot for saving biodiversity in the modern conditions is emphasized.

The book is aimed at specialists in management of environment, ecology, botany, zoology, hydrobiology, geology and geography, as well as for students of biological specialties.

Под редакцией д-р биол. наук, проф. А.В. Гаевской и канд. биол. наук, ст. науч. сотр. А.Л. Морозовой
Рецензенты: д-р геогр. наук А.Б. Вахрушев, д-р биол. наук А.В. Ена, д-р биол. наук А.В. Празукин,
д-р биол. наук Л.Ю. Русина, д-р биол. наук Г.Е. Шульман
Ответственные за выпуск: В.И. Мальцев, технический редактор Л.В. Знаменская

ISBN 978-5-9907819-4-8

© ГБУ НОП РК «Карадагский природный заповедник», 2015
© ФГБУН «Институт морских биологических исследований РАН», 2015
© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2015
© «Н.Орианда», макет, оформление, 2015



Научная станция на Карадаге устраивается для содействия научным знаниям по всем отраслям естествознания и примыкающим к естествознанию наукам.

Т.И. Вяземский



Научная станция, едва зарождающаяся в одном из самых интересных уголков России, в Крыму... вырастет и разовьется в прочное и работоспособное учреждение на благо всему человечеству и во славу русской науки.

А.Ф. Слудский, 1912

ВЕКОВОЙ ЮБИЛЕЙ КАРАДАГСКОЙ НАУЧНОЙ СТАНЦИИ ИМ. Т.И. ВЯЗЕМСКОГО

В 2014 г. научная общественность и природоохранные организации Крыма отметили 100-летний юбилей Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского, созданной в 1914 г. в одном из живописнейших уголков Крыма – Таврической губернии Российской империи. Примечательно, что сто лет назад исполнилось 130 лет с того времени, когда Крым вошел в состав Русского царства, как его лучшая жемчужина, по выражению великой Императрицы Екатерины II.

В период между двумя революциями (1905 и 1917 гг.) в разных частях России создается сеть научных станций, ставящих своей целью комплексное изучение природы. Примечательно, что организация таких станций происходила по инициативе отдельных ученых, при поддержке меценатов. Характерным и в то же время замечательным примером освоения русскими людьми России стало создание Терентием Ивановичем Вяземским Карадагской научной станции в Восточном Крыму. Инициативу доктора медицины, врача-психиатра, приват-доцента Московского университета, вложившего в это дело все свое состояние, поддержало Общество содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х.С. Леденцова, состоящего при Императорском Московском Университете и Императорском Московском Техническом Училище, созданном в Москве в 1909 г. потомками этого виднейшего московского фабриканта. Имя Т.И. Вяземского заняло достойное место в истории России XX века.

Становление Карадагской научной станции и ее деятельность происходила в условиях сложных исторических и политических событий – от начала первой мировой войны (1914), революции (1917), гражданской войны и смены правительств в Крыму, образования РСФСР, позже СССР (1922), второй мировой войны (1941–1945), организации эвакуации Карадагской биологической станции (КБС) в начале войны (1941), возобновление работы КБС (1944), вхождение Крыма в состав УССР (1954), оставление Крыма в составе Украины (1991) после распада СССР, вхождение Крыма в состав Российской Федерации (2014). Станция была связующей базой для научных исследований, проводимых в России, базой академии наук на Черном море. По заданиям своих учреждений приезжающие ученые разрабатывали темы по геологии, фауне, флоре, гидробиологии, биохимии, физиологии животных, анатомии, морфологии, экспериментальной гидробиологии.

В разные исторические периоды Карадагская научная станция (КБС) существовала первоначально как частное научное учреждение (в составе Общества им. Х.С. Леденцова до его национализации в 1918 г., позже – составе МОИП – до 1930 г.). С 1925 г. Станция была переведена на госбюджет и состояла в ведении Главнауки РСФСР. В 1930-е годы станция была подчинена крымским организациям. В 1937 г. КБС включили в состав учреждений Академии наук УССР, после

распада СССР она продолжала находиться в ведении Национальной академии наук Украины.

Послевоенный период связан с восстановлением деятельности станции в системе АН УССР. О тесной связи КБС с ведущими институтами и вузами страны в тот период свидетельствуют архивные данные директора станции К.А. Виноградова, согласно которым только за послевоенный период (1946–1950 гг.) на КБС побывало 223 приезжих научных работника и 543 студента. Здесь работали сотрудники АН УССР из Институтов биохимии, микробиологии, гидробиологии, ботаники, лесоводства, геологии. Академия наук СССР была представлена на Карадаге сотрудниками Зоологического института, Ботанического института, Института морфологии животных им. ак. Северцева, Физиологического института им. ак. Павлова, институтов Океанологии, географии, Горючих ископаемых, Геологических наук, Леса, Морского гидрофизического института, Минералогического музея, Геологического музея им. ак. Карпинского, Крымского филиала, Севастопольской биологической станции. Академия медицинских наук СССР была представлена на Карадаге сотрудниками институтов экспериментальной медицины, эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. ак. Павлова. Всесоюзная Академия сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина посылала на Карадаг сотрудников Никитского ботанического сада им. Молотова, Крымского института защиты растений, Всесоюзного института растениеводства (ВИР). Научно-исследовательские учреждения Министерства рыбной промышленности СССР были представлены на Карадаге сотрудниками Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Азово-Черноморского института рыбного хозяйства и океанографии (АЗЧЕРНИРО), Московского Технического института рыбной промышленности им. Микояна. Научно-исследовательские учреждения системы Главного управления гидрометеорологической службы СССР были представлены на Карадаге сотрудниками Государственного океанографического института (ГОИН), Карадагской актинометрической обсерватории. Из числа университетов Советского Союза можно назвать 14, которые весьма интенсивно пользовались Карадагской биологической станцией: МГУ, ЛГУ, Казанский, Киевский, Харьковский, Одесский, Томский, Днепропетровский, Горьковский, Среднеазиатский, Тбилисский, Узбекский, Ужгородский, Молотовский. Примечательно, что некоторые из студентов этих университетов впоследствии становились сотрудниками Карадагской биологической станции. Из медицинских высших учебных заведений, воспользовавшихся станцией, следует назвать Киевский медицинский институт им. ак. Богомольца, Харьковский медицинский институт, Киевский стоматологический институт, Крымский медицинский институт им. Сталина. Здесь работали и аспиранты Украинского научно-исследовательского института экспериментальной биологии им. академика Богомольца. Здесь бывали студенты педагогических институтов – Киевского, Крымского, Сумского. Геологические вузы были представлены на Карадаге сотрудниками и студентами Московского геолого-разведочного института им. С. Орджоникидзе, Днепропетровского горного института, Криворожского горно-рудного института. Из сельскохозяйственных вузов на Карадаге был представлен Ленинградский сельскохозяйственный институт. Приведенный перечень контактов КБС в масштабах Союза свидетельствует о большой значимости и популярности станции как научного учреждения. В последующие годы эти связи с институтами сохранялись и развивались, появлялись новые.

С 1963 г. Карадагская биологическая станция вошла в состав Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР на правах Карадагского отделения этого института. На Карадаге был создан первый в СССР экспериментальный комплекс для работы с морскими млекопитающими. В 1979 г. решением правительства был создан Карадагский государственный заповедник в системе АН УССР. В 1997 г. заповедник стал юридическим лицом и станция как часть Карадагского филиала на правах отдела вошла в состав заповедника. В 2014 г. в связи с вхождением Крыма в состав России учреждение на региональном уровне перерегистрировано как Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник» и отнесено к ведению Главного управления лесного и охотничьего хозяйства Республики Крым. Распоряжением Правительства Российской Федерации от 7 сентября 2015 г. № 1743-р было создано федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН», которое, хочется надеяться, займет достойное место среди научных учреждений России.

За период 100-летней истории Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского, которая явилась прародительницей заповедника, здесь работали многие выдающиеся ученые России, СССР, Украины и Крыма.

Ландшафтная и эстетическая привлекательность Карадага способствовала его всестороннему изучению прежде всего как научного объекта. Кроме того, этот уголок крымской земли – древней Киммерии, привлекал внимание и вдохновлял на творчество многих писателей, поэтов, художников. По свидетельству некоторых из них, пейзажи Карадага напоминают о Корсика, Южный Прованс (Франция), Каталонию (север Испании). Здесь встречаются представители фауны древнего Средиземноморья. Большая часть элементов флоры Карадага также имеет средиземноморский характер.

Подготовленный коллективом авторов настоящий сборник научных трудов включает как исторические сведения о деятельности ученых, работавших на станции и проводивших исследования по геологии и биологии, а также архивные данные о заведующем А.Ф. Слудском, которому удалось сохранить станцию в годы гражданской войны и разрухи. В память об ученом сборник открывается докладом А.Ф. Слудского «Карадаг (в Крыму), его естественноисторическое значение, научная и промышленная будущность», прочитанным им на годовичном общем собрании Общества им. Х.С. Леденцова в 1912 г. и опубликованы более века назад (1913 г.) этим Обществом.

Традиционно в сборнике помещены разделы по флоре и растительности (материалы представлены сотрудниками ГБУ НОП РК «Карадагский природный заповедник», Института ботаники НАН Украины, Никитского ботанического сада), наземной фауне. Освещены результаты гидробиологических исследований прибрежной зоны Черного моря у Карадага, проведенные специалистами Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского (ныне – Институт морских биологических исследований РАН).

В сборнике представлены результаты мониторинговых исследований воздуха, морской воды. Отдельный раздел посвящен экспериментальной морской гидробиологии.

Самостоятельное место в сборнике занимают результаты исследований по археологии Карадага.

Авторы приносят благодарность к.г.н. О.О. Ставровой (Институт геологии рудных месторождений, петрографии, минералогии и геохимии РАН, г.Москва),

научному редактору энциклопедического отдела СПб ГУ(г. Санкт-Петербург) Е.И. Жерихиной за критический просмотр исторических статей сборника и ценные замечания, а также Л.В. Знаменской – главному специалисту ГБУ НОП РК «Карадагский природный заповедник» за доиздательскую подготовку настоящего сборника.

Костенко Н.С., канд. биол. наук, ученый секретарь
ГБУ НОП РК «Карадагский природный заповедник»

100 ЛЕТ НАЗАД

А.Ф. Слудский

КАРАДАГ (В КРЫМУ), ЕГО ЕСТЕСТВЕННОИСТОРИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ, НАУЧНАЯ И ПРОМЫШЛЕННАЯ БУДУЩНОСТЬ

(Доклад, прочитанный в годичном общем собрании Общества содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х.С. Леденцова 2-го декабря 1912 г.)

В “Путешественных записках” Василия Зуева¹ есть такая фраза: “Для лучшего воображения себе сего полуострова, малой землицы, но изобильно всем для составления особенного государства от самой природы снабжённой, разделяю я его на две части, на горную и плоскую”.

При моих странствиях по Крыму мне часто вспоминались эти слова Василия Зуева о малой землице. Поразительные контрасты от голых полынных степей к дремучим лесам, покрывающим горные склоны, к роскошным, богато орошённым садам, с яркой зеленью виноградников, так непривычны, так чужды нашему взгляду, что с трудом представляешь себе действительно маленькие размеры этой землицы, много уступающей по своей площади Московской губернии.

Я остановлюсь в этой заметке на описании одного уголка и тех чайний, которые с ним связываются, уголка, который для большинства лиц, даже хорошо знакомых с Крымом, звучит диким, чуждым звуком: Карадаг.

В 18-ти верстах к юго-западу от Феодосии, по шоссе, идущей на Судак, находится болгарская деревенька Коктебель. К морю тянется от неё курортный поселок. Здесь кончаются крымские степи и начинаются горы – мрачная горная группа Карадага.

Такое проведение границы крымских гор именно здесь, а не у Феодосии, требует оговорки. Вглядываясь в карту Крыма и прослеживая характерное юго-западное направление крымских гор – Балканское направление, мы видим, что у Карадага это направление меняется в юго-восточное – Кавказское, ясно выраженное хребтами Узын-Сырт, Бьюк-Янышар и Топрак-Кая, обходящими Карадаг с севера и северо-востока на расстоянии нескольких верст. Получается такое впечатление, как будто массив Карадага послужил центром встречи двух горообразующих направлений, из которых первое – Балканское резко выразилось в рельефе Карадага, но не пошло далее на восток, а второе – Кавказское вообще не получило здесь мощного развития, и быстро затухающими волнами образовало холмистые возвышенности, предшествующие Карадагу с востока, спокойные по рельефу и покрытые степной растительностью.

Но сам Карадаг под влиянием этих двух тектонических направлений принял дикие, суровые очертания. Древний вулканический очаг, смятый горообразующими силами, разбитый сбросами и сдвигами, несмотря на разрушительную сглаживающую работу воды в течение долгих веков, до сих пор сохранил грозный, величественный вид (см. рис. 1).

¹ Академик Василий Федорович Зуев (1754–1794), русский естествоиспытатель и путешественник. В 1781–82 гг. он предпринял самостоятельную научно-исследовательскую экспедицию на юг России. Описал эту экспедицию в работе “Путешественные записки от Санкт-Петербурга до Херсона” (1787). Принимал участие в переводе “Естественной истории” Ж. Бюффона. Переводил на русский язык Палласа. Автор первого русского учебника по естествознанию “Начертание естественной истории” (1786)

Издание Общества содействия успехам опытных наук и ихъ практическихъ примѣненій
имени Х. С. Леденцова.

А. Ф. Слудскій.

КАРАДАГЪ (ВЪ КРЫМУ),

ЕГО ЕСТЕСТВЕННОИСТОРИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНІЕ, ≡≡≡
≡≡≡ НАУЧНАЯ И ПРОМЫШЛЕННАЯ БУДУЩНОСТЬ.

(Докладъ, прочитанный въ годичномъ общемъ собраніи Общества содействия успѣхамъ опытныхъ наукъ и ихъ практическихъ примѣненій имени Х. С. Леденцова 2-го декабря 1912 г.).

МОСКВА

ТИПОГРАФІЯ «РУССКАЯ ПЕЧАТНЯ» (АРЕНДУЕМЫЕ С. Б. ДОПОВИЦЪ). БОЛЬШАЯ САДОВАЯ, Д. № 14.
1913.

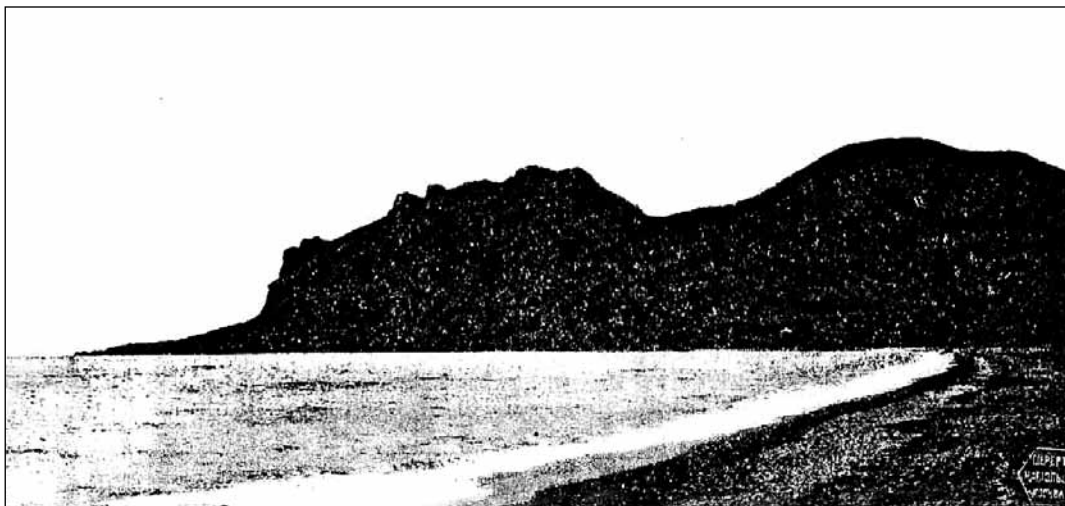


Рис. 1. Карадаг от Коктебеля

У подножия его с южной стороны находится имение доктора Терентия Ивановича Вяземского. В этом имении, на берегу моря, при участии проф. Льва Захаровича Мороховца им устраивается научная станция.

Здание станции построено у самого берега широкой открытой бухты, на высоте восьми сажен над морем (см. рис. 2). С южной стороны (к морю) здание имеет два этажа, в каждом этаже по четыре просторных комнаты. Площадь, занятая этой частью здания, равняется 25x19 арш. С северной стороны, благодаря уклону почвы, ниже тех двух этажей прибавляется ещё один этаж, занятый двумя комнатами и обширной стеклянной верандой (10 x 30 арш. см. рис. 3). Расположение этой веранды на северной стороне представляется весьма удобным, т.к., несмотря на изобилие света, она совершенно защищена от прямых солнечных лучей, что очень важно при условиях не только летней, но и зимней работы в Крыму. Ниже веранды имеется ещё один этаж, который может быть использован как удобное и просторное помещение для аквариумов.

Внизу, около станции, построена бетонная цистерна для сбора дождевой воды, рассчитанная на 10000 ведер.

К северу от главного здания станции находится второе здание, которое будет служить жилым помещением для администрации станции и лиц, работающих на ней (рис. 4). Два этажа его заключают в себе четыре большие комнаты – внизу, и восемь маленьких – наверху. Все комнаты будут иметь отдельные выходы.

Оба здания приспособляются для зимнего жилья, с двойными рамами и печами, что даст возможность станции функционировать круглый год.

По замыслу устроителя станции, она должна служить для научной работы по всем отделам естествознания. Конечно, изучению моря и его жизни будет отведено почётное место: предполагается установка обширных, отапливаемых зимой аквариумов и соответствующее оборудование для ведения физиологических и биологических исследований. Но и другие отделы естествознания не позабыты: так, одна зала приспособляется для химической лаборатории (вытяжной шкаф, бетонный пол), другая для ботанических работ и т.д.

В полуверсте от станции находится санатория, а в ней главная ценность всего Карадага: библиотека, которая вызывает невольное изумление посетителей – любимое детище и гордость владельца Карадага (рис. 5).

Получить вполне ясное представление о тех богатствах, которые заключает в себе эта библиотека, не представляется в настоящее время возможным, так как каталог её далеко не закончен, а недостаточные размеры помещения не позволяют привести её в порядок, пригодный для пользования. Мне думается, что она заключает в себе до 30 – 50 тысяч томов, причем главную ценность составляют полные серии изданий различных ученых обществ и академий, как иностранных, так и русских. Чтобы не быть голословным, приведу несколько случайных примеров имеющихся в этой библиотеке изданий:

- Archives des sciences physiques et naturelles (Geneve).
- Annales des sciences naturelles (оба отдела – ботанический и зоологический по 160 том. каждый).
- Histoire et Mémoires de l'Academie Francaise (с 1666 г.).
- Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der K.K. Akademie der Wissenschaften. Wien.
- Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft.
- Monatsschrift & Sitzungsberichte der K. Preussischen Akademie der Wissenschaften. Berlin.
- Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae naturae curiosorum. (1757 – 1898).
- Philosophical Transactions of the Royale Society of London (с 1660 г. – первого года издания).
- Proceedings of the Royale Society of London.
- Бюллетени, Мемуары и Записки Императорской Академии Наук.
- Bulletin de la société Impériale des naturalistes de Moscou (с 1-го №, без пропусков).
- Записки Имп. Русского Географического Общества.
- Записки Кавказского отделения Имп. Русского Географического Общества.
- Записки Западно-Сибирского Отдела Имп. Русского Географического Общества.
- Записки Имп. Русского Археологического Общества
- Записки Имп. Одесского Общества Истории и древностей.
- Горный журнал.

Не отсутствуют и американские издания, как напр. Annual Report of the United States Geological Survey и др.

Приведенный список может дать, конечно, только представление об общем характере собранных на Карадаге книжных сокровищ; я назвал или те издания, которыми мне самому приходилось пользоваться на Карадаге, или те, которые особенно ценятся хозяином Карадага – Т.И. Вяземским. Но должен упомянуть, что кроме этих изданий периодического характера, в библиотеке имеется громадное количество монографий по всем отраслям естествознания, медицины и археологии, подчас весьма ценных, как например все вышедшие до настоящего времени тома Paléontologie Francaise, богатейшие атласы, обширная коллекция карт, всевозможные издания справочного характера и т. д. Библиотека, имеющая такое основное ядро, вполне может обслуживать даже широко задуманное учебное учреждение, как Карадагская научная станция.

Итак, – два здания станции у моря и библиотека, которой нет цены – на денежные знаки нельзя перевести её научную ценность – вот то, что имеется на Карадаге в настоящее время налицо. Но есть основание думать, что устройством станции не закончится развитие Карадага как научного центра.

Так, Таврическим Губернским Земством ассигнованы суммы на устройство на Карадаге метеорологической обсерватории, и уже приобретены необходимые для производства наблюдений приборы; к устройству ее будет приступлено немедленно по открытии научной станции. Есть разговоры и о том, что одно частное лицо желает построить на одной из вершин Карадага астрономическую обсерваторию.

Что же может дать Карадаг, как местность для научного центра и как объект для работы исследователя?

Мне пришлось быть однажды на главной вершине Карадага – на Святой горе в ясный осенний день, когда полное отсутствие тумана позволяло видеть самые последние дали. На юг расстилалось Чёрное море, на юго-запад рядом кулис тянулся Южный берег с Аюдагом и вершинами Яйлы, севернее рядом холмов вздымалась внутренняя горная часть Крыма, покрытая густыми лесами, ещё севернее начинались степи, гладкие и ровные, и голубая полоса Азовского моря обрамляла Керченский полуостров с небольшими возвышенностями на конце; а прямо к востоку, в сильный бинокль, виднелись за горизонтом Чёрного моря туманные очертания Кавказских гор. Море, горы и степь – вот что предлагает в богатом сочетании природа Карадага для работы исследователя. Какие же вопросы могут быть здесь поставлены для разрешения?

Мне, как геологу, пришлось ближе всего ознакомиться с Карадагом с точки зрения его геологического строения и убедиться, что с этой стороны он представляет исключительный интерес, обширное поле для научной работы и очень поучительный пример ископаемого вулкана, на котором можно видеть разнообразные проявления древней вулканической деятельности. Здесь имеются и рыхлые вулканические выбросы – пеплы, превращенные в туфы, частью морского происхождения, бомбы, брекчии и т. д., и продукты вулканических излияний – лавовые потоки и покровы, жилы и дайки (рис. 6 и 7). Но здесь же можно изучать и глубинные образования типа лакколлитов (рис. 8), явления контакта и метаморфизма и пр.

Интересно и петрографическое изучение этой местности: на ничтожном расстоянии здесь имеются выходы пород четырех типов – андезиты, дациты, мелафиры и сильно стекловатая порода порфириковой структуры.

Тектоника Карадага очень сложна. И осадочные, и массивные породы смяты и изогнуты, на каждом шагу встречаются зеркала скольжения, свидетельствующие о том, как массы двигались и ползли одни по другим. Весь вулканический массив выведен из своего первоначального положения, изломан и оборван Крымским сбросом, так что большая часть его, вероятно, находится на материке, опустившаяся часть которого образует теперь дно Чёрного моря.

Денудационные процессы превратили береговые хребты Карадага (Карагач и Кош-кая) в фантастические города с башнями, стенами и бойницами, арками и колоннами. Это местность исключительной красоты, но крутой скат к морю делает ее мало доступной и ходьба по ней сопряжена с постоянным риском – приходится пользоваться при передвижении не только ногами, но в той же мере и руками (рис. 10 и 11).

В осадочных породах, зажатых в эруптивной толще, мне удалось собрать богатую палеонтологическую коллекцию, преимущественно аммонитов, хорошей сохранности и весьма разнообразную по числу родов и видов. Эта коллекция позволяет определить время вулканической деятельности Карадага эпохой келловей, а факт существования вулкана юрского времени интересен уже сам

по себе, так как о вулканической деятельности в этот период неизвестно почти ничего².

Сложное геологическое строение Крыма далеко не укладывается в рамки прежних схематических представлений. Многолетняя работа Геологического Комитета над составлением карты Крыма до сих пор еще не опубликована. Экземпляр этой карты имеется в Музее Таврического Губернского Земства. Вглядываясь в эту карту, мне пришлось убедиться, что она раскрывает ряд совершенно новых проблем в изучении геологии Крыма, но в то же время является уже устаревшей в некоторых своих частях. Кроме того, десятиверстный масштаб ее дает мало деталей. Думается, что и после окончательного опубликования этой карты, несмотря на ее краеугольное значение в деле геологического изучения Крыма, останется еще очень много работы. Карадаг, как тип крымского вулкана юрского времени может объяснить некоторые факты, наблюдаемые в других местностях Крыма, а также дать некоторые данные для уяснения сложной тектоники Крыма. Во всяком случае, это место представляет серьезный интерес для геолога.

Минералогам Карадаг уже давно известен, как одна из самых интересных и богатых минералами местностей Крыма. Я приведу список минералов, собранных мною при моих экскурсиях, список, конечно, далеко не исчерпывающий, т. к. мне нельзя было обращать много внимания на минералогическое коллектирование. Коллекция обрабатывается А.Е. Ферсманом, с любезного разрешения которого привожу произведённые им определения:

1 – 2. Пирит, марказит.

3 – 7. Кварц, халцедон, агат, полуопал, аметист.

8 – 10. Кальцит, доломит, бурый шпат.

11 – 12. Гипс, барит.

13 – 20. Анальцит, десмин, гейландит, ломонтит, апофиллит, датолит, натролит, мезолит.

21 – 22. Селадонит, делессит.

Минералы микроскоп. в составе пород:

23 – 30. Авгит, магнетит, плагиоклазы, ромб, пироксены, оливин, хлорофенит, апатит, пирит.

Что касается до флоры Карадага, то те данные, которые мне удалось собрать, сводятся к следующему:

Флора восточного Крыма почти не исследована³. Между тем необыкновенное богатство крымской флоры вообще и физико-географические особенности, отличающие именно восточную часть Крыма, заставляют предполагать, что эта флора может иметь большой интерес. Местность Карадага представляет на незначительном протяжении совершенно различные станции; степная растительность надвигается на горы и борется с горной: мне приходилось видеть экземпляры ковыля на полянках горных лесов. Разница в климатических условиях северных и южных склонов сказывается здесь очень резко: целый ряд растений, покрывающих южные склоны, не растёт на северном. Такова, например, фисташка, которая вместе с дубом и кизилем составляет древесную поросль Карадага. Совершенно своеобразную станцию представляют солончаки Коктебели, и со-

² См. Dr. Karl Schneider. Die vulkanischen Erscheinungen der Erde, Berlin, 1911, стр. 136: "Insbesondere kann die Iurazeit als eine Periode der völligen Ruhe vulkanischer Tätigkeit bezeichnet werden". Хотя это утверждение не вполне точно, но оно показывает, как скудны наши сведения о вулканической деятельности этой эпохи.

³ См. статью В.И. Талиева. Вопросы ботанического исследования Крыма. Записки Крымского Общества Естествоиспытателей и Любителей Природы. Т. I. 1911 г.

вершено другую – роскошная, богато орошённая и покрытая зеленью Отузская долина (рис. 9). Кроме того, на характере растительности резко отражается разнообразие почв Карадага: не этим ли надо объяснить, что в лесах, растущих на вулканических туфах, я не мог найти ни одного представителя семейства орхидных?

Насколько мало изучены эти места можно судить по тому, что в литературе, насколько мне известно, нет указаний на присутствие здесь крымской сосны, граница распространения которой проводится обыкновенно значительно западнее. А между тем именно здесь, в восточном Крыму, который по характеру гор стоит ближе к Кавказу, чем к западному Крыму, надо искать решения таких задач, как вопрос о балканском или кавказском происхождении крымской флоры.

Низшие растения – мхи, лишайники, пресноводные водоросли и грибы – не исследованы. Морские водоросли, в изобилии населяющие бухты Карадага, достигают здесь исключительно пышного развития и разнообразия. Характерны для Карадага “цистозиро-кораллиновые” заросли⁴.

Чтобы дать некоторое представление о том, что именно может встретить ботаник, экскурсируя по Карадагу, приведу следующий список⁵:

Thallophyta.

Polyporus lucidus. Leysser. Карадаг.

Filices.

Adiantum Capillus. Veneris L. Карадаг.

Ceterah officinarum Wild. Карадаг.

Gnetaceae.

Ephedra vulgaris Rich. Карадаг.

Chenopodiaceae.

Beta trigyna W. et K. Карадаг.

Salsola Kali L. Коктебель.

Caryophylleae.

Saponaria glutinosa M. B. Карадаг.

Dianthus Carthusianorum. L. Карадаг.

”*leptopetalus.* Wiled. Карадаг.

Scleranthus perennis. L. Карадаг.

Ranunculaceae.

Nigella arvensis. L. Карадаг

Delphinium consolida. L. Карадаг.

”*divaricatum.* Ledeb. Коктебель.

Adonis aestivalis. L. Карадаг.

Papaveraceae.

Papaver Rhoeas. L. Карадаг.

Glaucium corniculatum. Curt. *phoeniceum* M. B. Карадаг.

Cruciferae.

Cakile maritima. Scop. Карадаг.

Capparidaceae.

Capparis spinosa. L. Коктебель.

Resedaceae.

Reseda lutea. L. Карадаг и Коктебель.

⁴ См. Емельяненко. К вопросу о распределении флоры и фауны у крымских берегов в Черном море. Киевское О-во Любит. Природы, 1911 г.

⁵ Этот небольшой гербарий был собран мною при содействии Е. Н. Антушевой. Определения носят предварительный характер и произведены Н. Ф. Слудским. Часть гербария ещё не определена.

Crassulaceae.

Sedum pallidum. М. В. Сюрю-кая.

Papilionaceae.

Hedysarum tauricum. Pall. Коктебель.

Trifolium arvense L. Коктебель.

Melilotus officinalis (L.) Desr. Коктебель.

Dorycnium herbaceum. Vill. Сюрю-кая

Oxytropis Pallasii Pers. Карадаг.

Trigonella spicata Sm. Карадаг.

Coronilla varia L. Карадаг.

Onobrychis viciaefolia Scop. Карадаг.

Zygophyllaceae.

Peganum harmala L. Коктебель.

Zygophyllum Fabago. L. Сюрю-кая.

Rosaceae.

Potentilla bifurca L. Карадаг.

Rubus ulmifolius Schott. Карадаг.

Agrimonia eupatoria. L. Карадаг.

Filipendula hexapetala. Gilib. Сюрю-кая.

Poterium sanguisorba. L. Сюрю-кая.

Geraniaceae.

Erodium cicutarium. L'Herit. Карадаг.

Euphorbiaceae.

Euphorbia paralias. L. Карадаг.

Euphorbia virgata. W. K. Карадаг.

Mercurialis annua. L. Карадаг.

Anacardiaceae.

Cotinus coggygria. Scop. Коктебель

Rhamnaceae.

Paliurus aculeatus. Lam. Коктебель

Malvaceae.

Althaea cannabina. L. Карадаг.

Umbelliferae.

Caucalis daucoides. L. Коктебель.

Caucalis latifolia. L. Коктебель.

Bupleurum rotundifolium. L. орасум. III. Карадаг.

Plumbaginaceae.

Goniolimon speciosum. L. (Boiss). Коктебель

Asclepiadaceae.

Cynanchum acutum. L. Карадаг.

Convolvulaceae.

Convolvulus cantabrica. L. Карадаг.

Labiatae.

Teucrium Polium. L. Карадаг.

Ziziphora taurica. L. Карадаг.

Thymus Callieri Borb. Карадаг.

Salvia verbenacea L. Карадаг, около биологической станции.

Phlomis pungens. Willd. Сюрю-кая.

Stachys lanata. Jacq. Сюрю-кая.

Borragineae.

Onosma echioides. L. Карадаг.

Heliotropium europaeum. L. Коктебель

Solaneae.

Solanum nigrum L. Карадаг.

Scrophulariaceae.

Veronica spicata L. Сюрю-кая.

Linaria genistifolia. Mill. Коктебель.

Verbascum phlomoides. L. Коктебель.

Orobancheae.

Orobanche spec. Карадаг.

Cucurbitaceae.

Ecballium elaterium. Rich. Коктебель.

Dipsaceae.

Cephalaria transylvanica (L). Schrad. Карадаг.

Compositae.

Chrysanthemum millefoliatum. L. Коктебель.

Helichrysum graveolens. Boiss. Карадаг.

Inula germanica. L. Коктебель.

Aster divaricatus Schmalh. Карадаг.

Chondrilla juncea. L. Карадаг.

Centaurea Polia L. Карадаг.

"*solstitialis*. L. Карадаг.

"*virgata*. L. Squarrosa, Boiss. L. Карадаг.

Anthemis tinctoria. L. Сюрю-кая.

Xeranthemum annuum. L. Коктебель

Gramineae.

Stipa pennata. L. Карадаг.

Dactylis glomerata. L. Карадаг.

Triticum cristatum Schreb. Карадаг.

Изучение фауны Крыма находится, быть может, в ещё менее совершенном состоянии, чем изучение растительности. Наши сведения о млекопитающих Крыма почти не подвинулись вперёд после работ Кесслера, Никольского и Молчанова. А между тем одним из московских зоологов при первом же просмотре присланной недавно для обработки коллекции Музея Таврического Губернского Земства найден несомненно новый вид хомяка: я привел этот пример, чтобы показать, что даже систематическое изучение млекопитающих, которыми Крым сравнительно беден, отнюдь не может считаться законченным, не говоря уже о целом ряде более сложных задач зоогеографического и биологического характера.

Изучение фауны птиц представляется ещё более интересным, во-первых, благодаря тому, что довольно значительное число видов имеет в Крыму зимовки, как, например, многие водоплавающие, а во-вторых, потому, что через Крым проходит пролётный путь – большой птичий тракт, названный Мензбиром *Via Pontica*. Пролет по восточной ветви этого пути мне пришлось наблюдать на Карадаге осенью 1910 г. Кроме того, по степной части Крыма проходит другой пролётный путь – *Via Anatolica*.

Остальные отделы крымской фауны изучены очень мало, но те данные, которые имеются, указывают на некоторые загадочные явления. Так, например, исследования Ретовского показали весьма своеобразный характер фауны моллюсков, среди которых имеется громадное число (42 процента) форм эндемичных для Крыма и значительное число кавказских видов.

Связь с Кавказом и вопрос о происхождении крымской фауны, ее близость к фауне Азии, как это указывал Никольский⁶, или родство ее с Балканами и объединение горной части Крыма в зоогеографическом отношении с Балкано-малоазиатской провинцией, как это делает Семенов⁷, и те же вопросы по отношению к флоре Крыма – это задачи, разрешение которых требует долгой и тщательной подготовительной работы. Я полагаю, что научная станция на Карадаге, в местности, находящейся наиболее близко к Кавказу и отличающейся от западного Крыма, как я уже указал, иным характером гор, и притом в местности, до сих пор почти не исследованной, несомненно привлечет внимание зоологов.

Морская фауна Карадага отличается большим разнообразием и богатством. Небольшие бухточки, огражденные отвесными стенами (рис. 12, 13, 14, 15), сильно прогреваются солнцем, благодаря чему роскошно развивается водная растительность; эти подводные леса дают удобное пристанище и изобильную пищу для многочисленных представителей морского населения. Физико-географические особенности Карадага сказываются и на характере морской фауны, придавая ей своеобразные черты: так, по свидетельству Емельяненко, *Actinia equina zonata* Rathae, типичная для севастопольских и ялтинских берегов, сменяется здесь ярко окрашенной разновидностью *Actinia equina tipica*, типичной для Средиземного моря.

Не останавливаясь подробнее на тех вопросах и задачах, которые предстоит разрешить исследователям Крыма, я позволю себе напомнить, что вопрос о всестороннем изучении Крыма был поднят ещё в 1879 году Карлом Фёдоровичем Кесслером, по инициативе которого был учреждён при С.-Петербургском Обществе Естествоиспытателей Крымский Комитет, деятельность которого, к сожалению, прекратилась. Предложение об основании Крымского Комитета было внесено на рассмотрение 6-го съезда русских естествоиспытателей и врачей, причем К.Ф. Кесслером была приведена подробная мотивировка этого предложения. Мотивировка Кесслера сохранила всё своё значение до настоящего времени, а потому напомню её заключительную часть полностью:

“Давно уже общеизвестно, что везде существует самая тесная связь между климатическими и геологическими условиями данной страны или данной местности с одной стороны и между растущими в ней растениями и живущими в ней животными с другой стороны; имеется множество сочинений, в которых указывается на зависимость животных и растений от внешней их обстановки и излагаются более или менее важные наблюдения и исследования, подтверждающие эту зависимость. Но дело в том, что до настоящего времени, сколько мне известно, нет ни одной страны, нет ни одной и самой небольшой местности, которая была бы сполна исследована в этом отношении. Мы имеем, конечно, множество сочинений, посвященных флористическому или фаунистическому изучению разных стран, но мы не имеем ни одного сочинения, которое обнимало бы собою полное естественноисторическое описание какой-либо страны, т. е. подробное изложение геологии и климатологии страны, вместе с исчислением всех встречающихся в ней видов и разновидностей растений и водящихся в ней видов и разновидностей животных и вместе с указанием зависимости, в которой флора и фауна находятся с одной стороны от геолого-физических условий страны и с другой стороны взаимно одна от другой. Составление подобного всестороннего естественноисторического описания страны несомненно сопряжено с огромными трудностями и далеко не по силам одного человека; но всё же оно желательно, потому что дало бы нам

⁶ См. отчет А.М. Никольского в трудах 8-го съезда Русских Естествоиспытателей и Врачей. Петербург, 1890 г.

⁷ А. Семенов. Несколько соображений о прошлом фауны и флоры Крыма. Зап. Импер. Акад. Наук, Т. 8, № 6.

возможность разъяснить многие явления в жизни растений и животных, которые остаются для нас трудно понятными, и вообще позволило бы нам глубже вникнуть в законы, управляющие органическим миром.

Вот мне и сдаётся, что Таврический полуостров как раз составляет страну, в высокой степени пригодную для составления её полного естественноисторического описания и вместе с тем вполне достойную такого описания. С одной стороны полуостров этот является почти совершенно отдельным и самостоятельным и пользуется такую самостоятельностью, как кажется, уже с очень давних времён, о чём несомненно свидетельствуют различные виды животных, ему исключительно свойственных, как напр., *Lacerta taurica*, *Barbus tauricus*, *Procerus tauricus*; а с другой стороны он вмещает в себе такие разнообразные отношения геологические и физико-географические, что может служить страной образцовой для изучения того влияния, какое подобные отношения оказывают на царство растительное и царство животное. На нём находятся и довольно высокие горы и очень обширные степи, имеются и разнообразные долины и глубокие пещеры, встречаются и быстротечные речки и более или менее мертвящие солёные озёра.

Есть кроме того и еще одно обстоятельство, которое в известном смысле вызывает нас к самому тщательному естественноисторическому изучению Крыма, а именно то обстоятельство, что подробное исследование флоры и фауны Крымского полуострова может дать нам в руки чрезвычайно важные факты для истории геологических изменений, совершившихся в окрестных странах. Даже те скудные сведения, которые мы имеем в настоящее время насчет фауны Крыма, уже позволяют нам сделать в этом отношении разные интересные выводы. Так, например, отсутствие в Крыму таких животных, как векши (*Sciurus vulgaris*), зеленой ящерицы (*Lacerta viridis*), веретеницы (*Anguis fragilis*) и травяной лягушки (*Rana fusca*) указывает как бы на то, что Таврический полуостров в послеледниковый период, а может быть и в ледниковое время, не имел никакого сообщения с лесистой частью южно-российского материка, а напротив, нахождения в Крымской горной полосе благородного оленя (*Cervus elaphus*) и дикой козы (*Cervus capreolus*) на прежнюю связь Крымских гор с горами Кавказскими; наконец, существование в Крыму совершенно обособленных и исключительно ему принадлежащих видов животных, о чем я только что упоминал, заставляют нас предполагать, что если не весь полуостров, то по крайней мере южная горная половина его в продолжении весьма значительного периода оставалась вполне обособленною, совершенно разделенною от ныне существующих пограничных с нею стран". Далее Кесслер указывает на крайнюю недостаточность и отрывочность наших сведений о Крыме.

Возвращаясь снова к Карадагу, я должен указать ещё на возможность развития здесь (и, может быть, в довольно крупном масштабе) добычи так называемых "пуццолан". Пуццоланами называются вулканические туфы, отличающиеся значительным процентным содержанием растворимого кремнезёма и обладающие некоторыми особенными свойствами. В смеси с известью они дают прочное связующее вещество, что было известно уже древним римлянам: на пуццолане построен Колизей и другие римские постройки. Но при современных условиях строительного дела пуццолана не была бы в состоянии успешно конкурировать с искусственными цементами, если бы не обладала драгоценным свойством: прибавка пуццоланы в известной пропорции к цементному раствору сообщает последнему высокую стойкость против разрушающего действия морской воды. Благодаря этому такие сложные растворы незаменимы при портовых сооружениях.

До последнего времени значительные количества пуццоланы ввозились в Россию из других государств. Но в 1907 году по инициативе В.И. Чарномско-

го были предприняты изыскания пуццолан в пределах России, причём главное внимание было обращено на Карадаг. Изыскания были успешны, и в 1908 году в журнале «Цемент» появился отчет о произведенных изысканиях. К сожалению, лицо, командированное на Карадаг для этой работы, было не сведуще по геологии (инженер-технолог), а потому всё, кроме самого факта присутствия на Карадаге пуццолановых туфов, является совершенно фантастичным в этом отчете: за туфы были приняты делювиальные наносы и на этом построены все дальнейшие заключения. Полагаясь на этот отчет, образовалась недавно компания для разработки пуццолан, которая вот уже год усердно копает делювий на склонах Карадага, между тем как коренные залежи остаются нетронутыми.

Значение Карадагских пуццолан в настоящее время ещё нельзя учесть, но если принять во внимание выгодное положение залежей у берега моря (рис. 16) и то громадное развитие портового строительства, которое предвидится на ближайшее время, то можно думать, что это значение будет весьма велико, но, конечно, при условии правильной постановки пуццоланового дела и серьезного и вдумчивого отношения к нарождающейся отрасли промышленности. Одним из важных условий является подробное геологическое изучение Карадага, т. к. при указанной мною сложности его строения разработка пуццолан требует осторожности, как вследствие дизъюнктивных дислокаций, так и благодаря своеобразным условиям отложения вулканических туфов в области прибрежного, а может быть и подводного вулканического очага.

На этом я кончаю описание Карадага. Мне думается, что открытие новой научной станции является вполне своевременным. Необычный быстрый темп жизни последних десятилетий выдвигает перед человечеством всё новые и новые вопросы, а вместе с ними и грозные призраки мировых бедствий, которые наступят рано или поздно и с которыми придется считаться – если не нам, то нашим потомкам. В далеком будущем человечеству грозит железный голод, не за горами тот момент, когда людям не будет хватать минерального топлива – растительного давно уже не хватает и мы хищнически растрачиваем запасы солнечной энергии минувших геологических периодов и быстрыми шагами идем к банкротству. Да и в настоящее время человечество не может похвастаться полным благополучием, вырождаясь и вымирая под действием органических ядов. По мере роста положительных сторон культуры растут и отрицательные стороны её: наука должна их компенсировать, и чем труднее переживаемый момент, тем большие требования жизнь предъявляет науке. В годину тяжелого испытания поздно будет оттачивать оружие для борьбы с ним – оно должно быть отточено в мирное время. И мне кажется, что такие институты, подобные Карадагскому, – необходимые крепости для борьбы за жизнь и счастье человека.

Америка поняла это, – об этом свидетельствуют обширные учреждения Карнеги.

Поняла это и Западная Европа – вспомним, например, о Пастеровском институте.

То Общество, в заседании которого прочитано это сообщение и доклад П.П. Лазарева о Лебедевской лаборатории в университете Шаняевского, наглядно свидетельствует о том, что и в России значение опытных наук получает в настоящее время высокую оценку. И хочется верить, что научная станция, едва зарождающаяся в одном из самых интересных уголков России, в Крыму, в этой “малой землице” по выражению Зуева, вырастет и разовьётся в прочное и работоспособное учреждение на благо всему человечеству и во славу русской науки.

(Отдельный оттиск из «Временника» № 2, 1913 г.)



Рис. 2.
Карадагская научная станция.



Рис. 3.
Видъ Карадагской станціи съ сѣвера.



Рис. 4.
Домъ для работающихъ на станціи.

Рис. 5.

Рабочая комната библиотеки Карадага Въ двери—
Т. И. Вяземскій.

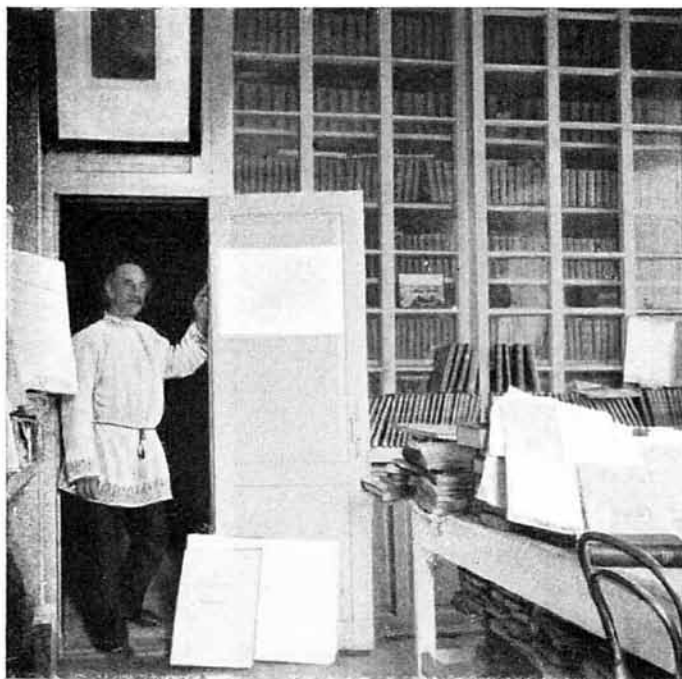


Рис. 6.

Дейка, врѣзавшаяся въ море. Хребетъ Карагачъ.

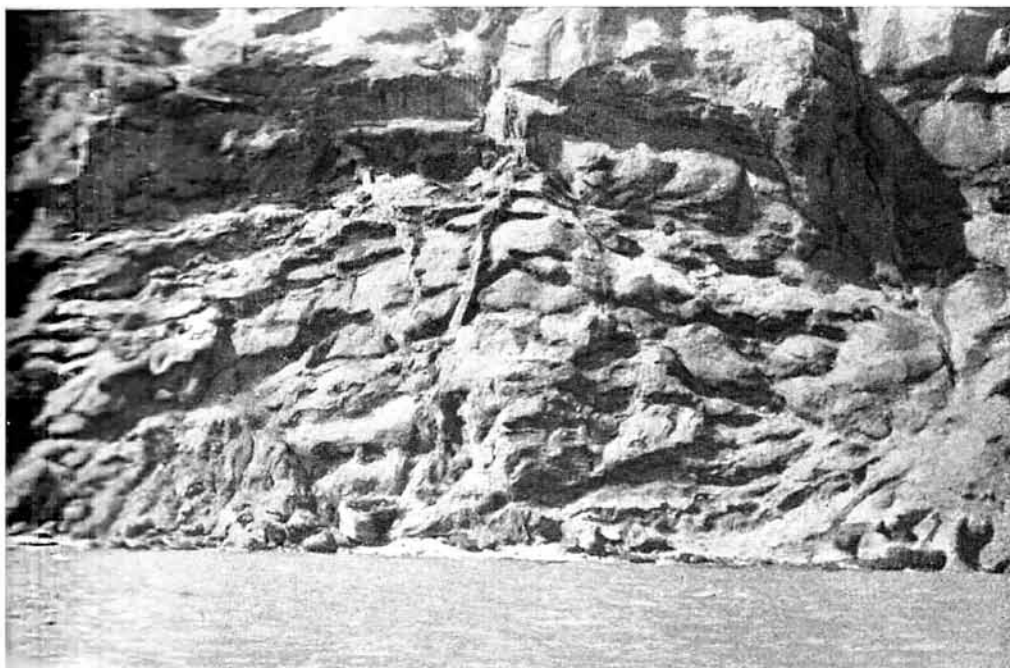


Рис. 7.
Жилы лавы въ туфахъ.



Рис. 8.
Коктебельская бухта съ сѣвернаго перевала. Вершина въ пентрѣ—лакколитъ.



Рис. 9.
Отузская долина.



Рис. 10.
Хребет Карагачь. Крутой склонъ къ морю.

Рис. 11.

Южный склон хребта Карагачь. Образования денудационных процессов.



Рис. 12.

Хребет Карагачь. Разбойничья бухта.

Рис. 13.

Скалистый берег хребта
Карагачь.



Рис. 14.

Скалистый берег хребта
Карагачь, сложенный изъ
поставленной на голову
вулканической сери.

Рис. 15.

Ворота Карадага.



Рис. 16.

Выходъ рыхлаго пуццолонаго туфа на хребтъ Карагачъ. Слева пласть твердаго туфа. Высота около 20 с. надъ уровнемъ моря.

[05:6]

B-815



ANNALES
DE LA SOCIÉTÉ D'ENCOURAGEMENT DES SCIENCES EXPÉRIMENTALES

et de leurs applications du nom de **Christophe Ledentzoff.**

Moscou.

1915 г.

Вып. 1-й.

„Временникъ“

Общества содѣйствія успѣхамъ опытныхъ
 наукъ и ихъ практическихъ примѣненій

имени Х. С. Леденцова,

СОСТОЯЩАГО

при Императорскомъ Московскомъ Университетѣ

и

Императорскомъ Московскомъ Техническомъ
 Училищѣ.

ГОДЪ VI-й.



МОСКВА

Адресъ Общества: Садовая-Земляной валъ, уг. В. Сыромятниковъ, № 47.
 ТЕЛЕФОНЪ 173-33. АДРЕСЪ ДЛЯ ПИСЕМЪ: Почтамтъ, Почт. ящ. № 685.

Организація Карадагской Научной Станціи.

1. Карадагская Научная Станція устраивается для содѣйствія научнымъ занятіямъ по различнымъ отраслямъ естествознанія (преимущественно по отдѣлу біологіи и геологіи), ихъ примѣненія къ задачамъ практики, а также для распространенія научныхъ свѣдѣній въ предѣлахъ указаннаго цикла наукъ.

2. Для достиженія указанныхъ цѣлей Станція пользуется слѣдующими путями:

а) Предоставляетъ свои лабораторіи и приборы на основаніи правилъ въ пользованіе лицъ, ведущихъ научную работу на Станціи, а также желающихъ усовершенствоваться въ какой-либо изъ отраслей естествознанія.

б) Содѣйствуетъ въ добываніи соответствующаго матеріала для работъ.

в) Сносится съ учрежденіями и лицами какъ въ Россіи, такъ и за границей въ цѣляхъ достиженія задачъ Станціи.

г) Предоставляетъ работающимъ на Станціи пользоваться бібліотекой Станціи.

д) Доставляетъ въ Общество имени Х. С. Леденцова работы для напечатанія въ изданіяхъ Общества.

е) Устраиваетъ въ помѣщеніяхъ Станціи чтенія по предметамъ, входящимъ въ кругъ дѣятельности Станціи.

3. Управление Станціей поручается Попечительной Комиссіи, состоящей изъ предсѣдателя и двухъ членовъ, избираемыхъ Совѣтомъ Общества имени Х. С. Леденцова изъ числа членовъ Совѣта, срокомъ на три года. Въ случаяхъ, требующихъ немедленнаго рѣшенія, предсѣдатель Комиссіи имѣетъ право дѣйствовать единолично, сообщая о своихъ дѣйствіяхъ на ближайшемъ засѣданіи Комиссіи.

Попечительная Комиссія избираетъ кандидата на должность Завѣдывающаго Станціей, утвержденіе и увольненіе коего принадлежитъ Совѣту. Завѣдывающій долженъ имѣть высшее образованіе и состоять членомъ Общества имени Х. С. Леденцова.

Попечительная Комиссія составляетъ и представляетъ на утвержденіе въ Совѣтъ Общества особую Инструкцію, опредѣляющую характеръ дѣятельности Завѣдывающаго. Попечительная Комиссія еже-

— 57 —

годно представляеть на утверждение въ Совѣтъ Общества смѣту и отчетъ о состояніи и дѣятельности Станціи.

4. На обязанности Завѣдывающаго лежитъ слѣдующее:

- а) Хозяйственный надзоръ по Станціи.
- б) Исполненіе прихода-расходной смѣты по Станціи.
- в) Веденіе служебныхъ книгъ по Станціи.
- г) Наемъ и увольненіе низшаго служебнаго персонала Станціи.
- б) Выдача приборо́въ и матеріаловъ работающимъ на Станціи.
- е) Завѣдываніе библиотекой Станціи.
- ж) Представленіе въ Попечительную Комиссію отчета о состояніи и дѣятельности Станціи.

Завѣдывающій получаетъ отъ Общества опредѣленное вознагражденіе и пользуется на Станціи бесплатнымъ помѣщеніемъ, отопленіемъ и освѣщеніемъ.

Завѣдывающій обязанъ въ своей дѣятельности руководствоваться Инструкціей отъ Попечительной Комиссіи.

5. Право работать на Станціи предоставляется Попечительной Комиссіей лицамъ безъ различія званія, національности и пола, представившимъ ходатайство о допущеніи къ работамъ на Станціи со стороны одного изъ ученыхъ обществъ, разрабатывающаго науки въ предѣлахъ указаннаго въ пунктѣ 1 цикла, а также соотвѣтствующихъ Института́въ и Учрежденій какъ правительственныхъ, такъ и общественныхъ или частныхъ. Въ случаѣ, если Попечительная Комиссія признаетъ нужнымъ удовлетворить поступившее ходатайство, она указываетъ время и срокъ, на который предоставляется право работать на Станціи.

Попечительная Комиссія имѣетъ право во время хода работы продлить или укоротить назначенный работающему срокъ.

Инструкція Завѣдывающему Карадагской Научной Станціей, утвержденная Совѣтомъ Общества.

1. Завѣдывающій является на Станціи официальнымъ представителемъ Общества имени Х. С. Леденцова и въ своей дѣятельности подчиняется распоряженіямъ Попечительной Комиссіи.

2. На обязанности Завѣдывающаго лежитъ наблюденіе за правильнымъ функционированіемъ Станціи и за развитіемъ ея дѣятельности въ предѣлахъ, установленныхъ Попечительной Комиссіей.

3. Завѣдывающій выполняетъ прихода-расходную смѣту по Станціи и ведетъ слѣдующія книги:

— 58 —

- А) Ивентарную книгу Карадагской Научной Станціи.
 - Б) Приходо-расходную книгу Карадагской Научной Станціи.
 - В) Книгу поступлений Карадагской Научной Станціи.
 - Г) Домовую книгу Карадагской Научной Станціи, а также и прочія книги по указанію Попечительной Комиссіи.
4. Завѣдующій избираетъ и представляетъ на утверждение Попечительной Комиссіи Помощника Завѣдывающаго. Завѣдывающій нанимаетъ и увольняетъ низшіи служебный персоналъ Станціи и рабочихъ.
5. Завѣдывающему принадлежитъ хозяйственный надзоръ за имуществомъ Станціи.
6. Завѣдывающій составляетъ и передаетъ въ Попечительную Комиссію отчеты по Станціи.
7. Завѣдывающій указываетъ работающимъ на Станціи мѣста, выдаетъ посуду, приборы, реактивы и матеріалы, согласно съ установленными Правилами для работающихъ, назначаетъ поѣздки на лодкѣ, и вообще устанавливаетъ внутреннюю жизнь Станціи согласно съ Правилами Станціи.
8. Завѣдывающій сносится по текущимъ дѣламъ Станціи со всѣми Учрежденіями и лицами какъ въ Россіи, такъ и за границей. Въ случаяхъ, выходящихъ изъ ряда текущихъ дѣлъ или особо важныхъ, Завѣдующій передаетъ соответствующія дѣла въ Попечительную Комиссію.
9. На обязанности Завѣдывающаго лежитъ охрана Библиотеки Станціи и установление порядка пользованія ею.

Правила для работающихъ на Карадагской Научной Станціи.

1. Желаящій работать на Станціи представляетъ въ Совѣтъ Общества имени Х. С. Леденцова не позднѣе 15 марта соответствующее ходатайство о предоставленіи мѣста на Станціи со стороны одного изъ ученыхъ обществъ, институтовъ или учреждений, преслѣдующихъ задачи естествознанія. Въ ходатайствѣ должны быть указаны желательный срокъ и время занятій, преслѣдуемая цѣли, а также необходимые для работы матеріалы и приборы.
2. По полученіи разрѣшенія Попечительной Комиссіи на занятіе мѣста на Станціи необходимо увѣдомить Завѣдывающаго Станціей о днѣ прибытія на станцію. Станція не принимаетъ на себя никакихъ заботъ о доставленіи работающихъ или ихъ вещей на Станцію.

3. Помѣщеніе для проживанія на Станціи можетъ быть предоставлено за плату, устанавливаемую на каждый годъ Попечительной Комиссіей. Станція не принимаетъ на себя заботы о пропитаніи. Въ случаѣ, если работающій не пріѣдетъ въ теченіе недѣли съ указаннаго имъ дня, назначенное ему помѣщеніе можетъ быть передано Завѣдывающимъ Станціей другому лицу.

4. Рабочее мѣсто указывается Завѣдывающимъ Станціей. Работающій получаетъ бесплатно мѣсто на Станціи и нѣкоторое количество необходимыхъ реактивовъ и красокъ. Дорогие реактивы могутъ быть отпущены за особую плату.

5. Микроскопъ, лупу, ножницы, пинцеты, скальпели и бритву для микронома работающій долженъ привезти съ собой. Микрономъ предоставляется Станціей.

6. Въ обращеніи съ реактивами и ядовитыми веществами работающій обязанъ соблюдать экономію и осторожность, чтобы не загрязнять помѣщеній и обстановки Станціи.

7. Матеріаль доставляется станціей только для работы, но не для массоваго составленія коллекцій.

8. Поѣздки на лодкѣ Станціи для ловли животныхъ и сбора растеній совершаются исключительно съ разрѣшенія Завѣдывающаго.

9. Станція открыта для работъ въ дни и часы согласно расписанію, вывѣшиваемому Завѣдывающимъ.

10. При отъѣздѣ работающій обязанъ сдать Завѣдывающему полученные отъ Станціи приборы и оставшіеся реактивы. Въ случаѣ порчи приборовъ работающій обязанъ возмѣстить стоимость ихъ поправки или возобновленія.

11. При отъѣздѣ работающій передаетъ Завѣдывающему письменный отчетъ о произведенной работѣ для включенія въ отчетъ Станціи.

12. Станція открыта съ 1 мая по 1 октября. Для работы на станціи внѣ этого сезона нужно особое разрѣшеніе Попечительной Комиссіи.

СОБЫТИЯ И ЛЮДИ

УДК 92

Ж.К. Владимирова, Е.И. Владимиров КАРАДАГСКАЯ ТРОПА ОБЩЕНИЯ. ДВА ДОМА – ДВА СТОЛЕТНИХ ЮБИЛЕЯ

Исторически значимые взаимоотношения двух Домов – Дома Поэта М. Волошина и Дома Науки – Карадагской научной станции (рис. 1) и ее основателей Т.И. Вяземского и А.Ф. Слудского за период с 1909 по 1929 годы и далее подробно отражены в исследовании В. П. Купченко (2002, 2007) и дополнены материалами: 1) из семейного архива А.Ф. Слудского – Симферополь (с любезного разрешения хранительницы Архива внучки А.Ф. Слудского Елены Абрамовны Оноприенко); 2) из архива Дома-музея М.А. Волошина – Коктебель; 3) из Рукописного отдела Института русской литературы (Пушкинский Дом) РАН – Санкт-Петербург; 4) из Отдела газет Российской национальной библиотеки – Санкт-Петербург.

Рассматриваемое двадцатилетие 1909–1929 можно условно разделить на три этапа.

Первый этап – 1909 – 1914 годы – до Первой мировой войны.

Симферопольская газета «Южные ведомости» в августе 1910 года в разделе светской хроники напечатала заметку «На Карадаге» – это первое сообщение о начале строительства Карадагской Научной Станции¹:

«Постройка кн. Вяземским биологической морской станции приходит в настоящее время к концу. Инициатор этого учреждения предполагает оборудовать ее на манер неаполитанской морской биологической станции. Главная задача проектируемой станции – изучение морской фауны крымского побережья. При станции будут работать видные ученые и профессора университетов. В настоящее время у кн. Вяземского живет и работает профессор Московского университета г. Павлов. Карадаг очень охотно посещается экскурсантами, с которыми профессор г. Павлов любезно делится своими знаниями. В настоящее время он занят разработкой вопроса о происхождении и строении Карадага».

В начале века созданы два культурных очага: в 1907 г. Терентий Иванович Вяземский закладывает фундамент зданий будущего «*крупного научного института*»² на Карадаге, а в Коктебеле летом 1903 г. Максимилиан Александрович Волошин начинает постройку собственного дома – будущего Дома Поэта (рис. 2).

Письма, хранящиеся в Пушкинском Доме М.А. Волошину³ от 28 июля 1910 года – Терентия Ивановича Вяземского (рис. 3, 4) и гостившей в его имении Зинаиды Владимировны Сербской (рис. 5), свидетельствуют о том, что в 1909 году «Карадагская тропа общения» между Домом Поэта и имением в Отузах «Карадаг» – уже проложена:

¹ «Южные ведомости» № 183 от 10.08.1910 г. Симферополь, с. 3 (текст приводится в современной орфографии).

² Труды Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского. Выпуск первый. Из телеграммы на имя Л.З. Мороховца от 12 января 1908 г. от Председателя Таврического Губернского Земского Собрания Нестроева. С. 9 (в статье А.Ф. Слудского «Терентий Иванович Вяземский как основатель Карадагской Научной Станции»).

³ ИРЛИ РАН. ф. 562, оп. 3, ед. хр. 379.

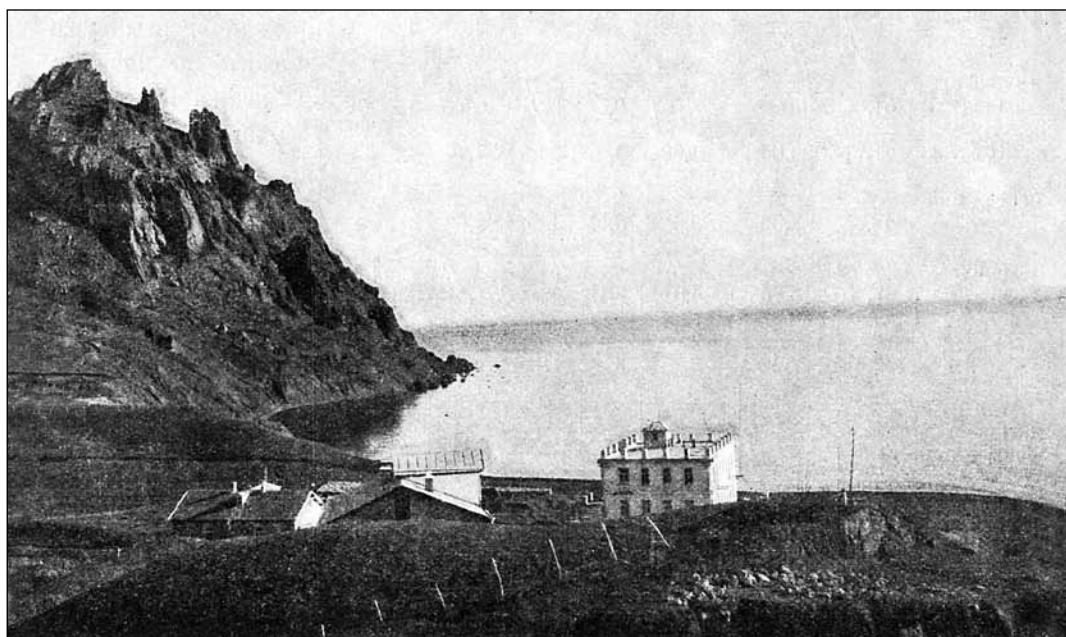


Рис. 1. Начало хребта Карадаг. Внизу – биологическая станция Т.И. Вяземского, переданная в дар Московскому университету⁴



Рис. 2. Окрестности курорта Коктебель. (Открытка 1910-х гг. Архив семьи А.Ф. Слудского.)

«Глубокоуважаемый Максимилиан Александрович.

Вы так нас избаловали прошлым годом Вашим милым обществом, что отсутствие его в течение нынешнего лета вполне оправдывает понятную просьбу к Вам. Для подкрепления своего искреннего желания видеть Вас я просил З. В. посодействовать осуществлению нашего общего желания. В надежде на это остается преданный Вам

1910.VII.28 Т. Вяземский»

К 1909 году относится и запись московского адреса Вяземского в адресной книжке поэта (Чернышевский переулок, дом Сибирякова) (Кутченко, 1982).

В 1910 году в Коктебельский дом М.А. Волошина приехал молодой геолог Александр Слудский с женой Еленой, о чем свидетельствуют воспоминания Е.Н. Слудской «Заметки о семье Слудских» (рукопись 1967 г.): «...Летом ... 1910 г. мы отдыхали в Коктебеле по указанию ... Ал[ексея] П[етровича] Павлова, ... приехав туда поездом на Феодосию, а затем 18 верст на линейке или мальпо-

⁴ Фото из журнала «Зодчий», № 4, СПб., 1915 г.



Рис. 3. Лицевая сторона визитной карточки Т.И. Вяземского

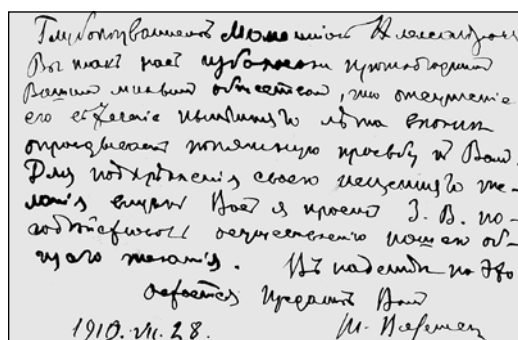


Рис. 4. Приглашение Т.И. Вяземского 28 июля 1910 г. на обороте визитной карточки

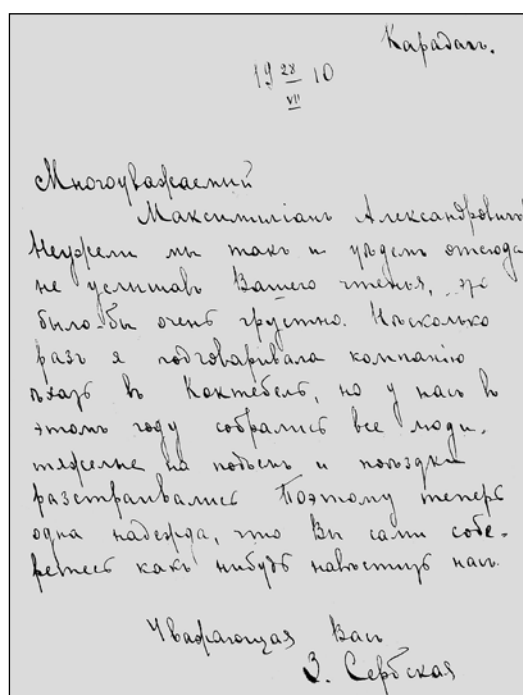
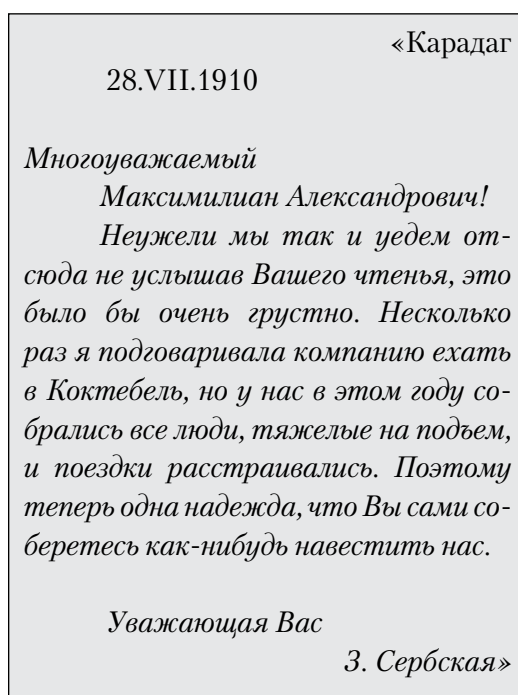


Рис. 5. 28 июля 1910 г. Письмо З.В. Сербской⁵



стом⁶ на лошадях в Коктебель. Тогда же мы и познакомились и подружился с писателем-поэтом и художником М.А. Волошиным, на даче которого (рис. 6) мы и прожили месяц».

Слудские пользуются библиотекой М. Волошина, о чем имеются сведения в «книжной тетради» Дома-музея Волошина.

Е. Н. Слудская в «Заметках о семье Слудских» отмечает: «Летом 1910 г. проф. А[лексей] П[етрович] Павлов с женой – Марьей Вас[ильевной] – проф[ессором] палеонтологии – отправились отдыхать в Коктебель, ... очутились у д[окто]ра Терентия Из[ановича] Вяземского – владельца Карадага. ... Ал. П. как геолог, очень

⁵ ИРЛИ РАН. Фонд 562, оп. 3, ед. хр. 1102.

⁶ Мальпост [фр. malle-poste] – почтовая карета (до проведения железных дорог), перевозившая пассажиров и почту (Словарь иностранных слов, «Советская энциклопедия» Москва – 1964).



Рис. 6. Дом М.А. Волошина. Вид до пристройки мастерской, [1911 г.].
Мастерская пристраивается к Дому в 1912 г.⁷

заинтересовался горами ... Вернувшись в Москву, Ал. П. рассказал А[лександр]у Ф[едоровичу] об этом интересном месте и посоветовал ему заняться изучением геологии Карадага, предложив командировать его той же осенью на Карадаг, договорившись предварительно с Тер. Ив., что он устроит А. Ф. жить у себя. ... и в начале октября 1910 г. мы отправились на Карадаг. ... Мы застали там отъезжающим самого Тер. Ив. Вяземского и его последних обитателей – пациентов. Он предоставил в наше распоряжение весь дом ... Дом большой, двухэтажный, расположенный довольно высоко на горе в $3/4 - 1/2$ верстах от моря с замечательным видом на горы с исключительно своеобразным по красоте рельефом ... А.Ф. сразу же начал ежедневные экскурсии в горы ... Тогда и там он начал свою работу «Геологическое прошлое Карадага в Крыму», напечатанную в 1911 году⁸. Работал он с большим увлечением, все больше и больше восхищаясь красотами и научной ценностью природы Карадага ... мы приезжали на Карадаг с весны, и до конца сентября проводили время в работе – А. Ф. вел свои исследования геологические и помогал Вяземскому в строительстве Станции ...». В Архиве обнаружена редкая фотография 1911 г. с автографом А. Слудского на обороте (рис. 7, 8).

Кроме изучения Карадага и исследовательской работы и участия в строительстве Станции, молодой геолог начал здесь свою просветительскую деятельность. Газета «Южные ведомости» в № 140 за 1911 г. помещает 22 июня анонс о лекции А.Ф. Слудского о Карадаге: «Лекцию геолога А. Ф. Слудского «О Карадаге» предполагается прочитать в Феодосии и на Карадаге. В ближайшие дни составляется новая экскурсия в окрестности Феодосии и Коктебеля», а 27 июля в № 169 в той же газете сообщается о состоявшейся лекции: «В воскресенье, 24 июля, в имении Т. И. Вяземского «Карадаг» геологом А.Ф.Слудским была прочитана интересная лекция на тему «о происхождении гор и их значении в природе». Лекция привлекла большое количество слушателей и вернее даже – слушательниц как из «Карадага», так и из соседних Отуз».

Запись В.П. Купченко (2002), относящаяся к 1911 г., служит подтверждением того, что Александр Федорович бывает в течение июля в Доме Волошина, участвуя в постановке живых картин и фотографирует их: «... [Волошин] ставит живые картины «Радостная весть (заморский гость)», «Восход солнца» ...» (рис. 9, 10)⁹.

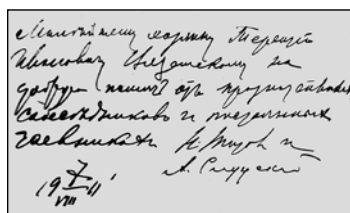
⁷ Архив ДМВ: инв. номер НВ – 15240.

⁸ Гора Карадаг в Крыму и ее геологическое прошлое / А.Ф. Слудский // Бюллетень МОИП. – 1911. – Т. 25.

⁹ Купченко, 2002, с. 253, 272, 274.



Рис. 7. За шахматами у Терентия Ивановича Вяземского (справа, у самовара). А.Ф. Слудский – слева, перед столом. В центре – имена не установлены. (Архив семьи А.Ф. Слудского.)



Милейшему хозяину Терентию Ивановичу Вяземскому на добрую память от признательных собеседников и постоянных чаевников Н. (неразб.)
7.VIII.1911 А. Слудский

Рис. 8. Подпись на обороте фотографии «За шахматами». (Архив семьи А.Ф. Слудского.)

В Архиве семьи А.Ф. Слудского имеется редкая фотография Зимнего кабинета (1910 г.) М. Волошина (рис. 11), что свидетельствует о «вхожести» молодого геолога в Дом поэта, о доверительных отношениях, а также об открытости Дома – гостям.

¹⁰ ДМВ. Инв. № Ф–361.

¹¹ Архив семьи А.Ф. Слудского и ДМВ, инв. № Ф–2337.



Рис. 9. «Заморский гость» (радостная весть). Фото А.Ф. Слудского 1911 г.¹⁰



Рис. 10. «Поклонение солнцу» или «Восход солнца» с участием М.А. Волошина, Н.М. Беляева, Л.Л. Квятковского, В.Я. Эфрон, М.Л. Гехтман, Б.Я. Фейнберг, Е.Я. Эфрон (справа налево). Фото А.Ф. Слудского¹¹

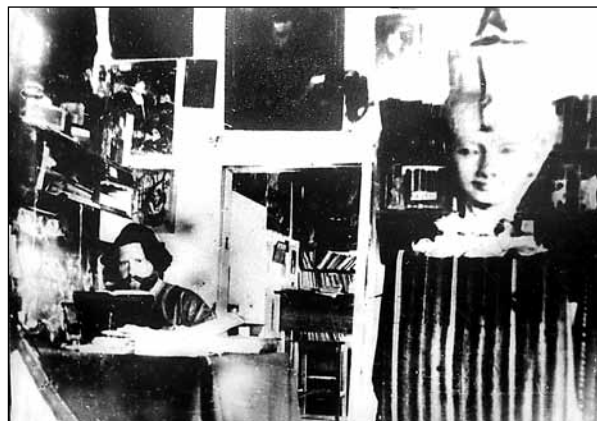


Рис. 11. М.А. Волошин в Зимнем кабинете. Коктебель. (1910 г.). (Фото А.Ф. Слудского. Архив семьи А.Ф. Слудского.)

В.П. Купченко (2002) освещает хронику событий, связанных с окружением М.А. Волошина. В крымских газетах 1912 – 1913 годов он выделяет сообщения, в которых: отмечаются отъезды московского профессора Терентия Ивановича в Москву 23 августа 1912 г. – для медицинской практики и чтения лекций, возвращение его 22 мая 1913 г. – для продолжения строительства, а 20 августа того же года газета «Утро России» № 191 публикует статью С. Султанова «Карадагская сказка» о научной станции Т. Вяземского и Л. Мороховца¹².

Ряд заметок о Т.И. Вяземском помещен в газете «Южные ведомости» в № 194 (без заглавия) от 25 августа 1912 года, а также в № 115 от 22 мая 1913 г. Приводим фрагменты из светской хроники с заметками о Т. И. Вяземском:

«ОБЛАСТНОЙ ОТДЕЛ (от наших корреспондентов). ФЕОДОСИЯ

...Профессор Московского университета Т.И. Вяземский (основатель Карадагской биологической станции) выехал 23 августа в Москву, откуда вскоре возвратится в Карадаг для наблюдения за работами по сооружению заканчивающейся постройки биологической станции. В настоящее время, как сообщил Т. Вяземский нашему сотруднику, профессор приглашен для преподавания и в Педагогический институт и в Шеллапутинский народный университет, и это обилие занятий и вызвало его поездку в Москву. Окончания работ по оборудованию станции профессор ждет в нынешнем году».

«ОБЛАСТНОЙ ОТДЕЛ (от наших корреспондентов) ФЕОДОСИЯ

– В Коктебель прибыла артистка Императорских театров М. А. Дейша-Сионицкая, поселившаяся там на собственной даче; в Карадаг прибыл проф. Т.И. Вяземский».

С. Султанов в газете «Утро России» № 191 от 20 августа 1913 г. так характеризует коллекцию книг Т.И. Вяземского:

*«... Мы в библиотеке Терентия Ивановича. Точно сказка, как и все здесь вокруг на Карадаге. Около пятидесяти тысяч томов не все разместились на своих тесных полках. Еще десятки тысяч их лежат заколоченными по темным сараям дачи, **наверху Карадага**. Эта библиотека – красивая повесть целой жизни, ее светлый трогательный эпизод. Книга властно царила над сердцем этой жизни. ... Теперь это – богатство, которое трудно оценить. ... Корифеи науки находили тут книги по своей специальности, о которых до этого не знали...».*

В журнале «Зодчий» помещена редкая фотография – здание «Санатории» на фоне горы Святой (рис. 12), где находятся ящики с книгами еще не полностью разобранный библиотеки. На эту сокровищницу в 1921 году будет ссылаться и М. Волошин, приглашая А.Ф. Слудского к сотрудничеству. В Архиве имеется фотография библиотечной комнаты в «Санатории» (рис. 13).

Александр Слудский в зимние сезоны 1910-х годов во время пребывания в Москве читал лекции и доклады о Карадаге.

2 декабря 1912 г. на заседании Леденцовского Общества¹³ А.Ф. Слудский делает доклад «Карадаг (в Крыму), его естественноисторическое значение, научная и промышленная будущность».

14 декабря 1912 г. – доклад «Некоторые новые данные по геологии Карадага (в Крыму)»¹⁴ на заседании Геологического Отделения.

¹² Купченко, 2002, с. 305, 322, 328.

¹³ Общество содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х.С. Леденцова, далее Леденцовское Общество.

¹⁴ Машинопись: страница-заглавие и 7 страниц текста – найден в семейном архиве в окт. 2013, не опубликован.



Рис. 12. Святая гора. Слева – имение Т.И. Вяземского «Санатория»¹⁵



Рис. 13. Библиотека. Рабочий кабинет в «Санатории»¹⁶

В журнале «Зодчий» 17 февраля 1913 г. № 7 помещено сообщение: «5 февраля 1913 г. в Императорском СПб Обществе Архитекторов на XIII-м очередном общем собрании ассистент геологического кабинета Московского университета А.Ф. Слудский прочел доклад «О Карадаге в Крыму».

За 24 ноября 1913 г. имеется сообщение Частного аналитического института о том, что проведен «Анализ образцов, взятых и доставленных ассистентом Московского университета А.Ф. Слудским из имения Ф.Э. и А.Э. Юнге у деревни Коктебель, Феодосийского уезда, Таврической губернии»¹⁷ (рис. 14).



Рис. 14. Фрагмент сообщения 24 ноября 1913 г. Частного аналитического института об анализе образцов из имения в Коктебеле (из семейного архива – не опубликован)

Второй этап – 1914–1918 годы – военные.

Е. Н. Слудская в «Заметках о семье Слудских» пишет: «... с 1914 г., когда умер Т[ерентий] Ив[анович] [Вяземский] и Станция перешла в ведение Моск[овского] О[бщества]ва им[ени] Леденцова при М[осковском] У[ниверситете], А[лександр] Ф[едорович], будучи назначен заведывающим, а впоследствии директором Стан-

¹⁵ Фото из журнала «Зодчий», № 4 за 1915 г., архив семьи Слудских.

¹⁶ Фото 1910-х гг. из Архива семьи А.Ф. Слудского.

¹⁷ На бланке Института – найден в семейном архиве в окт. 2013, не опубликован.

ции, с увлечением занялся ее организацией, оборудованием, пропагандой идеи Вяземского о ее научном значении, читая лекции в Московских научн[ых] Обществах, сопровождая лекции прекрасными своими диапозитивами».

28 октября 1914 г. А.Ф. Слудский, душеприказчик Т.И. Вяземского, на заседании Совета Леденцовского Общества представил в копии духовное завещание, совершенное 16 мая 1914 года, «по которому всё движимое и недвижимое имущество покойного Т.И. Вяземского ... переходит в собственность Общества».

Летом 1915 г. А.Ф. Слудский на Карадаге принимал членов Попечительной Комиссии под председательством А.П. Павлова¹⁸, и уже 9 апреля 1916 г. написал А.П. Павлову в Москву: «... Хаос Карадага начинает принимать несколько более культурные формы...».

В 1916 – 1917 гг. зиму А.Ф. Слудский провел в Москве, с весны 1917 г. уже снова на Карадаге: «... Научная работа ведется, конечно, преимущественно В.Н. Вучетичем и мною...». И 9 октября 1917 г. он пишет А.П. Павлову: «... Ваши добрые вести меня просто потрясли: ... выше и ценнее всех – известие о выходе выпуска Трудов¹⁹ ... Горячее спасибо Вам за выхлопотанную командировку. Но ... оставить Карадаг на зиму без себя при современных обстоятельствах совершенно невозможно... ».

Зиму 1916–1917 гг. А.Ф. Слудский и М.А. Волошин были в Москве – М.А. Волошин жил на квартире В.А. Рогозинского (Волошин, 2003, с.524), часто го гостя Дома поэта, А.Ф. Слудский – в собственном доме на Покровке. Свидетельств об их встречах в это время не найдено.

Третий этап – сотрудничество в послевоенные годы – до 1929.

В.П. Купченко в статье «Волошин и Карадагская биостанция» отмечает²⁰:

«... 13 января 1918 года в письме к Феодосийскому военно-революционному комитету М.А. Волошин обращает внимание на биологическую станцию имени Т.И. Вяземского, «где, кроме научных аппаратов, хранится единственная по своему значению громадная научная библиотека». Отмечая, что этот научный центр «имеет не меньшее значение, чем Феодосийская метеорологическая станция», Волошин указывает: «Народному правительству надлежит охранять ее с особой заботливостью». Это обращение оказало свое действие».

В открытке 23 января 1918 г. из Отуз от А.Ф. Слудского – в Коктебель М.А. Волошину, Александр Федорович благодарит Максимилиана Александровича за хлопоты о Станции (рис. 15):

23/1.18.

Многоуважаемый Максимилиан Александрович. Очень тронут Вашей заботой о Станции и сердечно благодарю. Если позволите, то мы с Викт[ором] Ник[олаевичем] Вучетичем с удовольствием посетили бы Вас в Коктебеле в один из ближайших дней.

Ваш А. Слудский

17 мая 1919 г. в Симферополе М.А. Волошин получает полномочия по охране памятников искусства и старины в Феодосийском уезде, и «... зимой 1920 года после освобождения Крыма от врангелевцев М. Волошин, как заведующий охраной ценностей искусства и науки Феодосийского уезда, просит освободить станцию

¹⁸ Попечительная Комиссия образована на Экстренном заседании Совета Леденцовского Общества 25 марта 1914 г. при передаче Т.И. Вяземским КНС в дар Обществу (Подробнее – Алфавитный указатель).

¹⁹ Труды Карадагской Научной Станции имени Т.И. Вяземского. Первый выпуск. Москва 1917.

²⁰ Феодосия. Газета Победа. 1982. № 120.

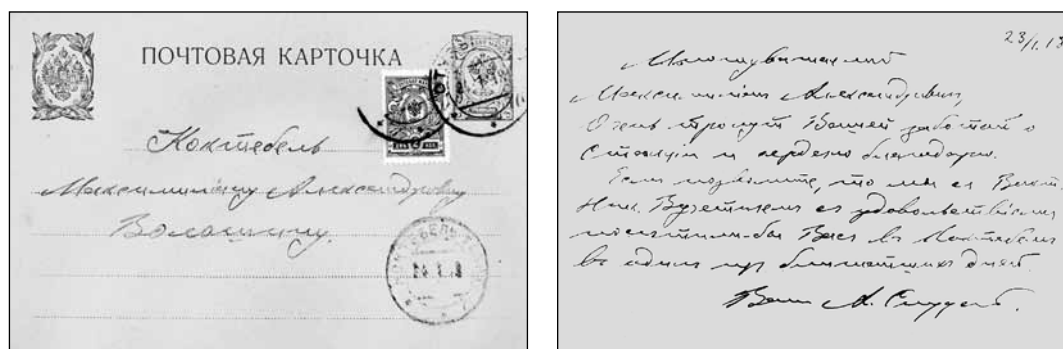


Рис. 15. Открытка из Отуз от 23 января 1918 г. А.Ф. Слудского – М.А. Волошину (лицевая сторона и оборотная сторона)²¹

от военного поста, как учреждение, «имеющее первостепенное государственное значение». ... «Немедленно освободить от поста войск!» – стоит поперек бумаги резолюция начальника гарнизона...» (Волошин, 1988, с. 793).

Евгений Александрович Слудский вспоминает: «...на стекле входной двери дома сотрудников Станции появилось отпечатанное на грубой серой бумаге объявление, точнее приказ местной власти, № ... из него запомнились строки: «... Феодосия – галерея Айвазовского, Коктебель – Дом Волошина, Карадаг – Научная Станция – освободить от военного поста и впредь не занимать. За невыполнение виновные подлежат суду Ревтрибунала» (Слудский, 2004 – 2005, с. 82).

В.П. Купченко подробно освещает события последующих лет: «... В начале 1921 года Волошин составляет список учреждений и лиц, которым следует выдать охранное свидетельство. Биостанция, естественно, – в этом списке. Но поэт еще помечает: «Биолог[ической] станции достать 2 разр(ешения) на машин(у) и «мандат Вучетич(у)» (в сохранившемся черновике не все слова разборчивы).

Чуть позже станция подверглась новой опасности – на этот раз со стороны санитарно-курортного управления Феодосии, подчинявшегося Центральному управлению курортами Крыма (ЦУКК). И Волошин составляет особенно подробное заявление, содержащее целый ряд интересных для нас деталей (сохранился только черновик).

«Также занят(а) К(арадагская) С(танция), – пишет поэт, – помещение, предназначенное для ученых, приезжающих для работ с севера. Сообщение с городом и окружающим миром прервано: лошади у нее отняты. Огромной научной библиотеке в 40.000 т(омов) грозит опасность, т. к. прилегающий и не отделенный от ее помещений этаж реквизирован для больных.

Научное значение К(арадагской) С(танции) уже признано в Европе рядом ее научных трудов и изданий и в настоящее время еще возрастает благодаря открытию Карадагской магнитной аномалии, которое привлекает к ней сейчас внимание всего мира и является самым крупным из последних научных событий в России. Для Сан-кур(а) же дело идет только о помещении какого-нибудь десятка больных и при том помещенных в самой неудобной местности в смысле отсутствия воды и крайней трудности пропитания и разрушения (последствия ливня) проезжих дорог. С этим могут примириться ученые, преданные своему делу, но отнюдь не больные. Станция находится в ведении Высш(его) Совета нар(одного хозяйства) в Москве, что само по себе могло бы уже охранить ее неприкосновенность. Прошу Вас обратить внимание на это положение дела и сделать распоря-

²¹ ИРЛИ РАН: ф. 562, оп. 3, ед. хр. 1112: 23 января 1918.

жения в спешном порядке о снятии ее с учета Ц.У.К.К., как учреждения, занятие которого приносит ему слишком малую пользу, а науке – слишком большой вред»». (Купченко, 1982)

О живых контактах и доверительных отношениях двух Домов подтверждает запись за 1 мая 1921 г. о том, что «В. Караваев на КБС пишет о скором отъезде в Киев. Взятые у МВ книги у А. Слудского» (Купченко, 2007, с. 124). Е.А. Слудский писал: «... мне вспомнилось, что еще до 1921 года Волошин приходил на Карадаг с двумя художниками, Шароновым и Богаевским. Они гостили на Карадаге, что-то рисовали... организовали маленькую выставку в пансионе... На меня не произвели заметного впечатления ни «каменные костры» Волошина, ни пейзажи Богаевского. А вот одна из работ Шаронова приковала мое внимание целиком... Папа говорил, что Волошин рекомендовал Шаронова как очень точного рисовальщика...» (Слудский Е.А., 2004 – 2005, с. 80).

Давние общие творческие интересы отражены в записке М.А. Волошина, 1921 года: «Задачи экспериментальной Художественно-научной Студии в Коктебеле» (под руководством Максимилиана Волошина): «... Необходимо создание ряда новых художественно-научных дисциплин, как художественная метеорология, художественная геология, художественная ботаника и т. д. по определенному плану, который может быть выработан только совместной работой ученых-естествоиспытателей и художников».

В записке М.А. Волошин подробно указывает необходимую работу, путь и цели:

«... Коктебель избран местом основания Художественно-научной Студии по следующим причинам: 1) Необычайно разнообразное построение пейзажа, как нельзя более подходящее к практическому изучению природы в ее элементах.

2) Присутствие в Феодосии и Коктебеле постоянной группы там работающих художников, как воссоздатель исторического пейзажа в русском искусстве К.Ф. Богаевский, художественный теоретик и поэт М.А. Волошин, архитектор В.А. Рогозинский, художник М.А. Шаронов, заведующий феодосийской художественной литографией, и художник Н.И. Хрустачев, заведующий секцией искусств в Феодосии, и А.А. Пржецлавский, руководитель Изагит.

3) Именье налицо такого помещения, как бывшая дача М.А. Волошина, являвшаяся и раньше центром съезда художников и писателей с севера.

4) Соседство с Карадагской Научной Станцией, которая принимает в лице ее директора профессора Слудского и работающих там натуралистов самое близкое участие в работах Студии, как теоретическое, так и практическое.

5) Возможность располагать книгами из двух библиотек – художественной Максимилиана Волошина (5 000 томов) и научной на Карадагской Станции (40 000 томов).

6) Теоретический план работ, уже выработанный инициатором их М.А. Волошиным и профессором А.Ф. Слудским. ...

... Подробные отчеты и планы сообщены в Московский Художественный Сектор и Московский Экспериментальный Институт живописи и одобрены Крымским Художественным Сектором Наробраза.» (Волошин, 2008, т. 6, кн. 2, с. 518 – 520).

«16 мая 1921 г. Волошину было выдано Отделом народного образования в Симферополе удостоверение «на предмет открытия художественной студии».

23 мая 1921 г. Феодосийский ревком предписал Коктебельскому сельревкому «удовлетворять в спешном порядке все требования» Волошина «относительно ремонта и оборудования помещения для Кохунэкса» (сокращенное обозначение)

ние Экспериментальной художественно-научной студии в Коктебеле) (там же, с. 902).

«Откликаясь на этот проект, А.Ф. Слудский писал: «Ваше предложение – принять совместно с Вами труд: опыт разработки образного естествознания – меня глубоко заинтересовало...» (Купченко, 1982).

Из Рукописного отдела Пушкинского Дома получена копия машинописного ответа А. Слудского на приглашение М. Волошина принять участие в проекте: тезисы и письмо. Датируем предположительно 1921 годом. Приводим текст тезисов и текст письма полностью, используя современную орфографию.

«Образное (художественное) естествознание»

1. Свет и цвет – как элементы образов, воспринимаемых глазом.

Их изменения: в пространстве и времени (естественные, физические изменения) и вне пространства и времени («вымысел, фантазия, творчество»). Теория дефектов.

2. Свет и тень. Источники света в природе: солнце, луна, звезды, свет неба. Искусственные источники света. Интенсивность света и условное (физиологическое) восприятие интенсивности света. Распространение и отражение света. Стереоскопия. Тень. Тень как дефект. Законность светотени. Границы светотени, основы учения о рисунке. Перспектива, как геометрия светотени.

3. Цвет. Теория цвета. Ньютон, Гёте, Лазарев. Восприятие цвета: фотографической пластинкой (в одной цветовой плоскости), глазом (в двух плоскостях).

4. Изменения света и цвета в природе. Гаммы климата, времени года, времени суток, метеорологических элементов.

5. Воздух. Абсолютная пустота – отсутствие реакции. Насыщенность – абсолютное заполнение. Гамма воздуха, воздушная перспектива.

6. Небо. Цвет неба: сапфировая окраска. Цвет «чистого» неба: гаммы высот небосклона, времени дня. Зоря. Ночное небо.

7. Облака. Формы облаков, в зависимости от их происхождения. Анатомия и физиология облака. Освещение и окраска в зависимости от условий: «порядка» облаков, времени дня, года, широты, местности. Основные элементы ограничений.

8. Вода. Ее основные свойства. Приближение к плоскости, зыблемость, прозрачность, отражаемость, собственная окраска. Пруд. Его элементы. Море. Цвет моря. Волна – анатомия, физиология и морфология. Основные элементы ограничения.

9. Пейзаж. Геологические основы пейзажа. Гора и равнина. Путь от горы до равнины. Строение долин.

10. Массивы земной коры. Элементы их составляющие. Твердые и рыхлые породы. Формы горообразования и гороразрушения. Цветовые гаммы земных масс.

11. Детали разрушения. Работа воды и воздуха. Ландшафты: горный, равнинный, морской, карстовый, дюнный, барханный. Перспективные элементы разрушающихся земных масс. Кулисы.

12. Рамки творчества: дефекты в системе и система дефектов – genialность и злодейство. Копирование, как нулевая линия.

Дорогой Максимилиан Александрович,

Ваше предложение – принять совместно с Вами труд: опыт разработки образного естествознания – меня глубоко заинтересовало. Все эти дни думал об этой работе, набросал для начала некоторую схему, начал набрасывать остальные главы. Чувствую приятное удовлетворение купающегося – но с ужасом вижу, что надо переплывать чуть не безграничное море... Посылаю набросок основной схемы: сам вижу, что для одной только научной стороны нужно большое художе-

ственное образование и могучий творческий порыв. Если эта работа у нас пойдет, то мне придется частенько забираться к Вам – за вдохновением и литературой.

Мой сердечный привет.

Ваш А. Слудский»

Всё приведенное выше о геологе А. Слудском и поэте М. Волошине как об участниках проекта художественно-научной студии еще раз убеждает, что глубокое родство между ними – как личностями, наделенными мужеством, стойкостью и природным художественным чутьем – существовало... «...*Однако воплощение этих замыслов было в то время чрезвычайно трудным...*» (Купченко, 1982)

О бедственном положении Станции в эти годы пишет А.Ф. Слудский ученым Московского Общества Испытателей Природы (МОИП): «...*в 1922 г. Станция перешла из системы ВСНХ в систему Народного Комиссариата Просвещения...*».

В августе 1922 г. Александр Федорович обращается с письмом к Президенту МОИП М.А. Мензбиру:

«... Глубокоуважаемый Михаил Александрович,

В виду того, что Карадагская Научная Станция перешла в ведение Общества, состоящего под Вашим руководством, ... я обращаюсь к Вам с письмом совершенно частного характера ... о дальнейшей судьбе Станции и о мерах, необходимых для ее спасения... Не получал больше года ничего, кроме бумаг, от разных учреждений... Мы превратились в абсолютно нищих дикарей. Хозяйство Станции погибло... Очень хотелось бы лично повидать Вас, быть в Обществе... провести самому в Москве ту работу, которая требуется в данное время по делам Станции...»

В сентябре этого года А.Ф. Слудский в Москве встречался с М.А. Мензбиром, о чем читаем в дневниковой записке Александра Федоровича:

«8 сентября 1922 г. Москва. Квартира А.П. Павлова. Вечер.

Первый день в Москве после 5-тилетнего перерыва... От Мензбира получил деньги, первое после более чем годичного перерыва жалованье для сотрудников Станции... ясно, что мой приезд – праздник Карадага...» (там же, с. 97 – 98)

В Архиве семьи сохранился рабочий дневник А.Ф. Слудского – общая тетрадь 182 стр., 17х11. Оглавление дневника показывает направление интересов заведующего для налаживания хозяйства Станции, поиски возможностей для выживания в эти труднейшие для нее годы: Виноградарство и виноделие, 1 – 30. Сады и огороды, 31 – 60. Полевое хозяйство 61 – 90. Лесоведение 91 – 118. Шелководение 119 – 127 Рыболовство 128. Птицеведение. Пчеловедение.

Владимир Иванович Вернадский в 1921 г. в журнале «Наука и ее работники» в статье «О научной работе в Крыму в 1917 – 1920 годах» охарактеризовал состояние науки в Крымском регионе.

«Около Коктебеля находилась Карадагская биологическая станция, принадлежавшая Леденцовскому обществу опытных наук в Москве, с богатейшей (до 7 000 томов) естественноисторической библиотекой имени Т. Вяземского. Во главе стоит геолог А. Слудский. К сожалению, положение станции и библиотеки до сих пор внушает опасения. Леденцовское общество, лишившееся своих капиталов и при перипетиях гражданской войны, не могло помочь станции. В то же время как частное учреждение она не получала достаточной поддержки от сменявшихся в

Крым властей, и ученому персоналу станции приходилось не раз очень тяжело. Но работа не брошена, пострадала она не очень сильно, и сейчас все надежды на то, что ее удастся поставить и материально в благоприятное состояние» (Батров, Ена, Лавров и др., 2004, с. 251).

Именно в это трудное для Станции время М.А. Волошин вновь поддержал ученых Станции: «В период голода Волошин, будучи представителем Комиссии по улучшению быта ученых (КУБУ) по Феодосийскому уезду, много делает для сотрудников биостанции. 14 апреля 1922 года он писал В. Вересаеву: «Нельзя ли дополнить список лиц для Внешторга следующими именами: 1. Слудский А.Ф. 2. Вучетич В.Н. (Карадагская станция выкинута только что из Крымского Наробраза и осталась совсем в воздухе. Но на первый раз я достал через Помгол и Внешторг 4 пуда муки для Слудского)» ... Слудского и Вучетича Волошин внес и в список лиц на получение академического пайка, отмечая: «ходатайство их с заполненными анкетами – в ответ на запрос из Москвы – прилагаю для передачи в Академичес(кий) центр: Волхонка, 18». Через год Максимилиан Александрович с удовлетворением сообщал Вересаеву, что Слудский в результате его хлопот получил академический паек». (Купченко, 1982. Волошин, 2013, с. 459 – 460, 641).

В защиту Станции в 1923 году 7 января выступает и симферопольская газета «Красный Крым», орган Крымского центрального исполнительного комитета советов и областкома Р.К.П. (хранится в Государственном Архиве Республики Крым). Текст статьи приводится полностью для характеристики исторического периода и политической обстановки:

О Карадагской научной биологической станции.

Кроме союза с последовательными материалистами, которые не принадлежат к партии коммунистов, не менее, если не более важен для работы, которую воинствующий материализм должен проделать, важен союз с представителями современного естествознания.

В.И. Ленин

В настоящее время научные станции того или иного значения стали необходимым элементом научного исследования и преподавания во всех уголках научного мира. Россия, в этом отношении отсталая страна, все же может кое-чем похвастаться. К одному из таких учреждений можно отнести Карадагскую научную биологическую станцию, которая, по отзывам лучших специалистов, является мировой достопримечательностью. Академик А.П. Павлов сравнивает разнообразие, научный интерес и красоту местности, окружающей Карадаг, с знаменитым Йеллоустонским национальным парком Северной Америки.

Исключительно благоприятные природные условия южные, обусловленные как геологическими особенностями местности, так и сочетанием географических факторов – моря, гор и степей – в связи с климатическими условиями южными побережья Крыма, дают на Карадаге неисчерпаемый материал для работы ученых различных специальностей, и этим Карадаг выгодно отличается от всех других станций России.

На Карадаге Россия имеет драгоценнейший опорный пункт для исследовательской работы, надлежащая оценка которого, к сожалению, запоздала вследствие условий гражданской войны.

Благодаря работам этой станции, на Карадаге были открыты залежи пуццолановых туфов. Карадаг является единственным в России месторождением этих туфов, которые идут на сооружение портов, придавая последним стойкость против разрушающего действия морской воды. В прежнее время пуццолановые туфы ввозились в Россию из-за границы.

Надо сказать, что условия существования станции за последние пять лет гражданской войны были исключительно тяжелыми. Предоставленная самой себе, при постоянной смене правительств, станция вынесла все ужасы гражданской войны – жесточайший голод, бандитизм и т. п. Тем не менее, благодаря особенному героизму заведующего станцией проф. А.Ф. Слудского и других его семи сотрудников, сохранены все научные и культурные ценности станции и, в том числе, знаменитая библиотека Карадага, насчитывающая до 40 000 книг по естественным наукам, в том числе книги, экземпляры которых имеются еще только во Флоренции и в библиотеке Британского музея в Лондоне.

И, несмотря на это, несмотря также на то, что мы, материалисты, считаем в высшей степени важным развитие естественных наук, несмотря на то, что В.И. Ленин в специальной статье о значении воинствующего материализма подчеркивает первостепенную важность самого тесного союза с современными естествоиспытателями, ибо, как пишет он, «...на крутой линии, которую переживает современное естествознание, рождаются сплошь да рядом реакционные философские школы и шkolки, направления и направленница», – несмотря на всё это, станция переживает крайне тяжелый материальный кризис.

Весь персонал станции, не получая никакого содержания в течение нескольких лет, дошел до такого состояния, что без немедленной поддержки со стороны государства неспособен к дальнейшей работе, а он заслужил эту поддержку, сохранив громадной важности государственные ценности.

Необходимо, во что бы то ни стало, принять самые решительные меры для поддержки столь необходимой республике Карадагской научной станции, чтобы она могла занять то место в семье научно-исследовательских учреждений, которого она вполне заслуживает» (Галустин, 1923).

В 1923–1929 гг. общение между Домами не прерывается, что подробно фиксирует В.П. Купченко (2007).

1923 год, февраль. Журнал «Новая русская книга» – «НРК» № 2 публикует (с. 45–46) список ученых и литераторов, находящихся в Крыму и нуждающихся в помощи» (Купченко, 2007, с.179), среди которых имена В.Н. Вучетича и А.Ф. Слудского. Во 2-й половине сентября, по сведениям В. Купченко (2007, с. 197) «В Симферополе выходит путеводитель «Крым» (изд. 2, под ред. Л.С. Вагина, Е.В. Вульфа и др. 3000 экз.) с уп. МВ как «одного из пионеров и наиболее ревностных приверженцев» К-ля, и его дачи, с биб-кой по литературе и искусству (с. 452, раздел написан А.Ф. Слудским)». 8 ноября «получен денежный ак-паек... получены и деньги для Слудского и Вучетича (Купченко, 2007, с. 200–201), а 13 ноября «посылаются расписки за ак-паек, в том числе полученные от академиков на Карадаге» (Купченко, 2007, с. 201).

В этом же тяжелом 1923 году в рукописной тетради своих стихов Александр Федорович Слудский пишет стихотворение, посвященное М. Волошину. В эпистолярном наследии А.Ф. Слудского обнаружен автограф М. Волошина, датирован 1924 годом, – переписанная рукой поэта первая часть его стихотворения «Карадаг», с дарственной подписью Александру Федоровичу (стихо-

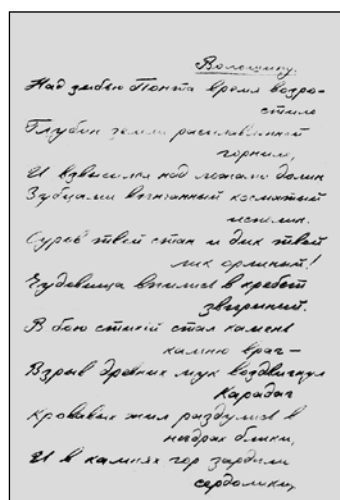


Рис. 16. Из «Альбома со стихотворениями, посвященными М.А. Волошину». Страницы 106 – 106 оборот – стихотворение А.Ф. Слудского – М.А. Волошину²² (ПД: РО ИРЛИ, ф. 562, оп. 3, ед. хр. 1483, л. 106 – 106 об.)

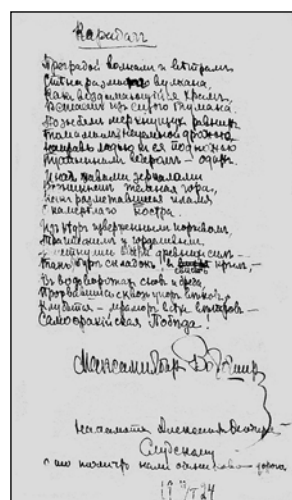
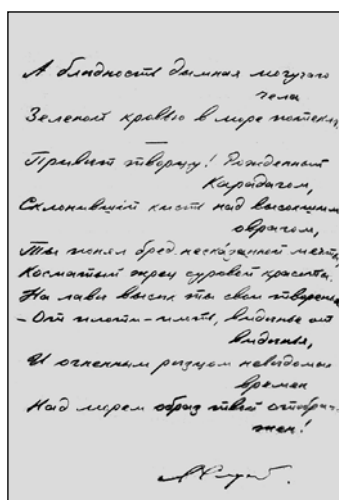


Рис. 17. Стихотворение М.А. Волошина – А.Ф. Слудскому²³

творение написано в Коктебеле 14 июня 1918 г.). (Волошин, 2003, с. 168 – 169). Лист (рис. 16) вложен в «Альбом стихотворных посвящений М. Волошину». Приводим также автограф М.А. Волошина из Архива семьи А.Ф. Слудского (рис. 17).

При сравнении двух текстов А. Слудского – из Стихотворной тетради и из «Альбома» – обнаруживаем незначительные несовпадения – отдельных слов и синтаксиса, а также в расположении строк, возможно, стихотворение было написано в «Альбом» по памяти, в Доме Поэта. Можно предположить, что список своего стихотворения «Карадаг», подаренного Александру Федоровичу в январе 1924 года, был ответом поэта – геологу, их диалогом. Тексты двух стихотворений приведены с сохранением расположения строк, с использованием современной орфографии:

Волошину

Над зыбью Понта время возрало
Глубин земли расплавленной горнило,
И взвысился над ложами долин
Зубцами венчаный косматый исполин.
Суров твой стан и дик твой лик орлиный!
Чудовища впились в хребет звериный.
В бою стихий стал камень камню враг –
Взрыв древних мук воздвигнул Карадаг.
Кровавых жил раздулись в недрах блики,
И в камнях гор зарделись сердолики,
А бледность дымная могучего чела
Зеленой кровью в море потекла.

Привет творцу! Рожденный Карадагом,
Склонивший кисть над высохшим оврагом,
Ты понял бред несказанной мечты,
Косматый жрец суровой красоты.
На лаве высек ты свои творенья –
От плоти плоть, виденье от виденья,
И огненным резцом неведомых времен
Над морем образ твой отображен!

А. Слудский

²² ИРЛИ РАН, ф. 562, оп. 3, ед. хр. 1483, л. 106 – 106 об. по рекомендации Р.П. Хрулевой.

²³ Архив семьи А.Ф. Слудского.

Карадаг

*Преградой волнам и ветрам
Стена размытого вулкана
Как воздымающийся храм
Встает из сизого тумана*

*По зыбям меркнувших равнин,
Томимым неумной дрожью,
Направь ладью к ее подножью
Туманным вечером – один.*

*И над живыми зеркалами
Возникнет темная гора,
Как разметавшееся пламя
Окаменевшего костра.*

*Из недр изверженным порывом,
Трагическим и горделивым,
Взметнулись вихри древних сил –
Так в буре складок, в свисте крыл, –*

*В водовороте снов и бредов –
Прорвавшись сквозь упор веков,
Клубится – мрамор всех ветров –
Самофракийская Победа!*

*Максимилиан Волошин
на память Александру Федоровичу
Слудскому
о том, что нам одинаково дорого*

19/I 1924

В семье А.Ф. Слудского сохранились четыре акварели М.А. Волошина, из них две – с дарственными надписями-автографами 5 декабря 1923 года:

Автограф А.Ф. Слудскому: Максимилианъ Волошинъ 1923

На поле внизу слева стихи:

*...Столбы базальтовых гигантовъ,
Однообразный голосъ водъ
И радугами бриллиантовъ
Переливающийся сводъ*

На поле внизу справа дарственная:
*Александру Феодоровичу Слудскому
память старой дружбы*

Коктебель 5/XII 1923 Максимилианъ Волошинъ

Автограф Е.Н. Слудской: Максимилианъ Волошинъ 12/X 1923

текст подписи под акварелью:

*Милой Елене Николаевне
память о Коктебеле*

справа автограф и дата дарения:

Максимилианъ Волошинъ 5/XII 1923

Возникает вопрос: а что объединяет Александра Слудского – и Максимилиана Волошина? Знатока геологии и природы Крыма – и поэта и создателя акварельных тайн Киммерии? В собрании сочинений Максимилиана Волошина находим ответ – <Мемуарные записи. 1932.> (Волошин, 2008, т. 7, с. 345).

Приводим фрагмент: «...Я помню такой рассказ, слышанный мной от старика Юнге; это было в эпоху, когда он поселился здесь, в Коктебеле... Он приехал верхом по горам. И первое, что его поразило, – сходство Коктебеля с испанским Аликанте. Для меня лично это было интересно и, будучи через несколько лет в Испании, я сам нарочно заехал в Аликанте, чтобы сравнить его с Коктебелем. Внешне, конечно, никакого сходства нет, но внутреннего параллелизма очень много. Главное в Аликанте отсутствует то единство, которое отличает Коктебель от других стран мира – Карадаг».

Да, «КАРАДАГ» – это ответ читателю. Древний ископаемый вулкан дорог обоим. Об этом – стихи и Карадагская тропа общения, она – на страницах «Летописи» В.П. Купченко.

И в 1924 – 1929 гг. прослеживаются дружественные контакты между Домом Поэта и сотрудниками станции.

1924 год: «Вчера ходили на Карадагскую станцию», – писала М.С. Волошина друзьям 29 мая 1924 года. (Купченко, 1982). 28 мая М.Волошин: «Водил

своих гостей на КБС – через Южный перевал, с возвращением через Северный». А. Слудский дарит МВ в «знак старой дружбы» буклет «О национальном парке на Карадаге» (Феодосия, 1924) (Купченко, 2007, с. 226) с дарственной надписью:

*«Дорогому
Максимилиану Александровичу.
В знак старой дружбы
А. Слудский Карадаг 28.V.» (рис. 18)*

30 октября 1924 г. Мария Степановна писала знакомым: «Ждем кого-нибудь из зоологов с научной станции»... Дом поэта посещали и многие из приезжих ученых, работавших на Карадаге: ботаник Н.Г. Холодный (1907 г.), энтомолог В.А. Караваев (1920 – 21 годы), физик А.И. Бачинский, зоолог А.М. Дьяконов (1924 год), патофизиолог А.А. Богомолец (1926 г.), геологи А.И. Спасокукоцкий (1918 – 1924 гг.) и Ф.Ю. Левинсон-Лессинг (1926 – 1929 гг.), зоолог А.М. Никольский (1930 г.) и др.» (Купченко, 1982)

1925 год: 10 января: «На днях едет в Москву А. Слудский: попросит его зайти за лекарствами (Купченко, 2007, с.250). 27 января «Ждет Слудского для передачи лекарств (Купченко, 2007, с.250)... 20 февраля – «Слудский в Москву не поехал»(Купченко, 2007, с.255)... 13 апреля А. Слудский надписывает МВ свою брошюру «К изучению Карадагской магнитной аномалии. Схема геологического строения Карадага» (Купченко, 2007, с. 261):

*«Дорогому
Максимилиану Александровичу Волошину
в знак искренней дружбы и уважения.
А. Слудский 13.IV.1925 г.» (рис. 19)*

В конце 1927 г. А.Ф. Слудский покидает пост директора Карадагской научной станции, работает в Феодосии, в 1928 г. переезжает туда с семьей.

* * *

Общение между Домами с 1929 года переходит на страницы воспоминаний и писем. Последнее упоминание М. Волошиным об имени Т.И. Вяземского находим в <Мемуарных записях> 1932 года.

Видимо, эти воспоминания имел в виду В.П. Купченко: «Знавший историю Карадагской биостанции из первых рук²⁴, Волошин весной 1932 года рассказывал ее жене (появившейся в Коктебеле лишь в 1922 году)» (Купченко, 1982).

Итак, обратимся к <Мемуарным записям>: «2/III.32 г. Коктебель. Ты хочешь, чтобы я рассказал тебе зарождение Коктеб<еля>? Я помню вот такой рассказ, слышанный мной от старика Юнге... Местность эта его поразила, и он поручил проживающему здесь инженеру постепенно скупить у мурзаков эту землю вдоль берега моря. Тогда было стремление многих интеллигентов приобрести в Крыму земли. В то время была приобретен<а> Карадагская долина, Туманова балка, которая так называлась <по> фамилии своих владельцев Тумановых. У Тумановых ее купила Шевякова, котор<ая> построила там дом, а у нее купил проф<ессор> Вяземский – основатель Карадагской станции, где до сих пор находится им собранная научная библиотека в 40 т<ысяч> томов... Я все-таки совершенно серьезно думаю, что коктеб<ельский> пейз<аж> – один из

²⁴ В.П. Купченко имеет в виду Эдуарда Андреевича Юнге (1833–1898).

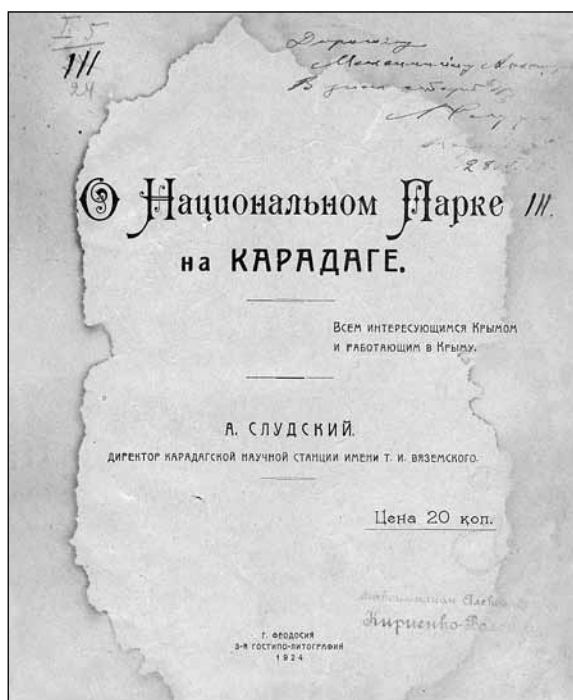


Рис. 18. Брошюра «О национальном парке на Карадаге» с автографом А.Ф. Слудского (ДМВ инв. номер Б – 6866)

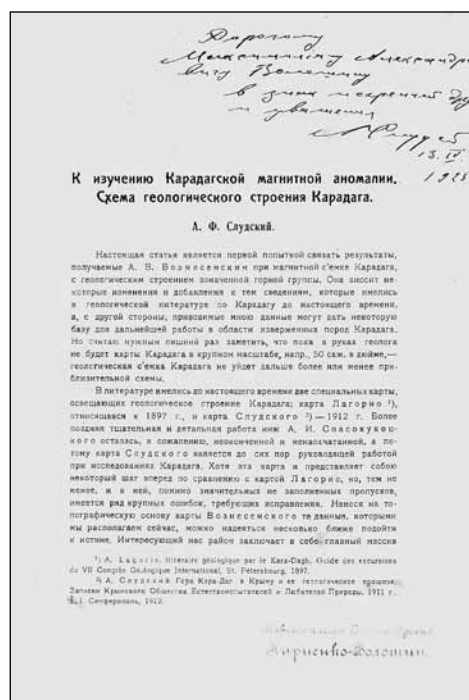


Рис. 19. Статья «К изучению Карадагской магнитной аномалии. Схема геологического строения Карадага» с автографом А.Ф. Слудского (ДМВ инв. номер Б – 6863)

самых красив<ых> земных пейзажей, котор<ые> я видел... У пейзажа есть самый разнообраз<ный> возраст. Есть пейзаж<и> совсем молодые и есть глубокой древности. П<отому> ч<то> пейзаж, как лицо страны, может быть так же разнообразен, как человеческ<ое> лицо. Все, что пережито землей, все отражено в пейзаже». (Волошин, 2008, т. 7, с. 345 – 346.)

Из этих воспоминаний становится ясным, что М. Волошин понятие «коктебельский пейзаж» распространяет и на Карадагскую долину и имение Т.И. Вяземского, включая в е сь Карадагский массив как объединяющее начало двух Домов.

После ухода из жизни Максимилиана Волошина в 1932 году общение Александра Слудского с Домом Поэта продолжается. В фондах Дома-музея М.А. Волошина сохранились три письма Слудских к Марии Степановне Волошиной: 04.03.1936 г. – письмо Александра Федоровича, 07.08.1944 г. – Елены Николаевны (жены А.Ф.), 26.03.1945 г. – снова письмо Александра Федоровича. Эти небольшие послания наполнены участием, вниманием и доброжелательностью. В первом письме Александр Федорович откликается на просьбу Марии Степановны написать воспоминания о муже: «...По второму, затронутому Вами вопросу – написать свои воспоминания о М<аксимилиане> А<лександровиче> – я это с удовольствием сделаю, вероятнее всего летом, когда получу отпуск и надеюсь пробыть недельку – другую на Карадаге...»

В 1951 году воспоминания снова уведят ученого в памятные и дорогие для него места, в Дом Поэта. Приводим фрагменты из письма к молодому историку М.К. Старокадомской от 26–27 мая 1951 г.

«26 – 27.V.1951

Дорогая Марина Клавдиевна,

Ваше письмо из Коктебеля, «милого, но ветреного Коктебеля», как о нем говорили в старину – было для меня, конечно, совершенной неожиданностью... Ни один район Крыма я не люблю так, как «свой» Карадаг, где я прожил лучшие годы своей жизни (1914 – 1927 гг.). Хорошо зная Крым, я совершенно утвердился в том, что нет в Крыму ни одной местности, где форма и краски были бы так чудовищно красивы, так потрясающе выразительны, как на Карадаге. Мне часто говорили, что я не могу беспристрастно судить о Карадаге, как влюбленный не может судить о красоте своей симпатии – «Не по хорошу мил, а по милу хорош». Но почему-то не все «симпатии» становятся источниками вдохновения для поэтов, художников, скульпторов, а лишь некоторые, избранные. Карадаг на моей памяти из совершенно неизвестной местности превратился в одну из самых известных местностей нашей страны...

Часто звучит у меня в голове стихотворение поэтессы *Allegro* (П. Соловьевой)... Это стихотворение я хотел в дни молодости взять эпиграфом для своей работы о Карадаге – в нем много мысли и чувства, оно звучит кратко и выразительно, как надпись на камне, и оно передает для меня то, что видел, понимал и чувствовал я сам во время своих скитаний по Карадагу²⁵. Если вспомню – выпишу его для Вас на отдельном листке.

Меня связывало с Коктебелем и личное знакомство с семьей М.А. Волошина, в доме которого Вы сейчас живете, и я прошу передать мой горячий сердечный привет Марии Степановне, к которой я питаю глубочайшее уважение. У Волошиных мне пришлось познакомиться со многими выдающимися представителями семьи писателей и слушать их произведения до выхода их в свет. Сколько горячих споров происходило в уютной студии хозяина этого дома! – «Покойник любил парадоксы!» – было сказано в Ленинграде на собрании литераторов, посвященном памяти благополучно проживающего в это время в Коктебеле Максимилиана Александровича. Эти парадоксы были ярким фейерверком, огни которого зажигали слушателей и заставляли их бросаться в словесную драку.

Можно было бы без конца продолжать воспоминания о Карадаге – они всегда бередят мою душу. Но не в них дело – не знаю, успеете ли Вы за краткое пребывание в Коктебеле раскрыть в природе этого уголка ту замечательную красоту, которая многих свела с ума... Во всяком случае, мне приятно, что Вы попали в те места, где мне так знакомы каждая тропка, каждый камень, в места, которые до сих пор мне часто являются во сне – этом чудеснике, стирающем законы времени...

Ваш А. Слудский»

В Архиве А.Ф. Слудского имеются фотографии М.А. Волошина, среди них есть фото с дарственными надписями на оборотах, обращенными к Александру Пешковскому. В семье нет легенды о том, как оказались эти старые снимки гимназических и студенческих лет М. Волошина и его друзей среди архивных документов и фотографий. В фондах ДМВ хранятся также фотографии Карадага, сделанные А.Ф. Слудским, с подписью «Из коллекции А.Ф. Слудского», переданные семьей в музей по акту 1983 г.

Постскриптум. В книге «В.И. Вернадский и Крым: люди, места, события...» отмечены подробности, говорящие об интересе ученого к личностям М.А. Волошина и А.Ф. Слудского.

²⁵ Статья «Гора Карадаг в Крыму и ее геологическое прошлое» опубликована в Бюллетене МОИП в 1911 году.

Дочь В.И. Вернадского – Нина Вернадская вспоминает: «Когда мы жили в Симферополе, Волошин у нас бывал постоянно и часами читал свои стихи. Приходило много людей его слушать». «Он был совершенно поглощен поэзией, и я не помню, чтобы он о чем-то другом говорил...» (Багров, Ена, Лавров и др., 2004, с.169).

Авторы книги отмечают: «в симферопольской квартире Вернадских находились волошинские акварели, подаренные поэтом ученому. Сам Владимир Иванович считал эти акварели «хорошим наглядным пособием по геологии Крыма». И добавил: «Его картины – есть настоящая геология в красках»» (Багров, Ена, Лавров и др., 2004, с.170).

О В.И. Вернадском известно, что в свободные часы он с жадностью читал местную научную литературу. «Кончил, – пишет он, – «Труды Карадагской станции»²⁶. Прочел «Известия Таврического университета», 1919 г., читал Маркова «Очерки Крыма», Кузнецова «Введение в систематику цветковых растений», «Путеводитель по Крыму» и другие.»» (Багров, Ена, Лавров и др., 2004, с. 170).

Благодарности. Р.П. Хрулевой – вдове В.П. Купченко, помощнику и участнику в его исследовании жизни и творчества М.А. Волошина; А. Каштаньеру – главному библиотекарю Отдела газет Российской национальной библиотеки (РНБ); А.М. Третьяк, Н.К. Леликовой и сотрудникам Отдела библиографии и краеведения РНБ; Н.М. Мирошниченко – заведующей ДМВ заповедника «Киммерия М.А. Волошина»; И.Н. Палаш – гл. хр. заповедника «Киммерия М.А. Волошина»; Т.М. Свидовой; Е.А. Оноприенко – внучке А.Ф. Слудского – и членам ее семьи; В.Ю. Лапченко, Л.В. Знаменской, В.И. Мальцеву – сотрудникам Карадагского природного заповедника; Библиографическому отделу ТНУ им. В.И. Вернадского и библиографу Н.Ш. Шульгиной; Н.Я. Максимушкиной – заведующей отделом УНБ им. И.Я. Франко; Сотрудницам Государственного архива Республики Крым – А.С. Зариновой, А.И. Ярлыковой, И.С. Удивановой.

Литература

- Багров Н.В., Ена В.Г., Лавров В.В. и др. В.И. Вернадский и Крым: люди, места, события... – К.: Либидь, 2004. – 312 с.: ил.
- Виноградов К.А. Карадагская научная станция // Красный Крым. – 1923. – № 204 (7093). – 16 октября. 1945. – С. 4.
- Галустин О. О Карадагской научной биологической станции // Красный Крым. – 1923. – № 5 (630). – 7 января. – С. 3.
- Волошин М.А. Лики творчества. – Л.: Наука, Ленинградское отделение. – 1988. – 848 с.
- Волошин М.А. Путник по вселенным. – М.: Советская Россия. – 1990. – 384 с.
- Волошин М.А. Собрание сочинений. Том 1. – М.: Эллис Лак 2000. – 2003. – 608 с.
- Волошин М.А. Собрание сочинений Том 6. Книга вторая. – М.: Эллис Лак 2000. – 2008. – 1088 с.
- Волошин М.А. Собрание сочинений. Том 7. – М.: Эллис Лак 2000. – 2008. – 768 с.
- Купченко В.П. Труды и дни Максимилиана Волошина. Летопись жизни и творчества. 1877–1916. Том 1. – Санкт-Петербург: Алетейя, 2002 – 512 с.
- Купченко В.П. Труды и дни Максимилиана Волошина. Летопись жизни и творчества. 1916–1932. Том 2. – Санкт-Петербург – Симферополь: Алетейя – СОНАТ, 2007. – 608 с.
- Купченко В.П. Волошин и Карадагская биостанция // Победа. – 1982. – № 120.
- Слудский Е.А. Карадаг. Воспоминания (1917–1926). – Симферополь: СОНАТ, 2004–2005. – 111 с.

²⁶ К 1919 г. вышли два выпуска «Трудов»: 1. Труды Карадагской Научной Станции имени Т.И. Вяземского. Первый выпуск. Под редакцией заслуженного профессора И.А. Каблукова и заведывающего Станцией А.Ф. Слудского. Москва 1917. 2. Труды Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского. Выпуск второй. Под редакцией академика А.П. Павлова и заведывающего Станцией А.Ф. Слудского. Феодосия. 1918.

К.И. Шоренко¹, мл. науч. сотр., Е.Э. Шергалин², конс.
«ВО ВЛАСТИ СТИХИЙНЫХ СИЛ...»
ПАМЯТИ ВИКТОРА НИКОЛАЕВИЧА ВУЧЕТИЧА
(1881 – 1945)

Приведены историко-биографические данные о русском биологе В.Н. Вучетиче, работавшем на Карадагской научной станции в должности помощника заведующего с 1915 по 1925 год.

Ключевые слова: Карадагская научная станция, В.Н. Вучетич, историко-биографические сведения.

«Самое значительное из всего, что сделано мною до сих пор в жизни – это то, что я жил на Карадаге, служил Карадагу, боролся, как мог и умел, за Карадаг. Вот почему он всегда будет жить во мне, будет следовать за мной в воспоминаниях, как бы далеко жизнь и действительность ни отбросила меня от него...»

В.Н. Вучетич

В одном из писем к Александру Слудскому Виктор Вучетич спрашивает – «Скажите, родной мой, видите ли Вы солнце?» Этот сакраментальный вопрос можно переадресовать каждому из нас. Действительно, как часто мы общаемся с Природой – слушаем пение птиц, поднимаем свой взор к небу и звёздам? Как часто в городской суете задумываемся о своем единстве с окружающим нас миром? Вероятно, немногие смогут осмысленно ответить на эти вопросы... Виктор Николаевич, несомненно, был одним из тех людей, кто мог.

Его творческий путь начался в 1903 г. с окончания Московского Строгановского училища, где, по его словам, учили «живописи, зодчеству и ваянию». По окончании училища некоторое время он преподавал в школе рисования, попутно вольным слушателем посещая занятия по естествознанию при Московском университете. В эти же

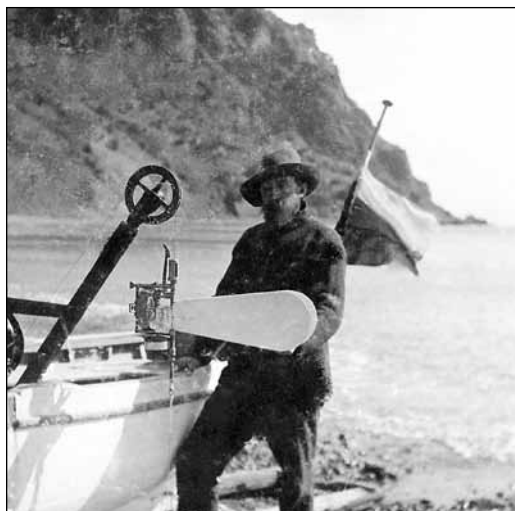


Рис. 1. В.Н. Вучетич в Карадагской бухте на фоне хр. Карагач, рядом лодка «Ундина» под российским триколором (из архива семьи Слудских). 1915–1916 гг.

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

² Международное консультационное агентство по охране дикой природы, Кармарген, Великобритания..

годы В.Н. Вучетич восстанавливает спиртовую коллекцию В.С. Розенгауэра, по биологии насекомых. Там же, с 1914 г., становится соучредителем первого энтомологического кружка. Очевидно, именно здесь в стенах Императорского Московского университета и произошла судьбоносная встреча Виктора Вучетича с молодым геологом Александром Слудским, будущим директором Карадагской станции (с 1914 по 1927 гг.). Последний к тому времени был уже хорошо знаком с Т.И. Вяземским, основателем Карадагской научной станции. Её создание Вяземский начал в 1901 г. с покупки имения. Первые строительные работы были начаты на Карадаге в 1907 г., с появления финансовой поддержки в лице проф. Московского университета Л.З. Мороховца. Работы по обустройству станции велись долгих семь лет. Вложив в данное предприятие все свои силы, Т.И. Вяземский, к сожалению, не успел увидеть станцию в действии. В 1914 г., простудившись во время поездки, он заболевает воспалением лёгких – в то время смертельной болезнью. Уже тяжело больной Вяземский предлагает Слудскому её возглавить. Последний, с учётом сложившегося положения предложение принимает. 23 сентября 1914 г. основателя и идейного вдохновителя Карадагской станции не стало. Однако, эта трагедия не стала концом его творения. Напротив, станция наконец стала жить и развиваться – появляется устав и первый штат учреждения, она вошла в списки существующих и работающих научных институтов России. В 1915 г. была учреждена штатная единица помощника заведующего, которую по рекомендации Слудского занял Вучетич (рис. 1). Летом этого же года, вместе с матерью Марией Фёдоровной, в возрасте 34 лет Виктор Николаевич переезжает работать на Карадаг. Здесь, на крымском берегу, вдалеке от бунтующей столицы, он безвыездно прожил десять лет, не прекращая исследований даже в тяжелейшие годы гражданской войны, голода и неопределённости. Впоследствии, сам А.Ф. Слудский вспоминает о времени работы В.Н. Вучетича таким образом: «*В течение десяти лет его кипучая энергия и огромная любовь целиком были отданы Карадагской станции и оставили неизгладимый след в её истории*» (Слудский, 2009).

Главным научным интересом Виктора Николаевича была зоология, и, в частности, энтомология. В 1917 г. выходит в свет его первая научная статья, посвященная некоторым аспектам жизни ос, пчёл и видовому разнообразию энтомофауны Карадага (Вучетич, 1917а). Среди изученных насекомых – 113 видов ночных и дневных бабочек (Lepidoptera: Heterocera, Rhaplocera) и 25 видов жалоносных перепончатокрылых (Hymenoptera: Aculeata). Весь материал был собран лично Виктором Николаевичем, его же руками он был подписан, смонтирован и помещён в коробки для хранения (рис. 2). Однако, несмотря на значительное число в его сборах бабочек, особую страсть он испытывал к роющим осам (Hymenoptera: Ampulicidae, Crabronidae, Sphecidae). В 1911 г., будучи на Оке, он подробно пронаблюдал поведение роющей осы *Bembix rostrata* L., массовым же сбором этих насекомых профессионально занялся лишь на Карадаге. Как свидетельствует сын А.Ф. Слудского, Евгений (Слудский, 2004), «*Виктор Николаевич подолгу стоял на коленях, а то и лежал неподвижно, наблюдая, как какая-нибудь оса затаскивала добычу*». Вероятно, зрелище было весьма удивительное, если по прошествии стольких лет эти воспоминания остались свежи в памяти Евгения Александровича. Впрочем, полученные таким образом данные отнюдь не были смешны и отразились в полновесной статье, опубликованной в авторитетнейшем на то время Русском зоологическом журнале (Вучетич, 1927).

С 1916 по 1928 гг. В.Н. Вучетич на Карадаге занимается наблюдениями и коллектированием. Так, благодаря его материалам был обнаружен новый



Рис. 2. Коллекция роющих ос В.Н. Вучетича в Зоомузее МГУ им. М.В. Ломоносова
 А) стеллаж с закрытыми коробками. Б) открытая коробка с видами рода *Sphex L*

для Чёрного моря вид жёлто-зелёных водорослей *Vaucheria piloboloides* Tur. (Вучетич, 1917). Описаны новые виды организмов – *Acanthocistis wiasemskii* Ostr. (Heliozoa) (Остроумов, 1917) и *Solierella paradoxa* Guss. (Hymenoptera: Sphecidae) (Гуссаковский, 1928). Московский энтомолог Ю.А. Костылев описал и назвал (Kostylev, 1928) в честь В.Н. Вучетича новый вид ос *Microdynerus wuczetitzi* Kostylev. Его энтомологическими материалами пользовались известные учёные дореволюционной и советской России. Среди них В.В. Гуссаковский, С.С. Четвериков, А.В. Шестаков. Отметим, что в статье А.В. Шестакова (1917) из 20 обнаруженных в Крыму видов рода *Cerceris* больше половины было собрано В.Н. Вучетичем вблизи Карадага, а коллекция собранных им в этот период тушек птиц до настоящего времени хранится в Киевском зоомузее.

Один из авторов данной статьи имел возможность ознакомиться с энтомологической коллекцией Вучетича, включающей редкие виды роющих ос, и на её основе опубликовать дополненный список “сфецид” Карадагского заповедника (Шоренко, 2005). Из собственных впечатлений хочется отметить филигранность почерка В.Н. Вучетича на коллекционных этикетках, прекрасное монтирование материала и точное определение видов роющих ос, что было весьма непростым занятием, учитывая отсутствие русскоязычных пособий по определению роющих ос в начале XX века. Однако энтомологические увлечения отнюдь не всецело властвовали над разумом Виктора Николаевича. Его интересы касались практически всех исследований, проводимых на Карадаге (Вучетич, 1917б, 1917в; Слудский, Вучетич, 1917). Ещё Виктор Николаевич очень любил садовничать. Жена А.Ф. Слудского, Елена Николаевна, вспоминает: «...Это был исключительной ценности сотрудник, горячо полюбивший Карадаг и сделавший много для Станции. Почти всё, что растёт в настоящее время вокруг зданий Станции, создано руками Вучетича – теперь уже взрослые сосны, ели, кипарисы и многое другое. Конечно, и после него кое-что пересаживалось, и кое-что из его питомцев погибло, но абсолютно голые первозданные бугры им были превращены в цветущий сад» (Слудская, 2005). Каждое растение имело эмалированную табличку с русским и латинским названием, аккуратно подписанную Вучетичем. Также им был высажен прекрасный розарий, за которым он бережно ухаживал и обильно поливал, что было весьма затруднительно в условиях дефицита воды на Карадаге. Но не только эстетиче-

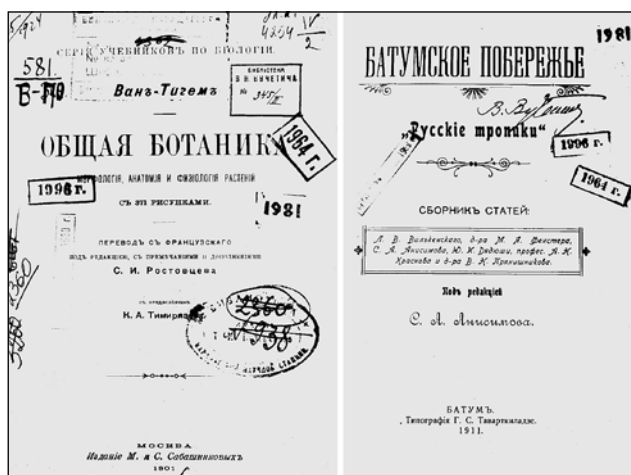


Рис. 3. Первые страницы двух личных книг В.Н. Вучетича с его штампом и росписью (из библиотеки Карадагского природного заповедника)

занимался виноградарством и... искренне любил море. Часто выходил на штатной лодке «Ундина» как для морских исследований, так и просто – порыбачить. Но с техникой не дружил, потому выходя один в море, часто возвращался на вёслах, сетуя на то, что, мол, «с мотором что-то случилось». Такое «дилетантское» отношение к технике вполне объяснимо тем, что Виктор Николаевич имел художественное образование. К сожалению, следов его творчества – картин и рисунков, в архивах биостанции нам обнаружить не удалось. Не упоминаются таковые и в свидетельствах очевидцев. Остается предположить, что они либо отсутствовали вовсе, либо безвозвратно утеряны. Однако имеются сведения о том, что в 1918 г. Виктор Николаевич сделал «писанки» на Пасху, чем искренне порадовал всех карадагцев. Отметим, что из личных вещей В.Н. Вучетича до настоящего времени на биостанции сохранились в небольшом количестве (Михалёнок, Лапченко, 2014) лишь его книги (рис. 3).

Личная жизнь В.Н. Вучетича долго не складывалась. До переезда на Карадаг он женат не был. Какое-то время он ухаживал за некой Евгенией Степановой, имеющей домик в Отузской долине и фруктовый сад. Но свадьбой эта история не увенчалась. Гораздо позже, в Москве, он женится на вдовствующей Вере Владимировне (рис. 4) с малолетним сыном. Этот брак продлился до конца его жизни. Эти и другие ценнейшие сведения, почерпнутые нами из воспоминаний сына А.Ф. Слудского Евгения (Слудский, 2004), дают возможность хоть немного представить жизнь В.Н. Вучетича на Карадаге в то время. Это были тяжелейшие и одновременно счастливейшие годы его жизни, годы, о которых он намного позже будет часто вспоминать, находясь в Москве. Летом 1924 года В.Н. Вучетич принимает решение об отъезде с Карадага. Вот что пишет об этом Александр Слудский: «... Когда Вы надумали уходить с Карадага, я не удерживал Вас, считая и сам Ваш уход необходимым, но не те поводы, которые выставляли тогда Вы, казались мне существенными и важными, а другие, более глубокие и существенные, коренившиеся как в Вас самих, так и в условиях того момента». Впрочем, Вучетич со Станцией отношений не разрывает, иногда приезжая сюда «погостить». В Москве он входит в её попечительский совет (официально именуемый Ученый Комитет) при Московском обществе испытателей природы, которому Станция тогда всецело принадлежала. В 1926 г. Слудский вновь предлагает Вучетичу

ская красота парковой растительности радовала Виктора Николаевича. В его занятиях садоводством имелся и сугубо практический интерес, выраженный в создании фруктового сада. В саду росли яблони, абрикосы, персики и груши. Среди прочего, имелся огород, где Вучетич выращивал клубнику, арбузы, дыни, редис, салат и занимался селекционированием. К примеру, вывел новый сорт дыни, названный им «Сиборка», в честь его друга Бориса Иосифовича Сибора, имеющего дачу в Отузской долине. Еще Виктор Николаевич

занять вакантное место его помощника «...считаю своей дружеской обязанностью сообщить Вам об освободившейся вакансии, думая, что при новых условиях Вы могли бы не без пользы для Карадага и для себя снова стать Карадажцем». Вучетич соглашается, однако, в силу не зависящих от него обстоятельств остаётся в Москве, помогая Станции в столице. Виктор Николаевич вдали от Карадага, являясь действительным

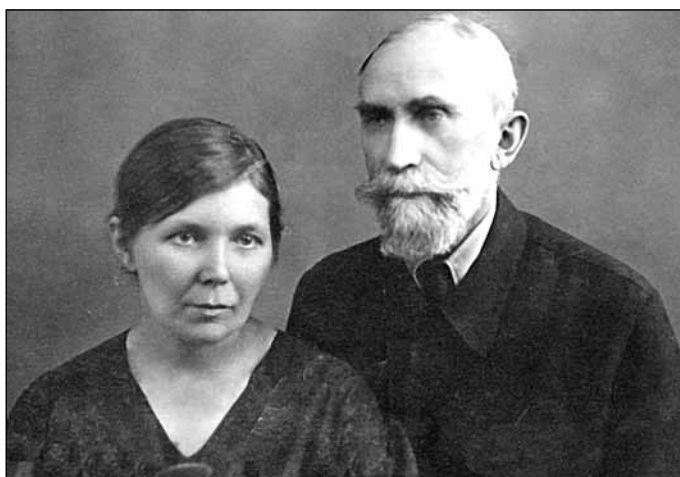


Рис. 4. В.Н. Вучетич с женой Верой Владимировной (из архива семьи Слудских). 1930-е гг.

членом МОИП, последовательно и настойчиво отстаивал интересы карадажцев, чем вызывал немалое недоумение и даже недовольство окружающих. В 1928 г. Виктор Вучетич пишет: «...отношение ко мне теперь очень прохладное у старшины Мензбира, к которому как-то случилось мне обратиться с одной литературной справкой, я вызвал самый резкий рефлекс испуга и тревоги, едва только заговорил с ним. Эффект получился настолько сильный, что я должен был прежде всего успокоить его, сказав, что собираюсь говорить о самых мирных вещах, не имеющих отношения к Карадагу». Атмосфера лицемерия и страха, характерная для ранней советской эпохи, все больше тяготили Вучетича, и он пишет на Карадаг Александру Слудскому следующие строки: «...Какая липкая мерзость окутывает тело и душу. Грязная улица под ногами, пронизывающая сыростью и холодом, мразь сверху, и стихийная, наглая пошлость и подлость вокруг...» «На Ваши проекты о моём переселении в Феодосию, как и на мои мысли о том же, – я смотрю, конечно, как на мечты о каком-нибудь выходе из теперешнего довольно тягостного положения. Вам, как и мне, совершенно ясно, что обстановка московской работы – по крайней мере моей работы – слишком сжигает запасы нервной энергии». Вопрос переселения в Крым так и не решается, и как следствие, здоровье Виктора Николаевича ухудшается. Вскоре он сообщает о проблемах с сердцем и сопутствующих болезнях. Впрочем, исследований не оставляет. В Москве его основными интересами становятся орнитологические наблюдения, начавшиеся еще на Карадаге, и работа с детьми.

Виктор Вучетич никогда не имел громких званий и регалий, однако неоспорим тот факт, что его вклад в развитие зоологической науки был намного больше, чем у многих «остепенённых» современников. Так, с 1927 г. В. Н. Вучетич является единственным штатным сотрудником и одновременно заведующим Бюро кольцевания птиц (рис. 5). В 30 – 40 годы в соавторстве с корифеями советской орнитологии – проф. А.Я. Тугариновым и Г.П. Дементьевым, Виктор Николаевич издает обстоятельные статьи по миграции уток и чаек (Вучетич, 1934, 1937, 1940; Вучетич, Тугаринов, 1937а, 1937б, 1937в, 1941; Дементьев, Вучетич, 1947). На основании анализа данных кольцевания и возвратов были получены сведения о путях миграции некоторых видов птиц, описаны популяционные различия уток, приведены данные по возрасту птиц и др. Сведения из этих аналитических работ Виктора Николаевича нашли широкое отражение в

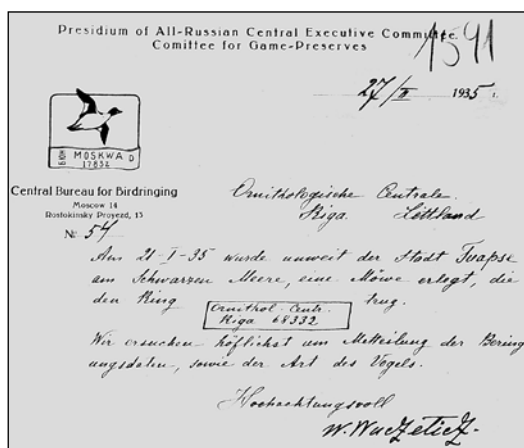


Рис. 5. Письмо В.Н. Вучетича в орнитологическую централь Риги на немецком языке (из архива института биологии Латвии). 1935 г.

отечественной и иностранной орнитологической литературе и даже современные авторы продолжают регулярно ссылаться на них. Они по праву стали классикой в области изучения миграций птиц. Помимо орнитологических занятий в эти годы В.Н. Вучетич работал в Государственной мастерской наглядных пособий (Госманапо) и Центральной станции юных натуралистов в Сокольниках. В 1936 г. Вучетич совместно с проф. Б.В. Всесвятским, публикует первое советское пособие по преподаванию ботаники в средней школе (Всесвятский, Вучетич, 1936), выдержавшее три переиздания. Кроме того, его перу принадлежат методические пособия и рекомендации для учителей биологии (Вучетич, 1938а, 1938б, 1940). Таким образом, В.Н. Вучетич, совместно с проф. Б.В. Всесвятским, стоял у истоков юннатского движения в СССР. Но все же жизнь городского жителя его тяготит. Иногда он так вспоминает о Карадаге: «кажется, решил раз и навсегда вытравить из себя всякие мысли о современном Карадаге – и не могу: слишком всё еще чувствую его своим».

При подготовке этого материала к печати, нам попало письмо Виктора Николаевича весьма любопытного содержания. В нём Вучетич пересказывает Александру Слудскому одну легенду, которая по его словам «попадает в самую точку наиболее важных вопросов существования нашего». На наш взгляд, эта часть письма является своеобразным обращением к потомкам, и, несомненно, достойна полного опубликования в контексте настоящей статьи: «Всем известно, что Боги создали мир, человека и демонов, Разум и Глупость. Века миновали, и боги пожелали спуститься на землю, чтоб посмотреть, что вышло из их творений. Мир земной блистал красотами весны, мир пленял их разнообразием линий, пестротой красок, благоуханием цветов и радостным пением птиц. Но вдруг обоняния небожителей коснулся смрад. Навстречу им шёл путник, и Боги спросили:

– Куда лежит эта дорога?

– В город.

Смрад становился нестерпимым: среди изумительной зелени полей и банановых рощ смердели серые груды домов и заражали окрестный воздух. Люди, попадавшие навстречу, были бледны, устали и измучены. Только одного повстречали они у ворот самого города, идущего со счастливой улыбкой. Боги остановили его.

– Ради привета путникам останови свой быстрый шаг! – сказали они. – Отчего так бледно и измучено твое лицо и почему оно светится улыбкой?

– Я измучен работой и бледен от бессонных ночей, – ответил человек. – День я работаю, ночью не сплю, думая, где бы отыскать работу на завтра. Улыбаюсь потому, что счастлив сейчас: наконец-то сбылась моя мечта! Я наработал достаточно, чтоб нанять такое жилище, какое как раз нужно мне давно: оно достаточно велико, чтоб я, моя жена и дети поместились в нём, его дверь выходит на солнечную сторону – и стоит открыть её, как солнце ворвется и осветит наши стены. Перед самой дверью растут два дерева, на которые можно будет повесить клетку с птицей на радость детям. Разве это не Рай?

– Но этим раем полна вся ваша страна! – воскликнул в изумлении Брама в образе путника. – Вся, кроме вашего города! Везде, – только здесь нет, – везде прозрачный чистый воздух, от солнца приходится прятаться, земля осыпана цветами, деревьев тысячи тысяч, и птицы могут оглушить своим щебетом. Стоило ли бежать от всего этого? Построишь город, уничтожишь солнце, воздух, цветы, деревья, птиц – и потом изнуряешь себя работой день и ночь, чтоб иметь немножко воздуха, краденый луч солнца, два корявых дерева у порога и птицу в клетке!

И человек с изумлением ответил, не поняв его:

– Но разве мы дикие, чтоб жить в полях и в лесах?

И быстро пошёл своей дорогой. И Бrame и Вишну показалось, что от земли поднимается огромное, безобразное чудовище. Бесцветные волосы падают космами на его глаза, которые ничего не видят. Оно смотрит на солнце – и не видит солнца. Смотрит на звёзды – и не видит звёзд.

– Твоё чудовище царит на земле, чёрный Шиву! – сказал Брама и в горе закрыл лицо своё.

А кругом поднимался смрад, раздавались стоны и злобная ругань. И чёрный Шиву улыбнулся:

– Так Глупость правит землёй!»

Известный путешественник, член Русского географического общества В.В. Сундаков по этому поводу пишет: «...Примета библейского апокалипсиса (конца света) – погасли звёзды. Так вот, может, они уже погасли? Когда мы последний раз поднимали глаза к небу? Примета обозначает как раз не то, что звёзды погаснут физически, буквально. Если мы забываем даже о звёздах, возводя их в ранг надуманных проблем, то для нас звёзды уже погасли, и конец света лично для тебя, меня, него, увы, уже начался...» (Сундаков, 2001). Нам кажется, что именно для того, чтобы не истончилась, не прервалась эта незримая связь человека с природой, В.Н. Вучетич так много времени уделял подрастающему поколению, будучи в Москве. Для этого так настойчиво занимался изучением птиц и насекомых, для этого бережно высаживал сад и парк на Карадаге, создавал розарий, публиковал труды... и поэтому так тяжело переживал расставание с Чёрной горой...

В заключение, чтобы подвести некоторый итог всему вышесказанному, хочется спросить внимательного читателя: видел ли сам Виктор Николаевич то солнце, о котором спрашивал своего друга, Александра Слудского? Нам кажется, видел – ярко пылающее Солнце Карадага, вечно светящее его душе...

Благодарности. Авторы искренне благодарны Ж.К. Владимировой, В.Ю. Лапченко, Г.И. Безвужко, Л.В. Знаменской (Карадагский природный заповедник), А.В. Антропову (Зоомузей МГУ) и Р. Матрозису (Латвийское орнитологическое общество, Рига) за информационную помощь и поиск архивных материалов.

Литература

Всесвятский Б.В., Вучетич В.Н. Методика преподавания ботаники/ Пособие для высших педагогических учебных заведений и преподавателей средней школы. – М.: Учпедгиз, 1936. – 213 с.

Вучетич В.Н. Заметки об энтомологических работах на Карадагской научной станции летом 1915 года // Тр. Карадагской науч. станц. им. Т.И. Вяземского. – 1917а. – Вып. 1. – С. 32–45.

- Вучетич В. Н.* Случай прижизненного бактериального свечения *Gammarus pulex* de Geer. // Тр. Карадагской науч. станц. им. Т. И. Вяземского. – 1917б. – Вып. 1. – С. 50–61.
- Вучетич В. Н.* Отчёт о морских зоологических работах 1915–1916 гг. // Тр. Карадагской науч. станц. им. Т. И. Вяземского. – 1917в. – Вып. 1. – С. 79–93.
- Вучетич В. Н.* К биологии *Vembix rostrata* L. // Русск. зоол. журн. – 1927. – 7. № 1. – С. 49–62.
- Вучетич В. Н.* Результаты массового кольцевания гоголя в Западной Сибири // Боец-охотник. – 1934. – Т. 4. – № 6. – С. 26–29.
- Вучетич В. Н.* Зачем мы кольцуем птиц. – М.: Центр. Бюро кольцеван., 1937. – 6 с.
- Вучетич В. Н.* Материалы в помощь учителю. – М.: Наркомпрос РСФСР, 1938а. – 63 с.
- Вучетич В. Н.* Материалы к совещаниям учителей неполной средней и средней школы в августе 1938 г. – М.: Наркомпрос РСФСР, 1938б. – 70 с.
- Вучетич В. Н.* О кольцевании птиц // Боец-охотник. – 1940. – 10. № 5. – С. 37–39.
- Вучетич В. Н.* Нормы оценки успеваемости учащихся по биологии и средней школе. / Методическое письмо. – М.: Наркомпрос РСФСР, 1940. – 64 с.
- Вучетич В. Н., Тугаринов А. Я.* Сезонное размещение и миграции уток (подсем. Anatidae) по данным кольцевания в СССР. Кряква *Anas platyrhynchos* L. // Тр. Центр. Бюро кольцеван. – 1937а. – Т. 1. – 73 с.
- Вучетич В. Н., Тугаринов А. Я.* Сезонное размещение и миграции уток (подсем. Anatidae) по данным кольцевания в СССР. Шилохвость *Dafila acuta* L. // Тр. Центр. Бюро кольцеван. – 1937б. – Т. 2. – 57 с.
- Вучетич В. Н., Тугаринов А. Я.* Сезонное размещение и миграция уток (подсем. Anatidae) по данным кольцевания в СССР. Серая утка *Anas strepera* L., Широконоска *Spatula clypeata* (L.), Связь *Mareca penelope* (L.) // Тр. Центр. Бюро кольцеван. – 1937в. – Т. 3. – 101 с.
- Вучетич В. Н., Тугаринов А. Я.* Сезонное размещение и миграция уток (подсем. Anatidae) по данным кольцевания в СССР. Чирок-свистун *Querquedula crecca* (L.), Чирок-трескун *Querquedula querquedula* (L.) // Тр. Центр. Бюро кольцеван. – 1941. – Т. 4. – 87 с.
- Гуссаковский В. В.* Поправки и дополнения к ревизии рода *Solierella* Spin. (Hymenoptera) // Русск. энтомол. обозрен. – 1928. – 24. № 3–4. – С. 232–235.
- Деминьев Г. П., Вучетич В. Н.* Сезонное размещение и миграция чаек по данным кольцевания в СССР. Моёвка *Rissa tridactyla* L., Средиземноморская чайка *Larus melanocephalus* Temm., Полярная чайка *Larus hyperboreus* Qupp., Серебристая чайка *Larus argentatus* Pontopp., Сизая чайка *Larus canus* L., Клуша *Larus fuscus* L., Белая чайка *Raqophila eburtea* P. // Тр. Центр. Бюро кольцеван. – 1947. – Т. 5. – 31 с.
- Слудская Е. Н.* Заметки о семье Слудских // Культура народов Причерноморья. – 2005. – № 71. – С. 14–19.
- Остроумов А. А.* О новом виде солнечных в морском планктоне (*Acanthocistis wiasemskii*) // Тр. Карадагской науч. станц. им. Т. И. Вяземского. – 1917. – Вып. 1. – С. 62–65
- Слудский А. Ф., Вучетич В. Н.* О наблюдениях над морскими течениями у берегов Карадага (в Крыму) летом 1916 г. // Тр. Карадагской науч. станц. им. Т. И. Вяземского. – 1917. – Вып. 1. – С. 94–98.
- Слудский А. Ф.* Карадагская биологическая станция (исторический очерк) / Карадаг – 2009: Сборник научных трудов, посвящённый 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. / Ред А.В.Гаевская, А.Л.Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 9–19.
- Слудский Е. А.* Карадаг. Воспоминания (1917–1926 гг.). – Симферополь: СОНАТ. – 2004–2005. – 112 с.
- Сундаков В. В.* Выиграть жизнь. – М.: Беловодье, 2001. – 181 с.
- Михалёнок Д. К., Лапченко В. Ю.* Книги В. Н. Вучетича в библиотеке Карадагского природного заповедника Национальной Академии наук Украины // XIV Таврические научные чтения (Симферополь, 31 мая 2013 г.). / Сб. научных статей. Ч. 2. – Симферополь, 2014. – С. 11–15.

Шестаков А. В. Род *Cerceris* Latr. (Hymenoptera, Crabronidae) в фауне Крымского полуострова // Тр. Карадагской науч. станц. им. Т. И. Вяземского. – 1917. – Вып. 1. – С. 46–49.

Шоренко К. И. Роющие осы (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Карадагского природного заповедника. // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование. / Материалы III научной конференции (22 апреля 2005 года, Симферополь, Крым). Ч. 2. Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. – Симферополь. – 2005. – С. 97–100.

«In the power of the natural forces...» in memory of Viktor Nikolaevich Vuchetich (1881–1945). K. I. Shorenko, J. E. Shergalin. The article presents the historical and biographical information on Russian entomologist, ornithologist and educator V. N. Vuchetich, who worked at Karadag Scientific Station as an Assistant to Director, from 1915 to 1925.

Key words: Karadag Scientific Station, V. N. Vuchetich, Historical and Biographical Information.

Ю.А. Полканов, д-р геол.-минерал. наук
СОЛОМОН КРЫМ

Соломон Самойлович Крым – одна из наиболее известных и значительных фигур нашего края: государственный и общественный деятель, в разное время член Государственного Совета и Государственной Думы Российской империи, Глава Таврического губернского земства и Крымского Краевого правительства. Ученый – агроном, промышленник, он внес большой вклад в науку, просвещение и хозяйство края, помог становлению Карадагской научной станции. Инициатор создания и основатель Таврического университета. Благотворитель. Патриот.

Семья, образование

Соломон Самойлович Крым родился 7 мая (н. ст.) 1867 г. в г. Феодосии в богатой патриархальной аристократической семье крымских караимов – караев. Все его предки кровно связаны с нашим полуостровом. Фамилия Крым (иногда и в форме Крыми) типично караимская, реже встречается у крымских татар. За пределами Крыма известна в таком же и созвучных вариантах у карачаевцев, гагаузов, урумов. Коренные крымчане (крымские караимы, татары, крымчаки) называли себя в прошлом кырымлы. Известно было на полуострове и за его пределами и имя Крым (Полканова, 2012).

Отец Соломона Самойловича Крыма – землевладелец и промышленник – пользовался в городе большим авторитетом, на несколько сроков избирался городским головой, почетный гражданин. Мама – Анна-Аджикей, урожденная Хаджи. В семье было более десяти детей, которых воспитывали в общекрымском интернациональном духе и в национально-религиозных традициях. Соломон был вторым по старшинству. Все дети получили прекрасное домашнее образование. Соломон закончил начальную караимскую школу. Затем учился в Феодосийской гимназии. Позже окончил юридический факультет Московского университета и Петровско-Разумовскую сельскохозяйственную академию. С детства знал родной караимский и родственные крымскотатарский и турецкий языки. Позже освоил немецкий и английский. Пробелы во французском языке заполнил уже в зрелом возрасте в эмиграции во Франции, где даже посещал школу.

Успехи в сельском хозяйстве

Выбор профессии агронома для С. Крыма не был случайным и отвечал семейной и национальной традициям крымских караимов. Достижения именно в этой области принесли ему известность сначала в масштабе уезда и губернии, а затем и более широкую. С. Крым удачно сочетал научные исследования и практическую работу. Был отличным организатором, и внес заметный вклад в развитие сельского хозяйства края.

Он был владельцем 2800 десятин земли в основном в Феодосийском уезде, под садами и виноградниками, а также в других местах Крыма, например, хутор у

с. Ивановка Симферопольского уезда. Его образцовое садово-виноградное хозяйство служило своеобразным испытательным полигоном для проверки новейших достижений науки. Внедрил он, в частности, передовую технологию зимнего хранения плодов, и посвятил этой теме научную публикацию «Новый способ хранения винограда и физиологические его основы» (Крым, 1907).

Известный садовод Л. Симиренко в книге «Крымское промышленное плодоводство» писал: «... в Феодосии, с недавнего времени, но с хорошим успехом, ведется С.С. Крымом сохранение винограда в свежем виде впрок... Посетив С.С. Крыма весной 1910 г., я имел случай осмотреть специально устроенное им виноградохранилище, и ныне кажется, что это новое у нас дело должно со временем развиться в широкий промысел, тем более, что инициатор не делает секрета из своих опытов». Л. Симиренко выделил особо последние слова, отметив, что в 1900 году на Садовом Конгрессе Всемирной Парижской выставки известный зарубежный садовод сделал доклад о хранении винограда впрок, но при показе хозяйства «забыл» показать виноградохранилища (Симиренко, 1912).

С. Крым отправлял зимой и весной свежие плоды в Москву, Петербург и другие города, что приносило немалый доход. В числе первых он практиковал в промышленном масштабе выращивание яблок с надписями для поштучной продажи. Плоды на дереве обертывали папиросной бумагой с фигурными вырезами на ней и давали им созреть в таком виде. На Рождество и пасху яблоки с надписями «Р.Х.» (Рождество Христово) и «Х.В.» (Христос воскрес) пользовались большим спросом в северных городах, особенно у детей.

Авторитетный ученый-агроном С. Крым охотно делился собственным опытом со всеми желающими. Принимал на практику студентов, консультировал начинающих садоводов, проводил экскурсии для специалистов, выступал с лекциями и докладами. Неизменно подчеркивал, что своим успехом обязан местным потомственным садоводам-практикам – крымским караимам и крымским татарам.

С. Крым возглавлял сельскохозяйственное общество Крыма, был членом Таврического губернского сельскохозяйственного совета, Императорского общества садоводов, Сельскохозяйственной комиссии Государственной Думы, участвовал во многих научных и практических форумах, например, в съезде виноградарей и виноделов в Москве в 1902 г. Читал лекции по садоводству, виноградарству и виноделию. Большой резонанс у специалистов вызвали его доклад о фальсификации вин, лекция о деятельности основателя промышленного отечественного шампанского виноделия – князя Л.С. Голицына (1899) и др. Одна из первых научных публикаций С. Крыма (1893) посвящена виноградарству Феодосийского уезда.

С. Крым помог издать замечательную книгу Л. Симиренко «Крымское промышленное плодоводство» (1912).

Государственный и общественный деятель

С. Крым активно трудился в губернском земстве и ряд лет возглавлял его. Был почетным мировым и третейским судьей, гласным Феодосийского уездного земского собрания. Избирался делегатом и присутствовал на всех проходивших в Москве съездах земских и городских деятелей.

Депутат двух созывов Государственной Думы, выборный член Государственного Совета. Активный участник разных комиссий, он неизменно отстаивал интересы населения губернии, независимо от национальной и религиозной принадлежности. Первым возвысил голос в защиту крымских татар и предло-

жил принять поощрительные меры для приостановления их эмиграции и для возвращения в Крым ранее выехавших. «В бытность свою членом Думы и Государственного Совета, он постоянно поддерживал связи с татарами и горячо защищал их интересы» (Оболенский, 1988). Выступал в защиту притеснявшихся в годы после первой мировой войны немцев-колонистов.

Характерно, что в Государственной Думе С. Крым приносил присягу по установленному государством только для караимов образцу и в головном уборе.

При выборах С. Крыма в 4-ю Государственную думу администрация надеялась, что его провалят, т.к. в «инородческой» среде землевладельцев родного кандидату Феодосийского уезда немцев было больше, чем объединенных с ними крымских татар и крымских караимов. Несмотря на это, абсолютно все они проголосовали за неугодного властям С. Крыма, который поспешил «порадовать» губернатора телеграммой «Вашими стараниями избран выборщиками единогласно».

В Думе С. Крым состоял в комиссиях: «По исполнению государственной росписи доходов и расходов» и в Сельскохозяйственной. Часто выступал по результатам работы комиссий. Ни к каким фракциям в Думе не примыкал, хотя и состоял в партии кадетов, играя в ней заметную роль.

С. Крым возглавлял Таврическое Губернское собрание. По свидетельству В.А. Оболенского особенностью этого собрания был усвоенный от крымских татар почет старикам. «Даже самый блестящий и даровитый гласный собрания, лучший и, пожалуй, даже единственный его оратор, вкладывавший в дорогое ему земское дело больше всего инициативы, притом человек чрезвычайно умный и честолюбивый С.С. Крым, не обладая достаточно импозантным возрастным стажем, перед каждым своим выступлением должен был советоваться с четырьмя стариками» (Оболенский, 1988). По его же воспоминаниям, в тот период «в салоне у губернатора можно было встретить за чашкой чая русского аристократа, татарского мурзака, еврейского адвоката, караима, ведущего торговлю табаком».

В 1918 г., во время пребывания на полуострове немецких войск, С. Крым отказался от предложенного ему поста Президента Крымской республики, которую намеревались создать оккупационные власти. Позже, после ухода немецкой армии с оккупированной территории, по просьбе Таврического Губернского земства (он возглавлял тогда Губернское земское собрание) и разных слоев населения возглавил Крымское правительство и делал все возможное для исключения беззакония и для стабилизации обстановки на полуострове. Несмотря на всеобщие голод и разруху в стране, Крым в этот период оставался одним из наиболее благополучных регионов России.

Историк Г. Вернадский, очевидец событий, отмечал в своих воспоминаниях, что в этот период в Крыму «образовалось местное краевое правительство под председательством известного крымского общественного деятеля винодела С.С. Крыма, караима, очень почтенного и толкового человека. Тогда все успокоилось».

Краевое правительство С. Крыма по разным причинам было обречено и продержалось у власти недолго, раздираемое экономическими трудностями, противоречиями с военными властями, непониманием обстановки частью гражданских лиц и т.д. Тем не менее, в то время С. Крым был наиболее подходящим кандидатом на пост главы правительства. Он «всегда был склонен к компромиссу в политических разногласиях. Поэтому к нему с симпатией относились люди разных политических направлений. Как старый либеральный земец, он имел обширные связи в кругах социалистического третьего элемента, как крупный

землевладелец и бывший член Государственного Совета – пользовался авторитетом в более правых кругах...» (Оболенский, 1988). В случившейся катастрофе падения «крымское правительство было ни при чем. Не имея своих войск, оно не могло ее предотвратить, не могло и управлять так, как считало нужным. Но все-таки дало временный отдых измученному смутами населению» (Там же). За короткий период существования правительство С. Крыма успело сделать многое: «...был проведен закон о страховании рабочих, восстановлено гражданское, уголовное и административное судопроизводство (вплоть до высшего), отменены ограничения по свободе слова, печати собраний, введенные при немецкой оккупации, проведены выборы в органы самоуправления всех уровней на основе всеобщего избирательного права. Был издан закон о единовременном налоге, главная тяжесть которого легла на плечи имущих классов, и т.д. По сути дела в Крыму была предпринята первая попытка установления представительной демократии...» (Шалюгин, 2003).

С. Крым пользовался большим авторитетом у соплеменников – крымских караимов – караев. Показательно выдвижение его на высокий выборный пост Гахана – светского и духовного главы караимского народа. Уже сам факт выдвижения – большая честь, свидетельство высоких нравственных качеств, глубокого знания народных обычаев и традиций и высокого авторитета. С. Крым добровольно снял свою кандидатуру, посчитав более подходящей кандидатуру другого своего соплеменника.

Наука и просвещение

С. Крым считал, что «только на знаниях и науке может быть основана независимость и свобода нашего Отечества». Он был инициатором создания и фактическим основателем **Таврического университета**.

Открытию университета предшествовала трудоемкая работа С. Крыма и его единомышленников. Еще в 1916 г. он выступил на заседании губернского земства с предложением о создании вуза в Крыму. Земство одобрило инициативу и предложило ассигновать в фонд будущего университета 1 млн руб. Тогда же включилась в работу специальная комиссия во главе с С. Крымом. Инициативу поддержали местные земства, ученые, частные лица. Стали поступать пожертвования в фонд университета. Крупную сумму внес С. Крым. Он же разработал проект создания университета. Его подписали около 30 членов Государственного Совета: князь Е. Трубецкой, граф А. Толстой, В. Вернадский, С. Ольденбург и др. Законопроект внесли в повестку дня заседания Государственного Совета на 17 декабря 1916 г. Но сессия была прервана. Революция приостановила создание университета. Комиссия С. Крыма продолжала работу, привлекая все больше сторонников. Профессура Киевского университета организовала в Ялте его филиал, вошедший затем в состав Таврического университета.

В июле 1918 г. чрезвычайное губернское земское собрание решило утвердить университет и попечительский Совет при нем. С. Крыма избрали постоянным членом попечительского Совета. Успешная деятельность попечительского совета определялась во многом организаторским талантом С. Крыма. Среди наиболее активных членов Совета был первый директор Карадагской научной станции геолог А. Слудский, друг и соратник С. Крыма.

3 сентября 1918 г. вестник Крымского правительства опубликовал акт об учреждении Таврического университета. Открытию университета предшествовало заседание научных учреждений Симферополя и профессуры в кинотеатре «Баян» (ныне им. Т. Шевченко). «Председательствовавший в заседании

С. С. Крым, инициатор открытия в Тавриде высшего учебного заведения, ознакомил собравшихся с историей вопроса...» (Маркевич, 1919).

14 октября в театре Симферополя состоялось торжественное открытие университета. В президиуме был и первый Председатель Попечительского Совета университета С. Крым – «главный спонсор университета» (Гарчев, 1993). При его появлении на трибуне для приветствия от имени Губернского земства, зал аплодировал стоя, в знак признания роли оратора в создании университета. В выступлениях часто звучало имя «первого виновника» праздника С. Крыма «за его подвиг на благо Родины», «благородной инициативе и энергии которого так много обязано настоящим торжеством население Крыма». Украинская община Симферополя выразила сердечную благодарность С. Крыму, Киевскому университету, Таврическому земству за воплощение крылатой мечты об основании Таврического университета.

Роль С. Крыма как инициатора и основателя университета отразил А. Маркевич в «Кратком историческом очерке возникновения Таврического университета» (1919).

Став главой краевого правительства, С. Крым, несмотря на занятость, прилагал максимум усилий для поддержки университета. Он лично вложил в него около миллиона рублей, плюс расходы на оборудование, книги, помощь студентам и т.д.

С. Крым считал создание Таврического университета одним из важнейших дел своей жизни.

С. Крым способствовал созданию, становлению и сохранению **Карадагской научной станции**. А. Слудский, один из ее организаторов и первый директор, писал, что в критический период решения вопроса о существовании станции на долю С. Крыма «выпало трудное дело улаживания всевозможных затруднений и трений... несомненно, что его деятельному сочувствию станция обязана очень многим» (Слудский, 1917).

С. Крым хорошо знал полуостров вообще, а его восточную часть особенно. С детства часто бывал в Отузах и на Карадаге. Прекрасно знал всех инициаторов и причастных к созданию научной станции не только по полуострову, но и по Москве. Был горячим сторонником станции. Помогал всем, чем мог: деловые советы, беспроцентный кредит, материальная помощь, оборудование, приборы, обсуждение планов, финансирование изданий, пропаганда и привлечение сторонников... С Т.И. Вяземским был знаком еще с 1902 г. Несколько позже познакомился с А.Ф. Слудским и высоко ценил его подвижническую работу по пропаганде и становлению станции. Будучи единомышленниками, со временем они стали и близкими друзьями, часто встречались. Горячо обсуждали возможность создания на базе станции международного океанографического института. В годы эмиграции С. Крым не забывал о положении станции и старался помочь. Помощь выразилась в частности в присылке в тяжелые голодные годы мини-трактора, который выручил в сложную пору А. Слудского и его соратников. С помощью трактора обрабатывали окрестным крестьянам землю в обмен на продукты питания.

В 1917 г. С. Крым написал статью о Т.И. Вяземском. Она издана в «Трудах Карадагской научной станции», выпуск первый, за средства С. Крыма. В 1918 г. А. Слудский вместе с С. Крымом принимал горячее участие в создании Таврического университета в качестве члена Попечительского Совета. Неоднократно встречался с С. Крымом, в частности, на даче в Массандре. Вот строки некоторых его писем от августа 1918 г. из Массандры: «Живу и кормлюсь сытно у Соломо-

на», «Вопрос об университете стоит сейчас так остро, почти катастрофически», «От университета и профессоров голова трещит... С. С. обещает за мое терпение океанографический институт на Карадаге...».

С. Крым был членом Таврической Ученой Архивной комиссии (с 1912), Крымского общества Естествоиспытателей и Любителей Природы, ряда других научных организаций. Часто выступал со статьями, лекциями, докладами, воспоминаниями. Написал драматическую хронику «Шагин-Гирей хан», с большим интересом заслушанную на заседании Ученой Архивной Комиссии (Протоколы, 1918).

Личные качества

По воспоминаниям современников С. Крым был человеком добрым и справедливым, внимательным к людям, бесконфликтным. Отличался эрудицией, высокой культурой, энергичностью, организаторскими способностями, высокой трудоспособностью, большим ораторским дарованием. Пользовался огромной популярностью у многонационального населения полуострова.

Славился умением улаживать конфликты, привлекать и увлекать сторонников. Во время захода в Феодосию броненосца «Потемкин» (1905), горожане, опасаясь обстрела, просили С. Крыма отправиться на мятежный корабль с переговорами. Он успешно справился с миссией парламентаря (Маркевич, 1919).

В затруднительных ситуациях С. Крыма нередко выручало развитое чувство юмора. В Феодосии, например, остановили постройку дома сторожа на кладбище из-за протеста, что строение закроет вид на море с одной из могил. С. Крым остроумно заметил на собрании: «Я нахожусь среди Вас в исключительных условиях. Мне с моей могилы не только мертвому, но даже живому ничего не видно» (он заранее подготовил место на кладбище) (Караимская жизнь, 1912). Выступление разрядило обстановку.

С. Крым легко сходиллся с людьми разных профессий и разного положения в обществе. Со многими из них он сохранил добрые отношения на всю жизнь. Он умел дружить. Был душеприказчиком художника И. Айвазовского, винодела и виноградаря князя Л. Голицына.

Друзья, соратники и коллеги во всем доверяли С. Крыму. Важной его чертой было умение творить добро, что проявлялось и в широкой благотворительности. Это бесплатные койки в больнице, стипендии студентам, финансовая поддержка, помощь стройматериалами, приборами, книгами и т.д.

Эмиграция

В 1919 г. С. Крым вынужденно эмигрировал. Сначала прибыл в Стамбул. Затем скитался по ряду стран, пока не обосновался во Франции, сначала в Париже, а позже переехал на юг, где приобрел небольшое имение с виноградником вблизи Тулона. Называл он свое имение «Крым». По мере возможности помогал соотечественникам. Не забывал и Таврический университет: прислал из Франции приборы, книги, включая учебники, наглядные пособия. В Париже был председателем Союза русских агрономов. Возглавил караимское общество Франции. С. Крым был женат (1919) на феодосийке Люси Клари, отец которой имел французское происхождение. Родных детей у супругов не было. Усыновленный Рюрик Крым стал впоследствии переводчиком в ООН (Нью-Йорк) и вел синхронный перевод с десятка языков. По словам эмигранта – крымского караима М. Сарача (Париж), академика Российской Академии наук, у Рюрика и его сыновей должен был сохраниться архив С. Крыма, представляющий чрезвычайный интерес для истории.

В эмиграции С. Крым очень тосковал по родине, обратился к фольклору народов Крыма и издал в 1925 г. в Париже «Крымские легенды». В бывшей Ленинской библиотеке в Москве они долго находились на специальном хранении и были недоступны рядовому читателю. Нам удалось ознакомиться со сборником лишь благодаря нужным для геологии сведениям о полезных ископаемых крымского полуострова, упомянутых в легендах.

В одной из легенд есть пророческие слова определяющие тогдашнее состояние покинутой С. Крымом Родины: «И пришли дни, которые предсказал Пророк, и похищено все, что в доме и что собирали отцы до сего дня. Все сановники стали поденщиками, а поденщики – сановниками. Люди с достатком стали босяками, а босяки стараются надеть на одну ногу два сапога. Не стало благочестивых и прямодушных. Появились люди кровожадные, как волки, хитрые, как лисицы... Правят страной молодые люди, у которых ум короток, как обрубленный хвост верблюда... Все разграблено, все расхищено».

В 1939 г. эта караимская легенда опубликована в Литве в журнале «Онармах» (Успех) на караимском языке. В нашей стране находились лишь единичные экземпляры легенд, изданных С. Крымом в Париже. С. Крым приготовил для себя перед эмиграцией место на караимском кладбище в Феодосии и памятник с надписью из слов Пророка Иова: «Не определен ли человеку срок на земле; и не то же ли, что дни наемника, дни его?». Но судьба распорядилась иначе. Соломон Самойлович умер на чужбине во Франции, недалеко от Тулона, 6 сентября 1936 года. В парижских «Последних новостях» за тот год его памяти посвящены статьи В. Оболенского и И. Демидова. В Париже в 1993 г. опубликована генеалогия рода Крым С. Шишмана.

В Феодосии сохранился памятник, заготовленный для себя Соломоном Крымом. Родственники выбили на надгробии дату его смерти.

Страстный патриот края, С. Крым многое сделал для развития экономики и культуры Крыма. Созданный им Таврический университет продолжает жить и самостоятельно, и в отпочковавшихся от него медицинском и аграрном университетах. Достойна уважения и подражания многогранная гуманитарная и благотворительная деятельность С. Крыма.

В заключение приведем строки из опубликованной им легенды: «Много разных народов приходило в Крым и переходило через него, много мудрецов и ученых искали затерянный листок пергамента с молитвой, как избавить людей от помешательства, и никто не смог найти до сих пор». Людское безумие вынудило С. Крыма покинуть Родину. Слова легенды актуальны и сейчас. Кысмет болса (если судьбе будет угодно), как любил повторять Соломон Самойлович, люди одумаются.

Литература

- Вернадский Г.* Крым. Воспоминания // Новый журнал. – Нью-Йорк, 1971. – Кн.105. – с.203–224.
- Ветхий Завет.* Книга Иова. 7.1.
- 4-я Государственная Дума. Портреты и биографии.* – СПб: изд. Н. Ольшанского, 1913. – с.97.
- Краткие биографии членов Государственной Думы.* – СПб: Слово и жизнь, 1906. – с.42.
- Крым С.С.* Виноградарство в Феодосийском уезде. – СПб, 1893. – 24 с.
- Крым С.С.* Новый способ хранения винограда и физиологические его основы. – Симферополь, 1907.
- Крым С.С.* Терентий Иванович Вяземский. Встречи и воспоминания // Тр. Карадагской научной станции. – 1917. – В. 1. – С. 12–17.

- Крым С.С.* Крымские легенды. – Париж, 1925. – 64 с.
- Маркевич А.* Краткий исторический очерк возникновения Таврического Университета // Известия Таврического Университета. – 1919. – Кн.1.
- Оболенский В.А.* Моя жизнь, мои современники. – Париж, 1988. – С. 248.
- Полканов Ю.А.* Легенды и предания караев (крымских караимов-тюрок). – Симферополь, 1995. – 65 с.
- Полканова А.Ю.* Антропонимы крымских караимов. Справочник фамилий и имен. – Симферополь: ДОЛЯ, 2012. – 380 с.
- Протоколы заседания Таврической Ученой Архивной Комиссии.* Заседание 13-го августа 1918 года // Приложение к № 57 Известий Таврической Ученой Архивной Комиссии.
- Росс Н.* Врангель в Крыму. – Франкфурт-на-Майне: Посев, 1982. – 376 с.
- Симиренко Л.П.* Крымское промышленное плодоводство. – М., 1912.. – 216 с.
- Слудский А.Ф.* Терентий Иванович Вяземский как основатель Карадагской Научной Станции // Труды Карадагской Научной Станции. – 1917. – В. 1. – С. 7–11.
- Стенографический отчет о заседаниях 4-й Государственной Думы с 15 ноября 1912 по 25 июня 1913 г. – СПб: изд. Газеты «Россия», 1913. – С. 2467, 2700.
- Феодосия.* Кладбищенские дела // Караимская жизнь. – 1912. – №12.
- Крым S.S.* Jalbarmahy Nahannym // Onarmach. – 1939. – S. 8–11.
- La Famille Krym Bull. d'Etudes Karaites.* – 1993. – N3. – S. 89–93.
- Simon Szysman.* Le Karaïsme. – Lausanne, 1980. – S. 217

Основные информаторы: Тамара Ормели, 1916 г. рождения, Симферополь; Сымыт Кушуль, Евпатория, 1906 – 1996; Семен Сарач, 1910 Москва – 2000, Париж, Академик Российской Академии Естественных наук.

В.Ю. Лапченко¹, зав. библ., Д.К. Михаленок, канд. геогр. наук
**КНИГИ И.Н. ЧЕРНОПЯТОВА В БИБЛИОТЕЧНОЙ КОЛЛЕКЦИИ
Т.И. ВЯЗЕМСКОГО**

Настоящая статья знакомит читателя с биографией русского ученого, дворянина Ильи Никитича Чернопятова (1822 – 1879) и книгами из его библиотеки, которые находятся в составе частной библиотеки доктора медицины Терентия Ивановича Вяземского (1857 – 1914).

Ключевые слова: частная библиотека, экслибрис, биография, очерк, владельцы книг, Чернопятов.

В русскоязычной части фонда библиотеки Т.И. Вяземского постоянно выявляются книги из частных собраний, которые различными путями попали в его коллекцию. Выявлены книги с книжными знаками 45 прежних владельцев, среди которых более 20 были неизвестны исследователям и введены нами в научный оборот.

Среди прежних владельцев книг встречаем имена российских ученых. Назовем выдающего физика Александра Григорьевича Столетова (1839 – 1896), известного историка Сергея Михайловича Соловьева (1820 – 1879), ученого в области сельского хозяйства И.Н. Чернопятова, докторов медицины: Василия Ивановича Ельцинского (1831 – 1895), Льва Захаровича Мороховца (1848 – 1918), агронома, политического и общественного деятеля Соломона Самойловича Крыма (1867 – 1936) и др.

Не все названные ученые и их библиотеки в достаточной мере известны исследователям, к ним относится И.Н. Чернопятов, профессор Петровской земледельческой и лесной академии (ныне Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева). Его характеризуют как одного из основоположников русской животноводческой науки, как первого профессора академии по животноводству, внесшего большой вклад в изучение и сохранение местного русского скота.

Биографические данные о И.Н. Чернопятове, ученом и библиофиле, раскрывают нам не только особенности его личности, но и характеризуют время, в котором он жил и собирал книги. Наиболее полные и подробные сведения о нем находим в очерке Т.И. Вяземского «Профессор Илья Никитич Чернопятов (Очерк его жизни и деятельности)», сохранившемся в библиотеке Карадагского природного заповедника. Работа была написана к двадцатипятилетию кончины И.Н. Чернопятова, вышла небольшим тиражом и в настоящее время является библиографической редкостью.

Небезынтересно отметить, что над очерком Т.И. Вяземский работал в Крыму, в своем имении «Карадаг», в декабре 1904 г. По материалам очерка поближе познакомимся с личностью И.Н. Чернопятова.

В самом начале своей работы, Т.И. Вяземский охарактеризовал содержание жизни ученого следующим образом: «Все содержание жизни этого человека сосредоточилось около двух основных задач: приобретение наивозможно

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

большого запаса знаний и применение их на пользу родине». Кроме того И.Н. Чернопятов вместе с другими учеными работал над созданием Петровской земледельческой и лесной академии, «и потом своим участием, как профессор, содействовал такой громкой известности, которую получило это образовательное учреждение среди русского общества».

Родился И.Н. Чернопятов в небогатой дворянской семье 17 (30) июля 1822 г. в селе Головине Одоевского уезда Тульской губернии. Закончил Тульскую гимназию. Мечта о врачебной деятельности привела его в Санктпетербургскую медико-хирургическую академию. Но из-за болезни он был вынужден оставить учебу и решил посвятить себя изучению агрономии. Агрономическое образование получил в Горыгорецком земледельческом училище высшего разряда (с 1848 г. – институт, в настоящее время Белорусская сельскохозяйственная академия). В 1846 г. окончил училище в числе лучших учеников, получил звание агронома и Министерством государственных имуществ был командирован на один год в Остзейские губернии для практического изучения сельского хозяйства.

В январе 1848 г. он вновь был командирован за границу «для усовершенствования в сельском хозяйстве». В течение года слушал лекции в Эльденской академии (Германия), а потом в течение двух лет, будучи хорошим знатоком европейских языков, совершил путешествия по Германии, Италии, Франции, Бельгии, Голландии и Англии, где изучал образцовые хозяйства по орошению и осушению земель и добыче торфа.

Вернувшись в Россию, с 1850 г. и по 1863 г. работал в системе Министерства государственных имуществ в Санктпетербурге. В частности, в 1852 г. заведовал кафедрой сельского хозяйства в Лесном и Межевом институте, а в 1859 г. стал наставником-наблюдателем по естественным наукам в этом же институте.

И.Н. Чернопятов очень ответственно относился к систематизации и обработке фактических данных. В своих первых крупных работах – «Руководство по торфяному хозяйству» (1857) и «Руководство к орошению разных земельных угодий» (1861) (этих книг в составе библиотеки Т.И. Вяземского нет), он обобщил свои научные изыскания в России и во время пребывания за границей. Критика того времени высоко оценила его исследования.

Укажем, что в октябре 1861 г. Вольное экономическое общество на своем торжественном собрании определило: «преподавателю сельского хозяйства Илье Никитичу Чернопятову назначить завещанную бывшим членом Общества бароном Шпек-Штернбургом премию в 150 рублей за сочинение «Руководство к орошению земельных угодий», представленное им на конкурс по предложенной

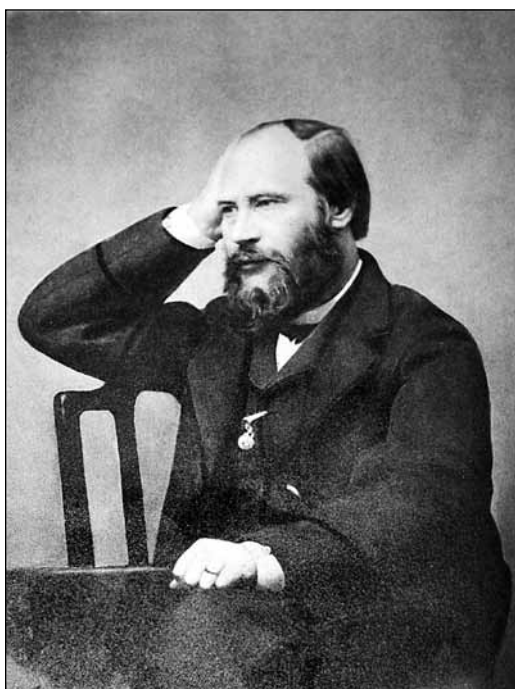


Рис. 1. Профессор Илья Никитич Чернопятов

Обществом, согласно воле завещателя, задаче о сельском хозяйстве вообще или одной из главных его отраслей, в применении к России».

Эти два руководства создали И.Н. Чернопятову «почетное имя и окончательно определили его судьбу».

В 1861 г. И.Н. Чернопятов был избран членом-корреспондентом в Ученый комитет Министерства государственных имуществ. Много сделал для формирования экспозиций сельскохозяйственного музея, занимал должность помощника заведующего музеем. В 1862 г. за успешную деятельность в Ученом комитете был награжден малой золотой медалью.

В 1863 г. И.Н. Чернопятов закончил свою деятельность в Санктпетербурге и все свои силы отдает новому высшему образовательному учреждению, созданному в Москве, – Петровской земледельческой и лесной академии. В это время академия еще не была открыта (официальное открытие состоялось 3 декабря 1865 г.) и И.Н. Чернопятов много сделал для внутренней ее организации, для скорейшего открытия академии. Дальнейшее процветание академии во многом связано с именем И.Н. Чернопятова, в которой он трудился до конца своей жизни.

В академии И.Н. Чернопятов читал лекции по зооигиене, общему скотоводству, разведению домашних животных, птиц и пресноводных рыб, пчеловодству и шелководству. Кроме лекций проводил практические занятия в зоотехническом кабинете, на скотном дворе академической фермы, в рыбообразном заведении, на пчелиной пасеке, на шелководческом участке.

В 1872 году в Москве состоялась Политехническая выставка, где была представлена его коллекция шерстей в количестве более 900 образцов. Т.И. Вяземский сделал особый акцент на этой коллекции – «вещественном памятнике, который он оставил после своей смерти и который он создавал в течение более 20 лет». Коллекция позволяла ученым распознавать первичные коренные породы овец. За свою коллекцию на Венской всемирной выставке в 1873 г. он получил почетный диплом. Эта замечательная коллекция после смерти И.Н. Чернопятова его родными была передана в дар академии.

И.Н. Чернопятов принимал активное участие в работе Московского общества сельского хозяйства. За полезную деятельность в комитете скотоводства в 1877 г. он получил большую золотую медаль.

В своем очерке Т.И. Вяземский кратко охарактеризовал научные работы И.Н. Чернопятова по различным отраслям сельского хозяйства. Это научные труды по сушке и хранению хлеба, воспитанию телят, исследованию шерстей, искусственному разведению рыбы, шелководству, скотоводству и др. При этом, Т.И. Вяземский отметил, что содержание работ И.Н. Чернопятова «показывает, как он чутко понимал потребности русского общества, и свое так сказать, ответственное положение перед народом, как представитель известной отрасли знания».

Илья Никитич Чернопятов был счастлив в семейной жизни. «Детям своим, которых было 8 человек, он старался дать правильное воспитание и солидное образование. Тихий по характеру, умеренный по образу жизни, лишенный слабостей светской жизни, он все свое свободное время благотворно посвящал семье».

Умер Илья Никитич Чернопятов 1(14) мая 1879 г. на 57-м году жизни. В очерке, написанном с большой любовью к личности И.Н. Чернопятова, внимательный читатель обнаружит мысли и суждения, характерные для самого Т.И. Вяземского. Это обстоятельство подметил современник Т.И. Вяземского, физик Алексей Иосифович Бачинский (1877 – 1944).

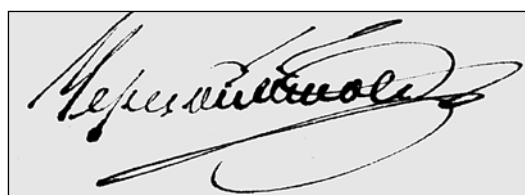
Таким образом, рассказ Т.И. Вяземского о И.Н. Чернопятове – это, в определенной мере, сопутствующие мысли и о своем положении в обществе. В конце очерка

Т.И. Вяземский характеризовал жизнь И.Н. Чернопятова как «сплошной труд, труд на пользу родины», выделив курсивом следующие слова: *«Он глубоко сознавал, что только действительным изучением родины можно сделаться полезным ей сыном».*

Основу научной деятельности И.Н. Чернопятова составляли книги, приобретаемые им как за границей, так и в России. Сведения о библиотеке И.Н. Чернопятова находим в черновых записях Т.И. Вяземского за 1901 год: «...начало ей было положено в 1846 г. и заключает в себе до 1200 томов на русском и иностранных языках, имеет ценные и редкие сочинения».

Всего в составе библиотеки Т.И. Вяземского нами выявлено 96 изданий книг и брошюр в отдельных переплетах, либо собранные в конволюты. Из них три рукописные работы, соприкасающиеся с сельским хозяйством и одна книга на немецком языке, посвященная изучению растений посредством микроскопа. Отраслевое распределение книг свидетельствует о богатстве научных интересов И.Н. Чернопятова. Так, сельское хозяйство представлено 48 изданиями, из которых 19 изданий по общим вопросам сельского хозяйства. Отдельные отрасли сельского хозяйства представлены: общим скотоводством, рыболовством и рыбоводством, земледелием и почвоведением – по 6 изданий; шелководством и орошением земель – по 4; осушением болот – 2; добыче торфа – 1 изданием. Отдельные отрасли науки представлены: по ботанике – 13 изданий; зоологии – 8; природоведению – 6; лесному хозяйству – 3; химии – 5; геологии и минералогии – 2; народному образованию – 2; физике и строительству – по 1 изданию. Литература универсального содержания насчитывает 4 издания.

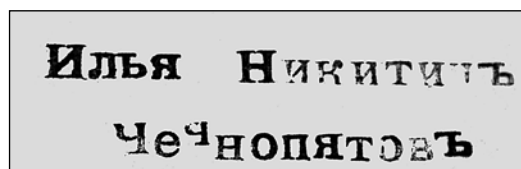
На верхних форзацах книг, либо на титульных листах проставлен штемпель (0,9 x 4,7) «Илья Никитичъ Чернопятовъ». Встречаются также рукописные экслибрисы – «Чернопятовъ» и «Ил. Чернопятовъ». Интересно отметить, что на книгах И.Н. Чернопятова имеются владельческие признаки библиотеки сына И.Н. Чернопятова – известного историка Виктора Ильича Чернопятова (1857 – 1935) в виде суперэкслибриса «В.Ч.», проставленного на корешках переплетов книг. Таким способом В.И. Чернопятов включил в состав своей библиотеки книги отца. В.И. Чернопятов хорошо знал Т.И. Вяземского, гостил в его имении «Карадаг». Он с пониманием относился к строительству научной станции, разделял мнение Т.И. Вяземского о будущем научном царстве на Карадаге. Поэтому, для приумножения научной значимости станции, в начале XX столетия он передал Т.И. Вяземскому часть семейной библиотеки Чернопятовых.



а)



б)



в)

Рис. 2 (а-в). Экслибрисы И.Н. Чернопятова



Рис. 3. Суперэкслибрис В.И.Чернопятова.

Кратко охарактеризуем некоторые книги из библиотеки И.Н. Чернопятова. На экземпляре книги Н.О. Шиховского (1803 – 1854) сохранилась дарственная надпись автора книги князю В.В. Долгорукову (1789 – 1858): «Его сиятельству господину вице-президенту императорского Вольного экономического общества, действительному тайному советнику и разных орденов кавалеру князю Василию Васильевичу Долгорукову в знак истинного высокопочитания усерднейше посвящает д. чл. Общ. Н. Шиховский». Книгу, по всей вероятности, И.Н. Чернопятов купил у букинистов. Приобретение было дорого не только из-за дарственной надписи, но и потому, что И.Н. Чернопятов состоял действительным членом Вольного экономического общества с 1860 г. и принимал активное участие в его деятельности. Это старейшее в России ученое общество, созданное в 1765 г., с целью распространения полезных и нужных для земледелия и домостроительства знаний. Отметим, что вице-президент Вольного экономического общества В.В. Долгоруков в 1842 г. воздвигнул в Симферополе памятник своему деду В.М. Долгорукову-Крымскому (1722 – 1782), армия которого в 1771 г. овладела Крымом. Долгоруковский обелиск сохранился, находится в сквере Победы. Название крымской яйлы – Долгоруковская, связано с В.М. Долгоруковым.

В библиотеке И.Н. Чернопятова сохранились работы крупного русского ученого – агронома, коллеги И.Н. Чернопятова, профессора Петровской земледельческой и лесной академии, Ивана Александровича Стебута (1833 – 1923). На титульном листе одной книги сохранилась дарственная надпись автора: «Илье Никитичу Чернопятову от автора», а на титульном листе второй читаем: «Илье Никитичу Чернопятову в знак искреннего уважения от автора». Известна совместная работа ученых. Так, в 1875 – 1876 гг. отдельными томами была издана «Настольная книга для русских сельских хозяев», составленная А.П. Людоговским, И.А. Стебутом, И.Н. Чернопятовым и А.А. Фадеевым. Книга имела огромный успех и вскоре стала библиографической редкостью.

Книга видного немецкого ученого, специалиста по животноводству, профессора сельскохозяйственной академии в Эльдене, Оттомара Роде (1816 – 1881) «Крупный рогатый скот», изданная в России в 1873 г., невольно напоминает о том, что на протяжении 1848 г. И.Н. Чернопятов находился в Германии и посещал лекции в Эльденской сельскохозяйственной академии. Вполне возможно, что И.Н. Чернопятов мог быть знаком с автором книги.

Среди книг И.Н. Чернопятова сохранилось произведение известного швейцарского естествоиспытателя и философа Шарля Боне (1720 – 1793) «Созерцание природы», изданное в Смоленске на русском языке в 1804 г. Из шести книг сохранились четыре, переплетенные в два отдельных тома. (книги 1 – 2 в одном корешке; книги 3 – 4 так же в одном корешке). Переплеты из кожи, с золотым тиснением на корешках орнамента и заглавия. Книги являются редкими и относятся к книжным памятникам.

Вышеизложенные краткие биографические сведения об И.Н. Чернопятове и характеристика некоторых книг его коллекции призваны открыть нам не только забытые страницы русской науки, но и рассказать о библиофильских увлечениях своего владельца.

Т.И. Вяземский мечтал, чтобы любой желающий мог пользоваться его частной библиотекой. Следуя этой идее, в конце 2013 года началась работа по созданию депозитария частной библиотеки Т.И. Вяземского с последующим размещением его на сайте учреждения.

Литература

- Архив Карадагского природного заповедника. Оп. 1. Д. 22. Л. 391.
- Барышников П.А.* Илья Никитич Чернопятов // Животноводство. – 1959. – № 7. – С. 86 – 88.
- Бачинский А.И.* Научно-литературная деятельность Т.И. Вяземского // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. – 1917 – Вып. 1. – С. 24.
- Богомолов С.И.* Российский книжный знак 1700 – 1918: справочное издание / С.И. Богомолов. – М.: [б. и.], 2004. – С. 895.
- Вяземский Т. И.* Профессор Илья Никитич Чернопятов (Очерк его жизни и деятельности) 1822 – 1879. – М.: Т-во «Печатня С.П. Яковлева», 1905. – С. 1 – 22.
- Михаленок Д.К., Лапченко В.Ю.* Российские книжные знаки в частной библиотеке Т.И. Вяземского // Румянцевские чтения – 2012. Ч. 2: материалы Всероссийской науч. конф. (17 – 18 апр. 2012): [в 2 ч.] / Российская гос. б – ка; [сост.: Е.А. Иванова]. – М.: Пашков дом, 2012. – С. 47.
- Михаленок Д.К., Лапченко В.Ю.* О частной библиотеке И.Н. Чернопятова // Румянцевские чтения – 2013. Ч. 1 = The Rumyantsev readings – 2013. Part 1: материалы международной научной конф. (16 – 17 апр. 2013): [в 2 ч.] / Российская гос. б – ка; [редкол.: Л.Н. Тихонова, Е.А. Иванова, И.И. Шестопалов]. – М.: Пашков дом, 2013. – С. 404 – 409.
- Настольная книга для русских сельских хозяев, составленная А.П. Людоговским, И.А. Стебутом, И.Н. Чернопятовым и А.А. Фадеевым, членами Комитета сельскохозяйственной консультации, состоящего при императорском Московском Обществе сельского хозяйства. – СПб.: Издание А.Ф. Девриена, 1875. – Т. 1. – VIII, XV. – 920 с.
- Роде О.* Крупный рогатый скот. – СПб.: Типография и литография К. Сорванова и Комп., 1873. – 802 с.
- Стебут И. А.* О почвенных картах Деллеса, Беннигсена-Фердера и Лоренца. – М.: В Университетской типографии, 1870. – 33 с.
- Стебут И.А.* Сельскохозяйственные заметки из поездки в некоторые, преимущественно степные губернии. – М.: В Университетской типографии, 1873. – 106 с.
- Шилова А.А., Пилипенко В.П.* И.Н. Чернопятов – первый профессор академии по животноводству // Известия ТСХА. – 2003. – Вып. 2. – С. 174 – 178.
- Шиховской Н.О.* Краткая ботаника: Курс гимназический. – Санктпетербург: Типография Э. Прада, 1853. – Вып. 2. – XXV. – 474 с.

Ilya Nikitich Chernopyatov and its Books collection in the library collections T.I. Vyazemskogo. This article introduces the reader with the kind of Chernopyatov's nobility, books from the private library of which became part of the book collection of T.I. Vyazemsky.

Key words: Private Library, Ex Libris, Biography, Essay, Proprietors of Books, Chernopyatov.

А.Н. Олиферов¹, д-р геогр. наук, проф.
РАННИЕ ИССЛЕДОВАТЕЛИ ГЕОЛОГИИ КАРАДАГА

Вулканические особенности Карадага впервые были отмечены А.А. Прозоровским-Голицыным в 1891 г., рассматривавшим этот горный массив как остаток слоистого вулкана. Позднее эта точка зрения была разделена А.Е. Лагорио.

Эти ученые обратили внимание на оригинальные формы рельефа этого горного массива – высокую Святую гору конической формы, окруженную в виде полукольца вулканическим береговым хребтом. Это вызвало представление о вулканическом конусе и обрамляющих его стенках кратера. Поэтому первые исследователи рассматривали Карадаг как один большой вулкан. В целом им представлялась картина, напоминающая вулкан Везувий, который окружен чашеобразной стенкой более древнего вулкана Сомма. Как отмечал В.И. Лебединский, дальнейшие исследования показали, что представление о Карадаге как об одном большом вулкане неправильно. Оказалось, что Святая гора и Береговой хребет состоят из разных пород и отличаются по строению, вследствие чего не могут составлять единый вулкан.

В 1913 г. вулканические породы Карадага исследовал профессор П.Н. Чирвинский. Он рассматривал вопрос о возрасте вулканических извержений в Крыму, при этом более конкретно анализировал вулканические брекчии и туфы Карадага, отдельное исследование было посвящено цеолитам Карадага.

Этот ученый мало известен, в крымском томе «Геология СССР» дается только перечень его работ. В связи с 150-летием со дня рождения В.И. Вернадского, появилась возможность рассказать о П.Н. Чирвинском как о соратнике Владимира Ивановича.

В.И. Вернадский написал огромное количество научных трудов (670 работ), среди которых занимают определенное место статьи, посвященные профессору Петру Николаевичу Чирвинскому, в которых дан анализ трудов ученого. Он и П.Н. Чирвинский состояли в переписке, и одно из писем было опубликовано в юбилейном сборнике, посвященном П.Н. Чирвинскому. Особенно плодотворно содружество двух геологов-энциклопедистов происходило по линии изучения метеоритов. В.И. Вернадский в 1939–45 гг. был назначен председателем комитета по метеоритике Академии Наук. П.Н. Чирвинский, являющийся одним из основоположников науки метеоритики и открывший в ней два закона, названных его именем, постоянно активно работал в этом комитете.

П.Н. Чирвинский родился 26 января (7 февраля) 1880 г. в Петровско-Разумовском в семье Н.П. Чирвинского, впоследствии профессора общей зоотехники Петровской сельскохозяйственной и лесной академии. В 1898 г. он окончил гимназию в Петербурге с золотой медалью и тогда же поступил на естественное отделение физико-математического факультета Киевского университета, который закончил в 1902 г. с дипломом первого разряда и с золотой медалью. Весной

¹ Таврическая академия ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского».

того же года П.Н. Чирвинский был оставлен при кафедре минералогии у профессора П.Я. Армашевского, пробыв с 1903 по 1907 г. стипендиатом и одновременно ведя педагогическую работу. В 1907 г. Петр Николаевич сдал магистерские экзамены, прочел две пробные лекции на звание приват-доцента и был командирован в Германию в Гёттинген и Гейдельберг для работы по минералогии.

По возвращении в Россию он был приглашен в незадолго до этого открытый в Новочеркасске Донской политехнический институт, в котором состоял профессором горного факультета с 1909 по 1931 г., а с 1921 также и деканом его. В 1912 г. защитил при Казанском университете магистерскую диссертацию. В 1913–14 годах он работал в Австрии и Италии. Петр Николаевич знал три европейских языка, греческий и латинский.

Доцент кафедры общего землеведения географического факультета Таврической академии КФУ, кандидат геолого-минералогических наук А.Г. Кузнецов рассказывал мне, что при подготовке кандидатской диссертации в Новочеркасском политехническом институте он работал с образцами лав, собранных П.Н. Чирвинским на склонах вулканов Везувия и Этны.

Дальше судьба П.Н. Чирвинского сложилась трагически, в 1931 г. он был арестован и после девятимесячного следствия в Ростове по обвинению в «сокрытии недр» по статье 58 п. 7 (вредительство) был осужден коллегией ОГПУ к 10 годам концлагерей.

В 1943 г. по приглашению проректора Молотовского университета Г.А. Максимовича П.Н. Чирвинский начал работать на кафедре петрографии. Эта кафедра была основана моим дядей доцентом Николаем Александровичем Игнатьевым в 1936 году. Н.А. Игнатьев был известный петрограф, ученик академика Ф.Ю. Левинсона-Лессинга, участник его экспедиций на Карадаг и на Севан, и начальник геологических партий в Карелии, Донбассе, Забайкалье и на Урале. Он приобрел мировую известность как исследователь волконскоита Прикамья. В 1941 г. Николай Александрович был призван в армию и участвовал в разгроме Японии. Вернувшись в 1946 г. после госпиталя он уступил кафедру, которую создал, П.Н. Чирвинскому, а сам остался деканом геолого-географического факультета, а позже стал проректором университета по учебной работе.

Диапазон научных интересов П.Н. Чирвинского удивляет. Если распределить его труды по разделам, то получается: метеоритика – 84 работы, петрография – 71, минералогия – 66, физика, химия, геохимия – 28, геология – 23, полезные ископаемые – 21, гидрогеология – 17, снег, град, лавины – 14, а также работы по другим отраслям знаний. Общее количество работ превысило 500, в их числе было три статьи о Карадаге. Из них наиболее близкой для меня была работа «Снег и снегозадержание», в которой он систематизировал данные о снеге как о минерале, о снежном покрове как о «периодической горной породе», о мерах борьбы со снежными заносами в равнинных условиях.

Мы с моим другом профессором В.Н. Дублянским много лет занимались изучением снежного покрова в Крыму для целей исследования карста и проведения лесомелиоративных работ. О том, как мы развивали дальше идеи П.Н. Чирвинского по снеговедению, указано в нашей статье, опубликованной в сборнике материалов научных чтений памяти П.Н. Чирвинского.

Другой интересной для меня отраслью науки была метеоритика. Я уже упоминал о курсе лекций по этой дисциплине, где нам, студентам, было интересно узнать из первых рук основоположника этой науки последние достижения в области метеоритики. Кроме того, интересно было увидеть метеориты «живьем», так как на кафедре петрографии была большая коллекция этих небесных тел.



**Доктор геолого-минералогических наук
профессор П.Н. Чирвинский
(Рисунок с почтового конверта)**

За большой вклад в развитие науки именем П.Н. Чирвинского была названа гора в месте падения Тунгусского метеорита и минерал Чирвинский. К его 70-летию Министерством связи был выпущен художественный конверт.

Для нас, студентов, Петр Николаевич был достаточно сложен для восприятия. Как отмечает мой друг по студенческим годам профессор Н.В. Тиунов, только через многие годы он смог по достоинству оценить этого удивительного ученого. Тогда для нас, школяров, уровень и методика чтения лекций П.Н. Чирвинского были непривычны. Он давал оценки ученым, в том числе и иностранным, имена которых нам были неизвестны. Много внимания уделял приоритетам в науке. В частности, он говорил, что многие понятия им

установлены раньше, чем это признано мировой наукой (в частности, понятие кларков). Некоторые детали до нас просто не доходили, так как нам не хватало знаний.

Студентов он воспринимал как коллег, а не как учеников. Был лишен всякого формализма в отношениях с ними. Экзамен вел в свободной манере. Его интересовал не столько ответ, сколько степень эрудированности студента. Одной из особенностей Чирвинского была его исключительная аккуратность, сам никогда никуда не опаздывал и от других опозданий не терпел.

В послевоенные зимы, когда в университете практически не топили и мы сидели в аудитории в ватниках и валенках, он выходил к нам в хорошо отглаженном длинном черном сюртуке и белоснежной накрахмаленной рубашке.

П.Н. Чирвинский в 1949 г. был председателем ГЭК на нашем геолого-географическом факультете. Он внимательно прослушал мое сообщение о содержании дипломной работы, посвященной расчету стока реки Чусовой с учетом физико-географических условий ее бассейна. Комиссия выставила мне отличную оценку, а Петр Николаевич предложил дать мне направление в аспирантуру, чем и определил мою дальнейшую жизнь. Важной чертой его было помогать тем, кто бескорыстно и честно искал свой путь в науку.

Сейчас, будучи профессором кафедры физической географии, океанологии и ландшафтоведения, я часто вспоминаю на своих лекциях Петра Николаевича. Всегда подчеркиваю, что теорию дрейфа материков разработал не Вегенер, а еще до него Чирвинский, что кларки рассчитал не Кларк, а Чирвинский. Все это оживляет лекцию, при этом некоторые студенты высказывают свои сомнения и говорят, что их учили не так.

Начало систематических исследований Карадага связано с именем А.Ф. Слудского, опубликовавшего в 20-х годах прошлого столетия серию небольших статей, в которых он показал, что представление о Карадаге как о простом слоистом вулкане ошибочно и что в действительности это – сложная вулканическая группа, предполагаемый центр которой покрыт водами Черного моря.



А.Ф. Слудский – исследователь Карадага



Академик Ф.Ю. Левинсон-Лессинг

Выдающаяся роль в изучении геологии и петрографии Карадага принадлежит Ф. Левинсону-Лессингу, совместно с Е.Н. Дьяконовой-Савельевой исследовавшему этой район с 1924 по 1929 год.

Франц Юльевич Левинсон-Лессинг (1861 – 1939) родился в Петербурге, в 1883 г. окончил физико-математический факультет Петербургского университета, в котором с 1889 г. читал лекции и воспитал несколько поколений отечественных геологов и петрографов. В 1892 – 1902 гг. – профессор Юрьевского (ныне Тартусского) университета, в 1902 – 1930 гг. – в Петербургском (Ленинградском) политехническом институте, в котором организовал первую в России лабораторию экспериментальной петрографии. Франц Юльевич был директором геологического музея и петрографического института Академии Наук.

Основные труды Ф.Ю. Левинсона-Лессинга посвящены вопросам теоретической петрографии, вопросам петрогенеза. Он предполагал, что существуют две родоначальные магмы: гранитовая и базальтовая. Наряду с кристаллизационной дифференциацией магмы он признавал разделение магмы путем ликвации, то есть распад ее на две несмешивающихся жидкости. Он обосновал представление о петрографических формациях.

Ф.Ю. Левинсон-Лессинг и Е.Н. Дьяконова-Савельева в своей фундаментальной работе «Вулканическая группа Карадага в Крыму» пришли к выводу, что вулканические породы Карадага по петрографическому составу и возрастным соотношениям разделяются на две серии – палеотипную и кайнотипную, каждая из которых представлена разнообразными породами. В палеотипную серию входят спилиты, кератоспилиты, кератофиры, палеолипариты и пирокластические породы того же состава; более молодая кайнотипная серия включает базальты, андезиты, дациты, липарито-дациты и трассы.



Экспедиция Ф.Ю. Левинсона-Лессинга на Карадаг. В первом ряду второй слева – Ф.Ю. Левинсон-Лессинг, во втором ряду крайний справа – доц. Н.А. Игнатьев (из архива семьи Поварничных)

Вулканическая деятельность протекала в два цикла – палеотипный и кайнотипный, причем в каждый из них состав извергающихся лав изменялся от основных к кислым. Общей особенностью химизма всех лав является обогащенность Na_2O и бедность MgO . Изменение кислотности в породах каждой серии связывается не с дифференциацией, а со смешением двух исходных магм (основной и кислой).

На первой петрографической карте Карадага, приложенной к упомянутой выше монографии, хорошо видно, что вулканические породы приурочены к двум местам – Береговому хребту и Святой горе с Малым Карадагом. Здесь в строении вулканической группы принимают участие как лавы, так и пирокластические породы – преимущественно туфы и туфобрекчии, при этом последних гораздо больше, чем лав.

Достаточно четко на этой первой карте потухшего вулкана выделяется участок Берегового хребта, называемый Хоба-Тепе. Нижняя часть его представляет собой интрузивное тело кератофирового состава, которое возникло путем внедрения магмы в пласты горных пород. Обращает на себя внимание выделяющаяся на карте Святая гора, сложенная своеобразными, очень редко встречающимися породами – трассами. Огромную роль в формировании геологического строения Карадага сыграла тектоника – вся толща пластов осадочных пород и потоков лав сначала находилась в горизонтальном положении, затем была деформирована, смята в складки и разбита на блоки разрывами различного характера.

Разрывы, показанные на петрографической карте Карадага, относятся к двум типам – сбросам, которые рассекают Береговую хребет в поперечном направлении, и надвигам. Крупный надвиг проходит по Тумановой балке. По нему среднеюрская толща Святой горы надвинута на средне-верхнеюрские сланцевые глины, слагающие дно и склоны балки.

Хотя работа Ф.Ю. Левинсона-Лессинга и Е.Н. Дьяконовой-Савельевой и оставила глубокий след в изучении петрологии Карадага, однако ряд важных вопросов так и не был рассмотрен. Это в первую очередь происхождение массива Хоба-Тепе, условия образования кайнотипных и палеотипных пород, принадлежащих к одному тектоно-магматическому циклу и др.

Отмечая заслуги и плодотворную работу по изучению петрографии Карадага, именем академика Левинсона-Лессинга были названы живописная вертикальная скала, нависшая над берегом моря.

Одним из геохимиков-петрографов, исследовавших в экспедиции Ф.Ю. Левинсона-Лессинга потухший вулкан, был Н.А. Игнатъев. В то время Францу Юльевичу уже исполнилось 65 лет, и он не мог уже лазить по крутым склонам. Поэтому Н.А. Игнатъев выполнял функции его помощника – отбивал образцы в труднодоступных местах, а затем они обсуждали собранный каменный материал вместе с академиком.

Николай Александрович Игнатъев (1903 – 1982) – доцент, кандидат геолого-минералогических наук, заведующий кафедрой петрографии, декан геолого-географического факультета, проректор Пермского государственного университета, наряду с другими районами работал в экспедиции на Карадаге в Крыму.

Н.А. Игнатъев родился 18 марта 1903 г. в селе Усть-Боровое Соликамского уезда Пермской губернии. В 1920 г. после окончания Соликамской гимназии и трудовой школы поступил на химическое отделение физико-математического факультета Пермского университета. Однако в 1923 г. факультет был закрыт и Николай Александрович перешел в Ленинградский политехнический институт на геохимическое отделение химического факультета, который закончил с получением узкой специальности «геохимик-петрограф».

В Политехническом институте на кафедре геохимии он встретился со своим главным учителем и наставником – заведующим кафедрой академиком Ф.Ю. Левинсоном-Лессингом, который вовлек Н.А. Игнатъева в научно-исследовательскую работу и пригласил участвовать в экспедициях Петрографического института Академии наук (на Севан и Карадаг). Этими экспедициями руководили Ф.Ю. Левинсон-Лессинг и выдающийся петрограф Д.С. Белянкин. Работа с корифеями геохимии и петрографии стала для начинающего геолога прекрасной школой. Как это иногда бывает, замечательные ученые не только увлекли своего ученика наукой, но и определили его стиль и уровень работы на всю жизнь.

В своей автобиографии Н.А. Игнатъев пишет: «По геологической специальности я начал работать с 1926 года на Карадаге». Он принял участие в широко известной экспедиции Петрографического института Академии



Доцент Н.А. Игнатъев
(декан и проректор Пермского университета)

наук под руководством академика Ф.Ю. Левинсона-Лессинга, которая занималась исследованием геологии и петрографии Карадага.

Карадагу повезло быть объектом творчества крымских художников. Начиная с И.К. Айвазовского, М. Волошина и кончая современными феодосийскими художниками. Скалы Карадага и море у его берегов неизменно привлекали к себе живописностью и неповторимостью мастеров художественного творчества. Особняком в этом ряду стоят рисунки Н.А. Игнатьева. Обладая большими художественными способностями, он все-таки остался в своих художественных работах геологом. Это в значительной степени документальные рисунки. На них четко видны тектонические нарушения, точно отображены цвета горных пород и другие геологические особенности. На наш взгляд наиболее удачными являются картины Н.А. Игнатьева «Стена Лагорио» и «Чертов палец». Особенно грандиозна и живописна дайка Стена Лагорио, названная так в честь одного из первых исследователей Карадага – русского геолога, профессора А.Е. Лагорио. Указанная дайка, как и другие дайки Магнитного хребта, обладает, как отмечает профессор В.И. Лебединский, неустойчивым составом: в одних участках она сложена на кератофиром, в других порфиритом. На рисунке Н.А. Игнатьева четко видны основные особенности Стены Лагорио – она располагается вертикально, а ограничивающие ее две контактные поверхности очень неровные. Они не плоские, а как бы состоят из чередующихся между собой плоских бугров и блюдобразных впадин поперечником в несколько метров.

На рисунке Н.А. Игнатьева «Чертов палец» изображена высокая скала-башня, возвышающаяся в верхней части морского склона Магнитного хребта. Другое название этой скалы – Сфинкс. Издали она действительно напоминает сфинкса. По своему генезису это очень крупная фигура выветривания, сложенная туфобрекчиями.

После окончания Карадагской экспедиции продолжается ленинградский период жизни Н.А. Игнатьева. Он работает в ряде научно-исследовательских геологических институтов, где экспедиции, в которых он участвовал или руководил, исследовали минералы Донбасса, Забайкалья, Карелии, Урала.

Параллельно с работой в ЦНИГРИ Н.А. Игнатьев возглавляет съемочную и поисково-разведочную Пулонгозерскую геологическую партию Ленинградского геологоразведочного треста. Он ведет изучение слюдястых пегматитовых глин Пулонгских озер Лоухского района Карелии.

Я помню, как Николай Александрович – мой дядя – возвращался из экспедиции в Карелию. Меня, восьмилетнего мальчика, поразила шкура северного оленя, рябчики и куропатки со специфическим вкусом полярных ягод. В Ленинграде дядя и тетя водили меня по музеям, особенно запомнился зоологический музей со знаменитым чучелом мамонта, а также минералогический музей. Они покупали мне наборы открыток с изображением динозавров и других ископаемых животных и с текстом на обороте. Не могу сказать, что мои родственники-геологи агитировали меня пойти на геолого-географический факультет, но интерес к геологии они во мне пробудили.

В 1935 г. Николай Александрович Игнатьев получил приглашение перейти на работу в Пермский университет и занял там должность исполняющего обязанности заведующего кафедрой геохимии геологического факультета. Так он стал одним из организаторов геологического факультета в Перми. Кафедры геохимии фактически не было, и Н.А. Игнатьев создал ее заново.

В 1938 г. Николай Александрович был утвержден в ученой степени кандидата геолого-минералогических наук и в звании доцента. Преподавание, чте-

ние лекций и работу декана факультета он сочетал с научными исследованиями. В то время Н.А. Игнатъев сосредоточил свое внимание на изучении уникального уральского минерала – волконскоита.

Помню, как дядя приносил домой поляризационный микроскоп и наряду с научными исследованиями учил и меня работать с этим микроскопом в скрещенных николях. Он говорил, что при обучении в университете самое главное не только лекции, а получение навыков и умений. Я воспринял эти слова как добрые наставления. Уже в наши дни, будучи преподавателем Таврической академии КФУ, я всегда старался как можно лучше научить студентов работе с гидрометрической вертушкой, горным компасом и геодезическими приборами.

В 1951 г. Н.А. Игнатъев был назначен проректором по учебной работе Пермского (тогда Молотовского) госуниверситета. На этой должности он работал до 1962 г. Я в 1950 г. поступил в аспирантуру на кафедру гидрологии суши Московского университета, уехал в Москву и мне уже не довелось работать с Николаем Александровичем в период, когда он занимал должность проректора. В это время на него упали заботы по возрождению университета после войны и в первую очередь работа по созданию сильного преподавательского коллектива. Он постоянно искал и находил людей, которые могли бы составить основу педагогического коллектива. В 1953 г. многие ученые возвращались из лагерей после реабилитации, другие были уволены из столичных вузов в связи с кампанией «борьбы с космополитизмом». Пригласить их было достаточно сложно, но проректор Н.А. Игнатъев положил много сил, уговаривая чиновников и добывая жилье.

Плодотворная работа Николая Александровича на посту проректора университета была прервана по состоянию здоровья.

Николай Александрович был прекрасным лектором, он читал глубокие по содержанию и блестящие по форме лекции по петрографии, литологии, Федоровскому методу, которые пользовались большой популярностью среди студентов геологического отделения. Как замечательный лектор, он всегда раскрывал предмет с увлеченностью и эрудицией, при этом достаточно просто и доходчиво. Им были подготовлены многочисленные кадры геологов. В день его 60-летнего юбилея актовый зал университета не мог вместить всех пришедших его поздравить. Кто не смог прийти, приехать – прислали письма и телеграммы.

Л.П. Кириченко, канд. геол.-минерал. наук
КАРАДАГ В ЖИЗНИ ПРОФЕССОРА В.И. ЛЕБЕДИНСКОГО

Светлой памяти мужа посвящается

Профессор Владимир Иванович Лебединский, известный геолог, вулканолог, петрограф, краевед, педагог родился 4 июня 1918 года в Харькове. Отец, Иван Иванович Лебединский, из кубанских казаков, имел хорошее образование, знал английский язык и латынь. Мать, Валентина Иосифовна, родилась в семье зажиточного домовладельца, увлекалась художественной литературой.

В годы гражданской войны жизнь семьи была неустроенной, несколько раз пришлось покидать Харьков, со временем окончательно обосновавшись в городе в 1923 году.

Будучи с раннего детства слабым и болезненным ребенком, девятилетний Володя заболел туберкулезом и по настоянию врачей был отправлен к родственникам на Киевщину в село Германовка, где чистый деревенский воздух, обильное домашнее питание и активное участие в сельском труде должны были способствовать его выздоровлению. Кроме того, родственники – тетя Надя, сестра мамы, и дядя Николай Николаевич, ветеринарный врач, из дворян, были



Владимир Иванович Лебединский

людьми образованными, любящими художественную литературу и музыку, чему свидетельствовало наличие в доме большой библиотеки и рояля, занимающего центральное место в зале, что немало поразило юного Володю, когда он впервые вошел в дом. Дядя часто музицировал на рояле, а в библиотеке наряду с произведениями Пушкина, Тургенева, Достоевского, Толстого и многих других русских писателей, были еще и издания Данте, Шекспира, Байрона, Сервантеса, Шарля де Костера, крупноформатные книги с великолепными рисунками и гравюрами классиков мировой литературы. Здесь Володя впервые увидел «Одиссею», «Илиаду», «Калевалу»... Так, в Германовке, он приобщился к музыке и полюбил классическую художественную литературу, в студенческие годы и сам стал ярким библиофилом.

Как и у каждого члена семьи, у вновь прибывшего племянника были определены свои обязанности по дому и приусадебному хозяйству.

Летом 1933 года Володя закончил 7-й класс Германовской школы. Преподавание там велось на высоком уровне, и после возвращения в Харьков он по многим предметам опережал городских школьников. Тогда успехом завершился и «курс оздоровления» в сельских условиях. С грустью и благодарностью Володя прощался с тетей Надей и Николаем Николаевичем, сельскими интеллигентами, приобщившими его к музыке, литературе и труду.

Когда Володя перешёл в 10-й класс, произошли два важных события. Отец Володи уехал на длительную работу на Крайний Северо-восток СССР или, как тогда говорили, «на Колыму» (по договору с недавно сформированным трестом «Дальстрой» НКВД). Письма отца «из Колымы», а также его эмоциональные рассказы во время отпуска об этом неизведанном и суровом крае определили будущую профессиональную жизнь Владимира Ивановича.

Второе событие было вызвано тем, что в школе прочитали (в порядке совершенствования программы обучения) курс лекций по геологии. «Меня поразило геометрическое совершенство формы кристаллов, заморозили блеск и окраска минералов, удивительная прочность и долговечность кристаллических горных пород, изменчивый вид нашей планеты, катастрофические извержения вулканов и спазмы глубин земли – землетрясения, эволюция органического мира планеты от живой клетки до человека, вековые перемещения континентов и морей. Геология меня околдовала, и я понял, что мое будущее только в науках о Земле», – писал позже Владимир Иванович в книге «По ступенькам жизни».

Летом 1936 года, окончив среднюю школу на «отлично», Владимир был зачислен на геологическое отделение геолого-географического факультета Харьковского университета без экзаменов. В старинном Харьковском университете (основанном в начале XIX в. Н.И. Каразиным) готовили геологов широкого профиля для работы в производственных геологических организациях и научных учреждениях. Когда Володя поступил на 1-й курс, мать надолго уехала к отцу на Колыму. Так началась самостоятельная жизнь.

Учеба для Володи была важнейшим делом, и он аккуратно посещал лекции, практические и лабораторные занятия. Во время учебных практик Владимир Иванович познакомился со многими интересными (в геологическом отношении) регионами: Донбасс, Крым, Кавказ.

В университетские годы подружился со спортом, в течение трех лет входил в сборную лыжную команду университета, освоил альпинистские навыки и летом 1938 года один отправился в знаменитый альпинистский центр Домбай на Северном Кавказе.

По окончании 3-го курса предстояла производственная практика, и Володю направили в горы Кузнецкого Ала-Тау на южной окраине Западной Сибири – на рудник Берикуль.

На предпоследнем курсе (1939 – 1940 гг.) нужно было определиться с будущей работой. Были две возможности: заняться наукой в аспирантуре университета или уйти в практическую геологию. Романтика северных рассказов Джека Лондона, подкреплённая увлекательными рассказами отца, определила выбор Владимира. Без колебаний он остановился на северном варианте и осенью 1940 года подписал договор о работе в «Дальстрой».

В мае 1941 года, сдав государственные экзамены и защитив дипломную работу, получил квалификацию геолога по специальности «палеонтология». В конце июня 1941 группа выпускников-«колымчан» отправилась к месту назначения. Путь по железной дороге во Владивосток вместо обычных 7 – 8 дней занял больше месяца, а навстречу один за другим двигались на Запад воинские составы, и только в середине августа молодые специалисты прибыли к месту распределения – в город Магадан.

Первые встречи с начальником геологоразведочного отдела определили предстоящую работу. Сокурсников отправили на поиски и разведку месторождений золота, а Владимиру Ивановичу было поручено другое направление – оловянный камень (минерал касситерит). Надо было исследовать очень большую площадь в 5000 кв. км, которые значились на геологической карте как «белое пятно». Именно там и проработал Владимир Иванович несколько лет.

Геологов, рвавшихся на фронт, не отпускали с Колымы ни под каким предлогом. Страна нуждалась в стратегических металлах, и геологи были в цене: каждый год десятки людей не возвращались из экспедиций. Так, весной 1945 года, когда на реке Сугой перевернулся катер с сотрудниками и грузом, направлявшийся к месту предстоящей работы, погибла половина Джагынской партии, которую возглавлял Владимир Иванович. Спаслось всего несколько человек, чудом выбравшихся на остров.

В марте 1943 года был закончен отчёт о работе Бальгыгчанской геолого-рекогносцировочной партии с составлением карт и подробной характеристикой геологии района. По его окончании Владимир Иванович пришёл к выводу, что палеонтологические знания и навыки здесь практически не востребованы, и, поменяв специализацию, занялся изучением петрографии. Замыслы и интересы Владимира Ивановича поддержало руководство геологоразведочного отдела ЮЗГПУ, и в октябре 1943 года его назначили петрографом научно-исследовательского отдела.

Неоценимую поддержку в усовершенствовании Владимиром Ивановичем специальности петрографа оказали всемирно известные ученые А.К. Болдырев и Е.К. Устинов, отбывавшие в те годы сроки заключения по политическим статьям. Владимир Иванович встретился с ними в феврале 1944 года в Магадане на семинаре сотрудников научно-исследовательских отделов геологоразведочного управления «Дальстроя». Таким образом, Колыма полностью определила его профессиональное будущее – горные породы и минералы стали единственной специализацией Владимира Ивановича на все последующие годы.

Победное завершение Великой Отечественной войны В.И. Лебединский встретил в Сейчане. Государство высоко оценило вклад работников «Дальстроя» в оборону страны награждением их правительственной медалью «За победу над Германией в Великой Отечественной войне 1941 – 1945 годов».

После завершения работ в Сугойской полевой партии и написания отчета, в августе 1947 года Владимир Иванович уехал из ставшей ему родной Колымы

в Киев и уже в сентябре поступил в аспирантуру Института геологических наук (1947 – 1950 гг.), по окончании которой блестяще защитил кандидатскую диссертацию, посвященную магматическим комплексам Вольни.

После защиты диссертации перед Владимиром Ивановичем открылась перспектива активной научно-исследовательской и преподавательской деятельности. С июня 1950 года он – доцент кафедры минералогии и петрографии Днепропетровского университета.

Лекции и практические занятия по петрографии, участие в заседаниях кафедры и в университетских научных конференциях, чтение периодической геологической литературы расширяли профессиональные знания и научный кругозор Владимира Ивановича. Таким образом, Днепропетровский университет стал для Лебединского школой эрудиции, сформировавшей специалиста-петрографа.

Но как бы хорошо ни складывалась профессиональная деятельность Владимира Ивановича в Днепропетровском университете, он понимал, что едва ли здесь сможет продвинуться в науке. В то же время его очень привлекали работы по древнему вулканизму (палеовулканизму), и он «загорелся» ими заняться. Интересным в этом направлении ему казался северо-западный Китай с его великолепно сохранившимися потухшими вулканическими постройками. Решив вопрос о своем назначении в Министерстве высшего образования СССР, с сентября 1955 года Владимир Иванович прикомандировывается в должности заведующего кафедрой петрографии и советника декана геологического факультета Пекинского геологического института, в котором условия работ очень благоприятны не только для преподавания, но и для проведения научно-исследовательской деятельности.

Исполнилась мечта Владимира Ивановича – заняться палеовулканологией. С 1955 по 1957 гг. он изучает Датунскую группу вулканов, занимающую площадь 50 кв. км на северо-востоке Китая. Результатом этой работы было издание объемной монографии на китайском языке. Книга прекрасно иллюстрирована геологической картой 1:50000 с расположением вулканов, многочисленными разрезами, фотографиями, зарисовками образцов и шлифов, различными диаграммами.

За время пребывания в Китае Владимир Иванович подготовил 3 докторов и 7 кандидатов геолого-минералогических наук. По возвращении он также издал небольшую брошюру в помощь лекторам.

Но самые плодотворные годы научных исследований Лебединского связаны с Крымом, с Институтом минеральных ресурсов в г. Симферополе, куда в 1957 году он был направлен после возвращения из Китая: вначале как старший научный сотрудник, затем заместитель директора по научной работе (1961 – 1964), а потом заведующий отделом и сектором нерудных полезных ископаемых (1964 – 1976).

Хотя Крым и принадлежит к издавна изучаемым регионам, к тому времени не все вопросы его геологической истории были исследованы с необходимой детальностью. В частности отсутствовала цельная картина магматической деятельности в Крымской геосинклинали. Это дало основание Институту минеральных ресурсов АН УССР поставить тему по изучению магматизма Горного Крыма (1957 – 1962 гг.). Исследования проводили по программе, составленной В.И. Лебединским и под его руководством. Итогом была успешно защищенная в 1962 г. докторская диссертационная работа «Магматизм Горного Крыма». И к этому же времени (1957 – 1963 гг.) относится первый период изучения Владимиром Ивановичем Лебединским вулканизма Карадагской группы.

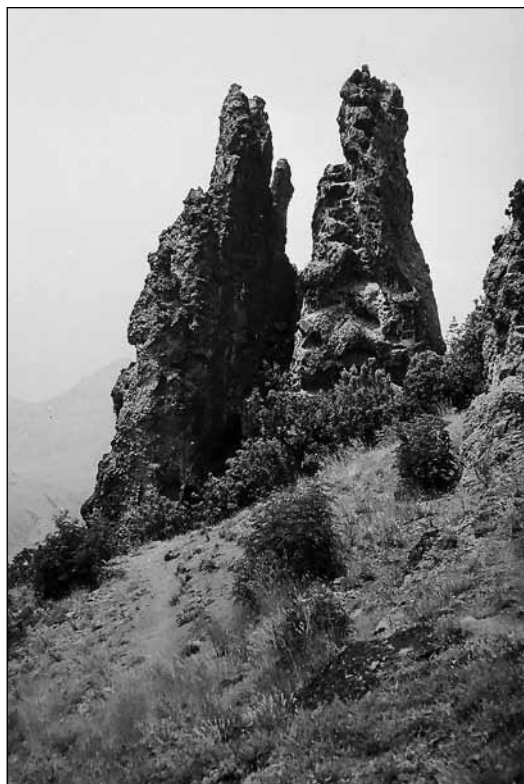


Рис. 1. Знаменитые фигуры выветривания в туфах хребта Карагач – Королева и Король.
Фото В.И. Лебединского

Ранее большинством исследователей вулканическая деятельность в Горном Крыму рассматривалась как геологически кратковременный процесс, приуроченный к среднеюрской эпохе. Большинство исследователей (Слудский, 1911; Моисеев, 1929; Левинсон-Лессинг и Дьяконова-Савельева, 1933; Лучицкий, 1939; Лычагин, 1957; Муратов, 1959–1960) считали, что вулканическая деятельность проявилась в верхнебайосское-батское время, и лишь немногие геологи допускали вулканическую деятельность в более молодое время, чем среднеюрское, например, Соколов Д.В. (1948 г.) – верхнеюрский вулканизм, Муратов М.В. – келловейский (верхняя юра). Однако исследования Владимира Ивановича не подтвердили этих представлений. Пересмотрев возраст *Parkinsonia parkinsoni* Sow. (руководящей формы верхнего байосса), встреченной в ряде пунктов эффузивной толщи, изучив структурные данные, свидетельствующие о наличии на Карадаге одной вулканогенной толщи спилит-кератофирового состава, а также тщательно исследовав взаимоотношения и контакты

между нормальноосадочной и вулканогенной толщами, Владимир Иванович с уверенностью отнес время вулканической деятельности к верхнему байоссу.

Спорным до последнего времени оставался вопрос и о нижнемеловом вулканизме. На новой основе Лебединским подтверждены данные о нижнемеловом возрасте вулканизма, а также установлена вулканическая деятельность в верхнетриасовую и нижнеюрскую эпохи.

Полученные результаты позволили выделить в Крыму следующие самостоятельные этапы вулканической деятельности: 1) верхнетриасовый; 2) нижнеюрский; 3) среднеюрский (верхнебайосский); 4) альбский.

Владимир Иванович особенно выделяет среднеюрскую эпоху, поскольку она является временем наиболее активного вулканизма в Крымской геосинклинали. «Без преувеличения, можно сказать, – писал он, – что вулканизм ни до этого, ни после не проявлялся столь энергично». Но особенности геологии, петрографического и петрохимического состава вулканитов других этапов охарактеризованы им также достаточно детально.

Наиболее мощное проявление вулканизма в Крыму представлено крупнейшей по своим размерам Карадагской вулканической группой (рис. 1). В ней наиболее полно отражены особенности вулканизма среднеюрского времени.

Как район древнего вулканизма и место удивительной красоты, Карадаг привлекал внимание ученых с конца XVIII века. Известный исследователь Тавриды Габлиц К.И., а затем академик Паллас первыми отметили своеобразную экзотику Карадага.

Вулканическая природа Карадага впервые была отмечена А.А. Прозоровским-Голицыным в 1891 г., рассматривавшим массив как остаток слоистого вулкана. Эта точка зрения была принята А.Е. Лагорио, которому принадлежат первое микроскопическое описание карадагских вулканических пород и характеристика химического состава. Систематическим исследованием Карадага занимался А.Ф. Слудский, который показал, что представление о нем как о простом слоистом вулкане ошибочно. В действительности, это сложная вулканическая группа, предполагаемый центр которой покрыт водами Черного моря. На основе палеонтологических данных Слудский пришел к выводу, что вулканическая деятельность закончилась не позднее нижнекембрийского века.

Выдающаяся роль в изучении геологии и петрографии Карадага принадлежит Левинсону-Лессингу Ф.Ю. и Дьяконовой-Савельевой Е.Н., изучавших этот район в 1924 – 1929 гг. Результатом их исследований является монография «Вулканическая группа Карадага в Крыму» (1933 г.).

Геологию Карадага в 1930 – 40 годах изучал и Д.В. Соколов. Наиболее существенным выводом этого исследователя являлось утверждение об относительно продолжительной вулканической деятельности, начавшейся в байоссе (средняя юра) и закончившейся в промежутке между лузитанским и титонским временем (верхняя юра). Кроме того, Соколов ближе, чем кто-либо из предшествующих исследователей, приблизился к разгадке природы Хоба-Тепе, охарактеризовав его как интрузивное приповерхностное тело, ограниченное разломами.

Существенный вклад в изучение Карадага внес М.В. Муратов. Он установил, что Карадагская вулканическая группа вместе с окружающим ее осадочным комплексом обособлена меридиональными разломами в особый Карадагский блок. В конце 1940-х гг. Карадаг в течение ряда лет изучал И.Н. Ремизов, по личным сообщениям которого была найдена верхнебайосская фауна в терригенных отложениях ниже вулканогенной толщи. В 1955 году геологией Карадага занимался С.М. Кравченко. Им была составлена схематическая геологическая карта масштаба 1:10000, на которой частично отражена тектоническая структура вулканогенного массива. Учитывая приведенные данные, Владимир Иванович провел собственные исследования геологического строения вулканической группы Карадаг. Периодически в этой работе принимает участие ленинградский ученый А.И. Шалимов, занимающийся вопросами стратиграфии и тектоники. Обладая огромным опытом геолога-полевого и владея в совершенстве петрографическими и петрохимическими методами исследования, Лебединский по ряду вопросов пришел к выводам, которые коренным образом отличаются от мнения предыдущих исследователей. Прежде всего, он рассмотрел вулканическую группу Карадага не как самостоятельную единицу, а как звено в общей цепи развития магматизма Крымской геосинклинали. В структурном отношении Карадаг расположен на северо-восточной периклинали Туакского антиклинория Горного Крыма (Туакский антиклинорий протягивается на 80 км в северо-восточном направлении от окрестностей г. Алушты до Коктебельской бухты, где испытывает погружение). Такой широкий подход позволяет определить структурное и формационное положение вулканогенной толщи Карадага, ее возраст. Другие проявления среднеюрского вулканизма в Крыму выражены в виде большого количества крупных линз, ограниченных по простиранию и изолированных друг от друга, структурно приуроченных к Южнобережному антиклинорию (с. Рыбачье, Леменский блок, Кастрополь, Форос) и к южному крылу Качинского антиклинория (верховья рек Бельбека, Качи и Альмы, мыс Фиолент).

Такую их особенность Лебединский объясняет центральным типом вулканических извержений, происходивших в подводных и – в отдельных этапах – наземных условиях. Локальному развитию среднеюрской вулканогенной толщи способствовали также разрывные дислокации, разделившие ее на ряд блоков.

По своему характеру, как полагает Владимир Иванович, это – вулканизм начальных и ранних этапов развития подвижных зон земной коры, проявившийся в формировании типичной спилит-кератофировой формации. От более древних спилит-кератофировых формаций нижней юры и верхнего триаса она отличается не только большей мощностью, но и значительно выраженным многообразием слагающих пород.

Детальные петрографические исследования по мощности потоков и отдельных шаровых тел позволили выявить их неоднородность. Причем эта особенность, по мнению Владимира Ивановича, обусловлена разными причинами. В одних случаях она первичного характера и связана с различной по составу магмой, отличающейся исходным содержанием летучих компонентов, а в других вызвана постмагматическими изменениями.

Преобразование лав в значительной мере также обусловлено их взаимодействием с окружающей морской водой, а в случае наземных извержений – с поровыми и иловыми растворами, содержащимися в еще не полностью окаменевших породах и осадках.

В связи с этим В.И. Лебединский предлагает установить для вулканических пород в соответствии с тремя стадиями изменения материала горных пород в земной коре три номенклатурных ряда: диагенез, эпигенез и метагенез.

Владимир Иванович делает вывод, что эффузивные породы Карадага и всей Крымской геосинклинали относятся к нормальному щелочноземельному ряду и приобретают черты, характерные для спилитов и кератофиров (в результате наложенных позднемагматических процессов, проявившихся с различной интенсивностью).

Исследования Владимира Ивановича, сопровождавшиеся детальным послойным изучением разрезов, показали, что в любом участке Карадага потоки лав подчинены пирокластическим породам. В среднем пирокластические породы составляют три четверти мощности разреза. Петрографически они представлены туфобрекчиями существенно кератофирового, андезитового и андезито-базальтового состава. Сравнительно мало распространены бомбовые туфы и лапилли кератофиро-эпиандезитового состава. Спорадически встречаются литокластические и кристаллокластические туфы.

К пирокластическим породам, вслед за Левинсоном-Лессингом, Лебединский относит и трассы. Трассы – это своеобразные, характеризующиеся крепостью, породы зеленоватого цвета, литоидного или брекчиевидного сложения, петрографическое изучение которых привело Владимира Ивановича к выводу об их принадлежности к своеобразным пирокластическим породам типа сваренных туфов. Главными представителями трассов являются туфы, туфобрекчии и сваренные витрокластические туфы дацитов.

Вулканическая группа включает также ряд интрузивных тел, которые внедрены в пластовую лаво-пирокластическую толщу. Интрузии тяготеют к центральной части Берегового хребта – массиву Хоба-Тепе (рис. 2). По условиям залегания среди интрузивных тел выделяются вулканические пробки, дайки и небольшие куполовидные интрузии. К вулканической пробке отнесена нижняя часть массива Хоба-Тепе, сложенная сплошной толщей кератофиров с единой системой трещин отдельности. Удивительная симметрия в строении Берегово-

го хребта (симметричное расположение пар крупных кератофировых даек, ограничивающих с северо-востока и юго-запада массив Хоба-Тепе) позволяет ему считать, что именно здесь надо искать остатки жерлового аппарата древнего вулкана. В пользу этого свидетельствует и уменьшение мощности вулканогенной толщи на северо-восток и юго-запад от Хоба-Тепе. Как результат вышеописанных исследований, Лебединским, вместе с А.И. Шалимовым, составляется схема жерлового аппарата Хоба-Тепе.

Среди даек Владимир Иванович условно выделяет кольцевые и линейные. К кольцевым он относит крупные дайки, окаймляющие с обоих краев вулканическую пробку Хоба-Тепе (дайки Маяк и Стена Хоба-Тепе), и внешние по отношению к ним дайки (Льва и Стена Лагорио). Линейные дайки приурочиваются исключительно к Береговому хребту. За его пределами известна только одна крупная дайка в виде вертикальной вытянутой вершины – Большая Стена (на Святой горе). Все остальные крупные дайки располагаются поперечно. Часть линейных даек расположена вблизи даек кольцевых (район Сердоликовой бухты). Линейные дайки сложены кератофирами, оксикератофирами и авгитовыми порфиритами, реже – спилитами и микродиабазовыми порфиритами, которые по вещественному и химическому составу не отличаются от пород лавовых потоков.

К дайкоподобным образованиям Лебединский относит небольшие интрузивные тела (скала Иван Разбойник, мысы Плойчатый и Тупой), разрушенные влиянием постоянной абразии, к куполовидным – Чертов Камин, сложенный андезитами, и несколько мелких интрузий базальтового состава, заключенных в нижней части хребта Карагач. Особенностью Чертового камин является прекрасно выраженная столбчатая отдельность радиального характера, что позволяет Владимиру Ивановичу реставрировать первоначальную форму массива.

Проведенная В.И. Лебединским геологическая съемка в районе Сфинкса показала, что слагающие его пирокластические породы отвечают горизонту туфобрекчий в верхней части хребта Магнитного (рис. 3), а сама скала представляет собой гигантский останец выветривания и отличается от подобных образований в других частях Берегового хребта лишь более крупными размерами.

Выводы, к которым пришел Владимир Иванович, подводя итоги своего первого периода работы на Карадаге (1957 – 67 гг.), формулируются в следующих положениях:

– Возрастные границы вулканизма Крыма значительно шире, чем отмечалось ранее. Вулканизм в Крымской геосинклинали представляет собой длитель-



Рис. 2. Изучаем неприступный Хоба-Тепе.
Фото В.И. Лебединского



Рис. 3. За Хоба-Тепе протягивается хребет Магнитный.
 Фото В.И. Лебединского

ный и вместе с тем прерывистый процесс, который на разных этапах своего развития характеризуется специфическими особенностями.

– Среднеюрский вулканизм по сравнению с более древними этапами (верхнетриасовым и нижнеюрским) проявился более мощно и на большей площади. Вулканогенные комплексы известны на крыльях всех крупных антиклинальных структур Крымского складчатого сооружения.

– Судя по тектонической обстановке и петрографическим особенностям горных пород, среднеюрский вулканизм проявился в возникновении ярко выраженной спилит-кератофировой формации. Ее образование происходило в подводной обстановке, а в отдельные моменты – в наземных условиях. О последнем свидетельствует наличие пирокластических туфов, трассов и потоков лав сложного строения и состава. Породы натриевого ряда (спилиты, кератофиры и кварцевые кератофиры) возникли из щелочноземельных лав. Они автометасоматически изменились под влиянием летучих, заимствованных из внешней среды и незастывшей части потоков лав. Вулканическая деятельность характеризовалась резким преобладанием эксплозий над излияниями.

– Вулканическая группа Карадаг сложена стратифицированной толщей пирокластов и лав верхнебайосского возраста. Толща образует синклинальную (вогнутую) складку, разорванную надвигом, по которому вулканогенные образования Святой горы надвинуты на вулканогенные и терригенные породы Берегового хребта.

– Синклинальная складка вулканогенной толщи Карадага обрезана с северо-востока и юго-запада крупными поперечными сбросами (разрывы с вертикальным или наклонным сместителем), почти перпендикулярными побережью. Современная структура Карадага может рассматриваться как горст (участок земной коры, занимающий приподнятое положение и ограниченный сбросами). Он

резко выражен в рельефе за счет поднятий и последующей денудации перекрывающих в основном глинистых пород. Разломы меньших амплитуд также широко распространены и рассекают вулканическую группу на отдельные блоки.

– Массив Карадаг представляет собой часть центрального вулканического аппарата, действовавшего главным образом в подводных условиях в течение верхнего байосса. Периодически повторявшиеся извержения выводили на дно водоема и поверхность суши лавы среднего и основного состава, реже кислого.

– Основное, или одно из главных жерл вулканической группы, находится в районе хребта Хоба-Тепе. В заключительные этапы вулканической деятельности произошло внедрение мощной кератофировой пробки, сопряженной с кольцевыми дайками.

Вышеизложенные данные позволили Владимиру Ивановичу решить и ряд теоретических вопросов:

- а) о классификации и номенклатуре эффузивных пород;
- б) о спилит-кератофировой формации, а также ее происхождении;
- в) о проблеме шаровых лав;
- г) о генезисе куполовидных интрузий.

По этим вопросам В.И. Лебединский неоднократно выступал с докладами на всесоюзных и международных совещаниях: на симпозиуме, посвященном Левинсону-Лессингу (Москва, 1966 г.), на I и II Уральских петрографических совещаниях (Свердловск, 1961, 1966 гг.), на I и II Всесоюзных вулканологических совещаниях (Петропавловск-Камчатский, 1962, 1964 гг.), на V съезде Карпато-Балканской геологической ассоциации (член делегации СССР, Бухарест, 1961 г.), доклад на XXII Международном геологическом конгрессе (1964 г.), выступление в дискуссии на III Всесоюзном петрографическом совещании (Новосибирск, 1964 г.). В это время Владимир Иванович также много публикуется в ведущих союзных геологических журналах (ДАН СССР, Известия АН СССР, Записки Всесоюзного минералогического общества, Геологический журнал АН УССР, журнал «Природа» и др.).

Таким образом, уже в этот период В.И. Лебединский получает всесоюзную известность как ведущий петрограф и вулканолог.

В последующие годы, с 1964 по 1976, В.И. Лебединский продолжает работать в Институте минеральных ресурсов, плодотворно изучая вулканизм Крыма, Карпат, Донбасса и связанные с ним неметаллические полезные ископаемые. За это время Владимир Иванович подготовил несколько докторов и кандидатов наук.

В 1968 – 1969 гг. – Лебединский преподавал в Кабульском политехническом институте в Королевстве Афганистан. С 1976 по 1990 гг. – работает в Симферопольском филиале Днепропетровского инженерно-строительного Института, позже преобразованном в Крымскую академию природоохранного и курортного строительства, с 1979 г. в звании профессора.

С организацией Карадагского государственного заповедника в системе АН УССР в августе 1979 г. открывается новая страница в охране и изучении этой уникальной вулканической группы. Заповедное положение Карадага требовало знаний его природы на современном научном уровне. Поэтому, под руководством АН УССР, было организовано детальное изучение его геоморфологии, тектоники, стратиграфии, вулканизма, петрографии и минералогии, а также флоры и фауны. Исследования осуществляли Институт геологических наук АН УССР, Институт биологии южных морей АН УССР, Институт ботаники АН УССР, Никитский ботанический сад и связанные с ними договорами о творческом содружестве Симферопольский филиал ДИСИ, Институт минераль-

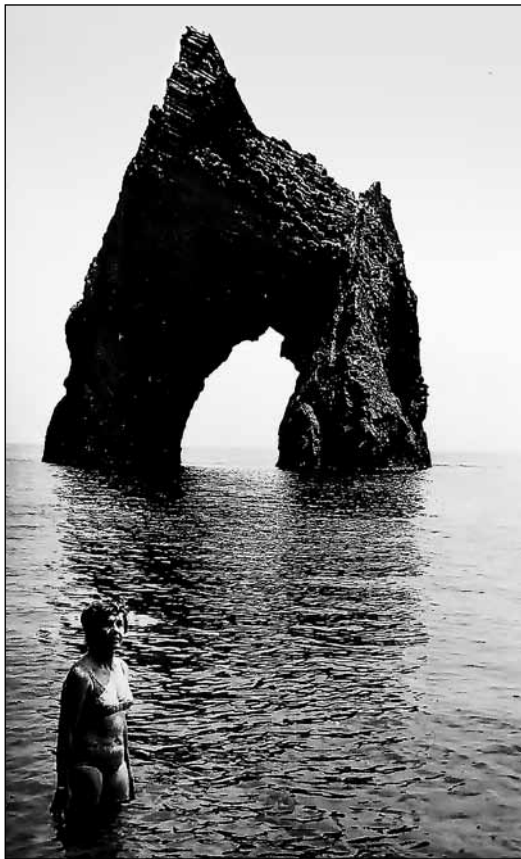


Рис. 4. Скала-арка Золотые ворота
(на переднем плане – Л.П. Кириченко).
Фото В.И. Лебединского

ных ресурсов Министерства геологии СССР, Симферопольский и Киевский государственные университеты.

Тему «Петрография и вулканизм территории заповедника Карадаг» с февраля 1981 г. по декабрь 1984 г. выполняли Симферопольский филиал ДИСИ (Лебединский В.И.) и Институт минеральных ресурсов (Кириченко Л.П.). Так начался второй период изучения Карадага Владимиром Ивановичем.

Целью этой работы являлось воссоздание геологической истории палеовулкана Карадаг и, на основе полученных новых геологических, петрографических, петрохимических данных, составление геологической карты территории заповедника.

В связи с этим проводили детальнейшее изучение геологии магматических пород, тщательные исследования морфологии вулканических (лавовых потоков и пластов пирокластов) и субвулканических тел, их взаимоотношения с вмещающими толщами, положение в тектонических структурах и т.д.

Владимир Иванович был очень требователен к себе, а следовательно, и ко всем, с кем он работал. В экспедиции

все в равном положении: не было никакого снисхождения даже к супруге (в этом случае – сотрудницы) (рис. 4). Предстояла большая работа: помимо полевого наблюдения, замеров, записей и зарисовок, необходимо было отбирать музейные образцы и образцы для исследований. Были распределены участки, у каждого из нас имелся помощник-лаборант. Работа была сложной из-за непростых и крутых склонов, необычных ландшафтов и довольно опасной.

На основе детальных послойных разрезов была подробно изучена петрография вулканических и субвулканических тел по их мощности и простирацию. По каждому звену Берегового хребта (хребет Карагач, Хоба-Тепе, Магнитный и Кок-Кая) было составлено семь детальных («послойных») вкрест простираения пластовой толщи петрографических разрезов. Некоторые из них пересекали вулканогенную толщу от уровня моря до водораздела.

Чтобы показать соотношения между продуктами взрывной деятельности и излияниями лавы по их мощностям, был использован коэффициент (индекс) эксплозивности – соотношение объема пирокластических продуктов к общему объему извергнутого вулканом материала, выраженный в процентах. Таким образом, удалось дать количественную оценку развития палеовулкана Карадаг.

На основе комплекса геологических, петрографических, петрохимических и геолого-структурных исследований дана всесторонняя формационная характеристика, составлена схематическая геологическая карта вулканогенной толщи

Карадага и воссоздана история развития палеовулкана Карадаг.

Все данные – петрографические и петрохимические характеристики, индексы, разрезы, таблицы, схемы, зарисовки, карты и фотографии подробно изложены в отчете по теме: «Провести геологические, эколого-фаунистические и флористические исследования и разработать рекомендации по сохранению ландшафтно-климатического Карадагского вулканического массива и прилегающей акватории». Менее детально и в более доступной форме эти материалы опубликованы в книгах «Природа Карадага», «Крым – музей под открытым небом», «Заповедный Карадаг» и хорошо проиллюстрированы (рис. 5).

Основные выводы этого периода заключены в следующем:

1. Основой, своего рода каркасом Карадага, служат три пластовые вулканические толщи общей мощностью более 1500 м.

а) первая слагает нижнюю часть Берегового хребта на всем его протяжении и состоит из налегающих друг на друга потоков лав основного и среднего состава мощностью более 600 м (основание толщи скрыто под водами Черного моря). Вулканических туфов очень мало, а в ряде мест их и вовсе нет. Индекс explosивности от 0 до 11 в разных участках.

б) вторая вулканическая толща резко отличается от первой преобладанием вулканических туфов над лавами (индекс explosивности 69–97) и более кислым составом вулканических продуктов. Это – довольно мощная (до 240 м) толща грубообломочных туфов характерного зеленовато-серого цвета с несколькими потоками лав среднего, среднеосновного и кислого состава. Она слагает верхнюю часть Берегового хребта и нижнюю часть г. Малый Карадаг.

в) третью вулканическую толщу слагают трассы Святой горы. По разлому с ними граничит неяснослоистая толща липаритов мощностью около 300 м. Она включает несколько мощных потоков кислой лавы и крупные вулканические купола (бескратерный вулкан куполообразной формы).

г) секущие тела, рвущие вулканические толщи и застывшие в них (называются субвулканическими) довольно разнообразны. Это крупное внедрение магмы в жерло Хоба-Тепе, многочисленные мелкие тела грушевидной и столбовидной формы и дайки, тяготеющие к центральной части Берегового хребта.

2. Карадаг состоит из двух крупных вулканических построек.

а) первая – палеовулкан Хоба-Тепе (поперечником 3–4 км), включает в свое строение потоки лав и пласты туфов Берегового хребта. Особое место в ней



Рис. 5. Скала Левинсона-Лессинга, нависшая над морем.
Фото В.И. Лебединского

занимает приповерхностное внедрение магмы в южной части Хоба-Тепе, сопровождающееся рядом субвулканических тел.

б) вторая вулканическая постройка – палеовулкан Святой горы, сложена туфами Малого Карадага, трассами и липаритами Святой горы.

3. В сложной истории Карадагской вулканической группы выделяются 3 этапа: ранний, средний и поздний.

а) вулкан Хоба-Тепе на раннем этапе действовал на дне моря, излив потоки лав мощностью более 600 м. Многократно наплаивавшиеся потоки лав основного, среднеосновного и среднего состава после затвердевания превратились в спилиты, кератофиры, андезито-базальты и андезиты. Взрывная деятельность для этого времени не характерна. Главное жерло находилось на месте Хоба-Тепе. На склоне крупного вулкана действовали боковые (паразитические) жерла, изливавшие короткие потоки лав. Затем толщу лав прорезали субвулканические интрузии базальтов, андезитов и кератофиров. К концу раннего этапа на дне моря образовался слабовыпуклый щитовой вулкан с пологими склонами.

б) в начале среднего этапа лавовая постройка поднялась и оказалась над морем. К тому времени изливается более вязкая газонасыщенная лава среднего и среднекислого состава. Почти прекращается излияние лавы, и на первое место выходят неоднократные мощные вулканические взрывы. Возникла многосотметровая толща грубообломочных туфов с редкими потоками лав. Поверх щитового вулкана формируется туфовая слоистая постройка – стратовулкан. Вулканическая постройка становится конической, поскольку обломки вулканических пород (под влиянием силы тяжести) нагромождаются под углом естественного откоса около 30 градусов. Вулканические взрывы были направленными и особенно мощными. Они разрушили верхнюю часть вулканического конуса и образовали кальдеру, а глыбы по воздуху были перенесены до дальнего конца хребта Карагач. В течение второго этапа активно действовали фумаролы и сольфатары (выходы на поверхность горячих вулканических газов и водяных паров), вызвавшие окисление и глинизацию туфов. Средний этап завершился внедрением в жерло стратовулкана крупного объема лавы среднего состава. В конце среднеюрской эпохи море перекрывает вулкан Хоба-Тепе, но довольно скоро он вновь выходит на дневную поверхность. Интенсивные тектонические движения деформируют вулканическую постройку. Потоки лав и пласты туфов становятся крутозалегающими и даже поставленными на голову.

в) на третьем этапе формируются липариты и трассы Святой горы – самые кислые горные породы. В ходе затухающей вулканической деятельности трассы местами были преобразованы в кварцморденитовые породы. В южной части Святой горы извергались короткие мощные потоки липаритовой лавы и выжимались вулканические купола. В конце позднеюрской эпохи разрывы земной коры до неузнаваемости изменили и палеовулкан Святая гора. Он был разбит на блоки, потерявшие связь между собой и не примыкающие друг к другу в возрастной последовательности.

Такой, на основе многолетних систематических геологических исследований, видится Владимиру Ивановичу история развития этого уникального геологического памятника.

К этому периоду изучения Карадага относится и разработка В.И. Лебединским и Л.П. Кириченко трех геологических маршрутов: 1) маршрут на Святую гору; 2) маршрут по Береговому хребту; 3) маршрут по морю от причала заповедника до Коктебельской бухты вдоль обрывов Карадага.

Экскурсия, проходящая по гребню Берегового хребта и дополненная сведениями о биологическом разнообразии Карадага, в настоящее время известна под названием «Экологическая тропа пешеходного маршрута – Большой Карадаг».

До 1990 г. Владимир Иванович продолжает работать в Симферопольском филиале Севастопольского приборостроительного института в должности профессора и профессора-консультанта на кафедре оснований фундаментов и инженерной геодезии.

Активное сотрудничество Лебединского с археологами Бахчисарайского историко-культурного заповедника по изучению пещерных городов в 1993 – 96 гг. помогает лучше понять особенности истории Кыз-Кермен и Тепе-Кермен.

Владимир Иванович написал более двадцати широко известных научно-популярных и краеведческих книг. Многие издания награждены дипломами как лучшие произведения научно-популярной литературы года на всесоюзных конкурсах «Общество «Знание»» и международной книжной ярмарки «Крымская весна – 2000».

Неизменным спутником Владимира Ивановича в маршрутах, помимо рюкзака, геологического молотка и записной книжки, был фотоаппарат. Поэтому все книги проиллюстрированы его снимками. Любопытно, что еще в 1961 г. им был опубликован фотоочерк «Карадаг». Карадаг был и остался излюбленной темой, поэтому Лебединским уделяется много времени для популяризации этого столь уникального, столь и прекрасного горного массива. И прежде всего в научно-популярных и краеведческих изданиях. В них он доступно и живо излагает основные сведения о вулканизме и истории этого живописного уголка, его неповторимых ландшафтах, перемежая с практическими советами туристам, которые желают познакомиться с потухшим древним вулканом.

Для привлечения внимания более широкого круга читателей Лебединский опубликовал серию очерков в газете «Крымская правда»: «Карадаг» (21 июня 1960 г.), «Загадочный Карадаг» (3 апреля 1997 г.) и др. Много лет он вел рубрики «Любимый край», «Знай свой край» и «Семь геологических чудес Крыма». Печатался в журналах «Новый Крым» и «Природа», в книге «Крым: книга рекордов» и т.д.

В 2002 г. Владимиром Ивановичем подготовлена к печати книга «Семь геологических чудес Крыма», где первое и почетное место занимает Карадаг. В связи с возросшим интересом к Карадагу, Лебединский выступает инициатором написания путеводителя «Заповедный Карадаг», который увидел свет в 2007 году. Это издание подготовили многие ученые: геологи, биологи, географы и др.

За долгую трудовую и плодотворную научно-исследовательскую жизнь Владимиром Ивановичем было опубликовано более 200 научных трудов, из них 20 научно-популярных книг, множество газетных и журнальных статей.

Подытоживая вышеизложенное, можно с уверенностью сказать, что вклад Владимира Ивановича Лебединского в изучение и популяризацию Карадага весьма и весьма значителен.

Среди наград В.И. Лебединского – четыре медали СССР и медаль КНР «Китайско-советская дружба».

Коллеги-геологи посвятили В.И. Лебединскому такие строки:

*«Да! Много сделано маршрутов:
Эпохи, люди, города!
И в те застойные года,
И в годы веры и надежд
Надежным компасом всегда
Была любовь, были друзья.»*

*Вулканы, книги, дел поток
И – верный спутник всех дорог –
Из рейн-металла молоток!»*

Последние годы жизни В.И. Лебединский проводил в с. Многооречье (бывшее Кучук-Узенбаш) Бахчисарайского района в истоках реки Бельбек, где на даче он ухаживал за садом. Несмотря на преклонный возраст, он обладал незаурядной памятью, быстро решал кроссворды, оставался интересным собеседником. Осталась неоконченной его автобиографическая книга «По ступенькам жизни», материалы которой были использованы автором в написании настоящей статьи. Жизненный путь В.И. Лебединского завершился 30 ноября 2012 г. Похоронен он на Симферопольском кладбище.

Список научно-популярных книг и статей В.И. Лебединского по Карадагу:

1. Датунская группа вулканов, АН КНР (на китайском языке). – Пекин, 1957 – 16 п. л.
2. Впечатления геолога от путешествия в КНР (на украинском языке). – серия IX, № 3, Киев, 1959 – 1,5 п. л.
3. Очерки Карадага // Природа, 1960, № 8 – С.119 – 120.
4. Карадаг (фотоочерк) // журнал «Наука і життя», 1961. – № 4. – С. 60 – 61.
5. По вулканическим местам Крыма. – Симферополь: Крымиздат, 1961 – 58 с., второе издание, 1964 – 110 с.
6. Вулканизм Горного Крыма. – Киев: Изд-во АН УССР, 1962. – 207с. (в соавторстве с Макаровым Н.Н.)
7. Нові дані про геологічну будову вулканічної групи Кара-Дага. // Геол. журнал АН УРСР, 1962. – № 3, – 1 п. л. (в соавторстве с Шалимовым А.И.)
8. Вулканы – грозное явление природы. – Киев: АН УССР, 1963. – 107 с.
9. Загадки земных недр. – Киев: Наукова думка, 1965 – 182 с. (в соавторстве с Шалимовым А.И.)
10. Вулканы и человек. – М.: Недра, 1967. – 203 с.
11. С геологическим молотком по Крыму. – М.: Недра, 1967. – 215 с., второе издание, 1974. – 202 с., третье издание, 1982. – 159 с.
12. Ископаемый лахар на Карадаге и некоторые особенности структуры Кок-Кая (Восточный Крым). // Доклады АН СССР, 1967. – Т. 172. – № 6. – С. 1405 – 1408. (в соавторстве с Шалимовым А.И.)
13. Гиалокластиты вулканической группы Кара-Даг (Крым). // Доклады АН СССР, 1968. – Т. 181. – № 3. – 0,3 п. л.
14. Популярная петрография. – М.: Наука, 1968. – 223 с. (в соавторстве с Лебедевым А.П.)
15. Геологические экскурсии по Крыму. – Симферополь: Крым, 1969. – 120 с., второе издание – Симферополь: Таврия, 1976. – 143 с., третье издание – 1988. – 144 с.
16. Вулканическая деятельность. – Крым // Геология СССР, Т. VIII. Ч. I. – М.: Недра, 1969. – 1,8 п. л.
17. Вулканическая корона великой равнины. – М.: Наука, 1973. – 190 с.
18. В удивительном мире камня. – М.: Недра, 1973. – 224 с., второе издание – 1978. – 160 с., третье издание – 1985. – 224 с.
19. Камень и человек. – М.:Наука», 1974. – 215 с. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
20. Субвулканические тела Кара-Дага. //Геохимия и рудообразование/Сб.научных трудов. – Киев, 1974. – № 4. – 0,5 п. л. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
21. Пирокластические породы Крыма. // Пирокластические породы Украины/Сб. научных трудов. – Киев: Наукова думка, 1977. – 1,9 п. л.
22. Основные вехи истории палеовулкана Карадаг. // Палеовулканологические карты и вопросы металлогении – Свердловск, 1983. – 0,5 п. л. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
23. Баойские вулканоструктуры Горного Крыма. //Геологический журн. АН УССР. 1988. – № 6. – 1,1 п. л. (в соавторстве с Соловьевым И.В.)
24. Книга о камне. – М.: Недра, 1988. – 192 с. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)

25. Строение вулканогенной толщи // Природа Карадага / Под ред. А.Л. Морозовой, А.А. Вронского – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 57 – 69. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
26. Карадаг. //Журнал «Новый Крым», 1988. – № 1. – 0,1 п. л.
27. Партенинская долина от моря и до гор. – Симферополь: СОНАТ, 1999. – 87 с.
28. Самая крупная в Крыму группа ископаемых вулканов // Крым: книга рекордов. – Симферополь: СОНАТ, 1999. – С. 17 – 19. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
29. Крым – музей под открытым небом. – Симферополь: СОНАТ, 2002. – 184 с. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
30. Семь геологических чудес Крыма. – Сдана в печать в 2002 г. книгоиздателю Крымской академии гуманитарных наук (180 с. машинописного текста) и до сих пор не издана.
31. Увертюра к Карадагу // Заповедный Карадаг. Очерк-путеводитель. Серия Новый Крымский путеводитель. – Симферополь: СОНАТ, 2007. – С. 17 – 18. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
32. Геологическое строение // Заповедный Карадаг. Очерк-путеводитель. Серия Новый Крымский путеводитель. – Симферополь: СОНАТ, 2007. – С. 19 – 33. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
33. Маршрут по экологической тропе «Большой Карадаг» // Заповедный Карадаг. Очерк-путеводитель. Серия Новый Крымский путеводитель. – Симферополь: СОНАТ, 2007. – С. 263 – 284. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
34. Морской маршрут вдоль обрывов Карадага // Заповедный Карадаг. Очерк-путеводитель. Серия Новый Крымский путеводитель. – Симферополь: СОНАТ, 2007. – С. 285 – 292. (в соавторстве с Кириченко Л.П.)
35. Экологическая тропа пешеходного маршрута «Большой Карадаг» // Карадаг заповедный: научно-популярные очерки / Под ред. А.Л. Морозовой – Симферополь: Н.Оріанда, 2011 – С. 213 – 228. (в соавторстве с Кириченко Л. П. и др.), второе издание, 2012.
33. Морской маршрут вдоль Берегового хребта Карадага // Карадаг заповедный: научно-популярные очерки / Под ред. А.Л. Морозовой. Симферополь: Н.Оріанда, 2011. – С. 229 – 235., второе издание, 2012.

Словарь геологических терминов

Альбит – минерал (натриевый полевои шпат).

Альбитизация – процесс замещения плагиоклазов альбитом в различных силикатных и алюмосиликатных породах.

Андезит – средняя (SiO_2 – 57 – 64%) эффузивная кайнотипная порода порфировой структуры с гиалопилитовой (тонкоигольчатые микролиты плагиоклаза пропитаны стеклом) или пилотакситовой (различно ориентированные или параллельно расположенные микролиты плагиоклаза) основной массой. Помимо плагиоклаза присутствуют и цветные минералы (биотит, пироксен, роговая обманка).

Андезито-базальт – средне-основная (SiO_2 – 53 – 57%) эффузивная порода по химическому и минеральному составу, занимающая промежуточное положение между андезитом и базальтом.

Антиклиналь (антиклинальная складка) – складка пластов горных пород, обращенная выпуклостью вверх. Внутренняя часть складки сложена более древними породами, а внешняя – более молодыми.

Базальт – основная (SiO_2 – 44 – 53%) темная кайнотипная вулканическая порода. Состоит из основного плагиоклаза (45 – 65%) и темноцветных минералов – пироксена, роговой обманки, часто оливина и вулканического стекла.

Верхнетриасовая, нижнеюрская, среднеюрская и верхнеюрская эпохи – отрезки времени геологической истории земли (в млн. лет). Верхнебайосское, батское время – более мелкие отрезки (века) среднеюрской эпохи. Келловейское, лузитанское, оксфордское, титонское время – века верхнеюрской эпохи.

Вулкан щитовой – образовавшийся за счет многократных излияний только жидкой лавы.

Вулканическая пробка или некк – столбообразное тело, представляющее собой заполнение жерла вулкана лавой, туфом или туфолавой.

Вулканический купол – бескратерный вулкан куполообразной формы с довольно крутыми (до 40° и больше) склонами. Формируется при извержении вязкой лавы кислого состава.

Вулканическое стекло – аморфная (без кристалликов) масса, образовавшаяся при очень быстром остывании лавы.

Дайка – пластинообразное, вертикальное или крутопадающее тело, ограниченное параллельными стенками, секущее окружающие породы.

Дацит – свежая среднекислая (SiO_2 – 64 – 68%) вулканическая порода. Состоит из вкрапленников полевого шпата, кварца и роговой обманки, заключённых в тонкозернистой основной массе.

Диagenез – преобразование осадка в горную породу.

Интрузивное тело – тело, сформировавшееся в результате внедрения магмы на глубине.

Интрузия – процесс внедрения магмы в земную кору.

Кайнотипные породы – все изверженные, молодые по виду (по степени сохранности компонентов и структуры) породы, независимо от их возраста.

Кальцит – минерал, по химическому составу углекислый кальций.

Кварц – минерал. Наиболее распространенная кристаллическая модификация кремнезёма (SiO_2).

Кератоспилит – измененный (альбитизированный и хлоритизированный) андезит-базальт.

Кератофир и кварцевый кератофир – эффузивные палеотипные светлосерые, существенно натровые (альбитизированные) породы с плотной афанитовой (без различимых простым глазом породообразующих компонентов) микролитовой основной массой и вкрапленниками альбита, реже кварца.

Конгломерат – порода, состоящая из сцементированных окатанных обломков, размером более 10 мм.

Лава – раскалённая жидкая или очень вязкая масса, вытекающая на поверхность земли при извержениях вулканов. Застывающая лава образует эффузивную или экструзивную чёрную породу, которую также называют лавой.

Лава подушечная – лава, излившаяся под водой или внедрившаяся в ил на дне моря. Представляет собой скопление круглых тел в виде подушек или шаров, вдавленных друг в друга.

Лапилли – обломки лавы диаметром от 2 до 50 мм.

Липарит – свежая, светло серая, кислая (SiO_2 – 68 – 76%) вулканическая порода. В скрытокристаллической основной массе встречаются вкрапленники кварца, калий-натриевого полевого шпата, плагиоклаза и в небольшом количестве цветного минерала.

Метагенез – стадия глубокого изменения горных пород под влиянием повышенной температуры, давления и минерализованных растворов.

Надвиг – разрывное нарушение, обычно с пологим (до 45°) наклоном сместителя, по которому висчий бок поднят относительно лежащего и надвинут на него.

Опал – аморфный минерал. По химическому составу кремнезём с переменным содержанием воды.

Палеотипные породы – изверженные породы, изменённые гидротермальным минералообразованием при их формировании или при последующем преобразовании, независимо от их возраста.

Петрография – наука о горных породах, их минеральном и химическом составе, структурах и текстурах, условиях залегания.

Пироксен – сложный по химическому составу минерал. Главные элементы: кремний, алюминий, магний, железо и кальций.

Плагиоклаз – минерал группы полевых шпатов, для которых особенно характерны натрий и кальций.

Полевые шпаты – широко распространённая группа минералов. В их состав входят кремний, алюминий, кислород, калий, натрий, кальций.

Порода пирокластическая – образовавшаяся за счёт осаждения раздробленной лавы (в горячем или раскалённом состоянии) на обломки различной величины, выброшенные из кратера вулкана.

Порфирит – общее название изменённых (палеотипных) пород, содержащих вкрапленники минералов в стекловатой основной массе.

Поток лавы – лава, излившаяся на поверхность из вулкана и стекающая по его склону. Характеризуется значительной длиной и небольшой шириной, зависящей от вязкости лавы и уклона местности.

Роговая обманка – минерал. По химическому составу близок к пироксену. Отличается внутренним строением и наличием воды.

Сброс – разрыв с вертикальным или круто наклонным сместителем, по которому крылья сброса опущены или подняты относительно друг друга.

Синклиналь (синклинальная складка) – вид изгибов слоёв земной коры, характеризующийся вогнутой формой и залеганием более молодых слоёв в осевой части и более древних на крыльях.

Спилит – альбитизированный и хлоритизированный базальт, миндалевидный без вкрапленников или с очень небольшим их количеством. Состоит из лейст-альбита, олигоклаза (натриевый полевой шпат), промежутки которых выполнены хлоритом, кальцитом или стеклом. Миндалины заполнены кальцитом, хлоритом, опалом, халцедоном и др.

Спилито-кератофировая формация – вулканическое сообщество эффузивных и субвулканических образований основного (спилиты, диабазы) и кислого состава. Формируется на ранних этапах развития геосинклинали в морских условиях.

Стратовулкан – вулкан, построенный из лавовых потоков и накоплений рыхлого материала.

Туф вулканический – горная порода, образовавшаяся за счёт цементации вулканическим пеплом твёрдых продуктов вулканических извержений. По характеру обломков различают: литокластический – из обломков горных пород; кристаллокластический – из обломков минералов; витрокластический – из обломков вулканического стекла; бомбовый – из вулканического материала округлой формы.

Туфобрекчия – порода, состоящая из неотсортированных угловатых или слабоокатанных обломков лавы, шлака, вулканических бомб, сцементированных более мелкозернистым пепловым материалом.

Халцедон – минерал, скрытокристаллическая разновидность кремнезёма.

Хлориты – группа минералов – алюмосиликаты магния и железа. Образуются за счёт изменения темноокрашенных минералов. Характерна бутылочная зелёная окраска.

Экструзив – тело, возникшее в результате экструзии (выжимания) вязкой лавы на земную поверхность.

Эпигенез – вторичные процессы, ведущие к изменениям горных пород и новообразованиям минералов.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

УДК 582.26/27:581.9

А.О. Войцехович, канд. біол. наук
**КОНСПЕКТ ФЛОРИ НАЗЕМНИХ ВОДОРОСТЕЙ
КАРАДАЗЬКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА**

Вперше наведений конспект флори наземних водоростей Карадазького природного заповідника, що налічує 213 видів, які за систематичним складом належать до 96 родів з 6 відділів: Bacillariophyta – 10 (4,7 %), Chlorophyta – 116 (54,5 %), Cyanoprokaryota – 54 (25,4 %), Eustigmatophyta – 3 (1,4 %), Streptophyta – 15 (7,0 %) та Xanthophyta – 15 (7,0 %). 51 вид є новими для території заповідника, 13 видів є рідкісними та цікавими у флористико-таксономічному аспекті і 3 види є новими для науки.

Ключові слова: наземні водорості, Карадазький природний заповідник

Наземні водорості є невід’ємним компонентом екосистем. Дані організми розвиваються аерофітно на різноманітних поверхнях – скелях, камінні, антропогенних субстратах, корі дерев, сланях лишайників та плодкових тілах трутовиків, а також входять до складу лишайників та мешкають у ґрунті.

За екологічними характеристиками наземні водорості можна умовно розділити на три основні групи: ґрунтові, аерофітні (до яких належать літофільні та епіфітні водорості) та симбіотичні водорості (у даному випадку – фотобіонти лишайників). У світі ці екологічні групи водоростей активно вивчаються окремо (Водорості... 2001; Hoffmann, 1989; Nienow, 1996 та ін.), в той час як комплексні дослідження, які б ілюстрували видову представленість водоростей у кожній із груп та їх взаємозв’язок, є досить спорадичними (Войцехович, 2009; Михайлюк, 2000; Михайлюк та ін., 2003; Mikhailyuk et al., 2003). Наша робота була присвячена вивченню аерофітних та симбіотичних водоростей заповідника, тоді як дослідження альгофлори ґрунтів Карадазького природного заповідника було розпочато задовго до цієї роботи і проводилося іншими дослідниками (Виноградова, 1987, 1989, 1992, 1994; Дарієнко, 1999, 2000 а). Деякі види наземних водоростей також були виявлені під час вивчення альгофлори континентальних водойм Карадагу (Вассер, Бухтіярова, 1990; Грин’єв 2004 а, б). Таким чином, наш конспект був складений на основі власних та літературних даних (Вассер, Бухтіярова, 1990; Виноградова, 1987, 1989, 1992, 1994; Водорості... 2001; Войцехович, 2008 а; Войцехович та ін., 2009; Грин’єв, 2004 а, б; Дарієнко, 1999, 2000 а).

Матеріали і методи. Відбір проб та аналіз матеріалу проводилися протягом 2004–2012 рр. у рамках теми дисертаційної роботи А.О. Войцехович «Водоростевий компонент лишайників Карадазького природного заповідника», в рамках проекту INTAS YSF (Ref. Nr. 05–109–4888) за темою «Molecular and Morphological Characters of Lichens and Algae Active Biodestructors of Volcanic Rocks» (2006–2008 рр.), а також у рамках держбюджетної теми відділу ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України: № 369 «Критико-таксономічне, еколого-ценотичне та флористичне вивчення наземних криптогамних рослин України» (№0107U012419).

Ізоляцію фотобіонтів проводили методом мікропіпетки (Ahmadjian, 1993). Для дослідження макроскопічних розростань аерофітних водоростей та фотобіонтів деяких лишайників застосовували спочатку пряме мікроскопування, після чого дослідження всіх груп водоростей проводилося в умовах культури. Культури водоростей вирощували на агаризованому середовищі Болда з потрібним вмістом азоту 3NBVM (Deason, Bold, 1960) при інтенсивності освітлення $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPFD (щільність фотосинтетичного фотонного потоку), з дванадцятигодинним чергуванням світлової і темної фаз, $t^{\circ}16\pm 2^{\circ}\text{C}$. У зв'язку зі складністю визначення фотобіонтів в культурі, окрім класичних методів визначення водоростей в роботі були застосовані молекулярно-філогенетичні методи дослідження ITS рДНК та порівняння з автентичними штамми родів *Asterochloris* Tschermak-Woess і *Trebouxia* Ruymala.

Ідентифікацію водоростей проводили за вітчизняними (Кондратьєва, 1984; Матвієнко, Догадіна, 1978; Мошкова, 1979; Топачевський, Оксіюк, 1960; Флора... 2009) та зарубіжними визначниками (Андреева, 1998; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996; Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komárek et al., 1983), а також за монографіями та статтями, присвяченими окремим таксонам (Виноградова, 2011; Darienko et al., 2010; Gärtner, 1985; Lokhorst, 1996; Tschermak-Woess, 1953, 1980 а, б, в). У роботі використано систему, викладену в монографії І.Ю. Костікова зі співавторами (Водорості... 2001), з деякими доповненнями згідно сучасних даних (Algae... 2011), (www.algabase.org; www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank). Ціанопрокаріоти подані згідно системи, викладеної в «Algae of Ukraine» (Algae... 2006) та роботах К. Анагностідиса і Ж. Комарека (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005).

Результати. Загальна кількість таксонів, що увійшли до конспекту, становить 213 видів, які за систематичним складом належать до 96 родів з 6 відділів: Bacillariophyta – 10 (4,7 %), Chlorophyta – 116 (54,5 %), Cyanoprokaryota – 54 (25,4 %), Eustigmatophyta – 3 (1,4 %), Streptophyta – 15 (7,0 %) та Xanthophyta – 15 (7,0 %). З загальної кількості наземних водоростей 51 вид є новими для території заповідника, 12 – новими для флори України, 13 видів є рідкісними та цікавими у флористико-таксономічному аспекті і 3 види є новими для науки.

Найвищим видовим різноманіттям серед наземних водоростей заповідника відзначаються аерофітні (124 види) та ґрунтові водорості (110 видів), тоді як найнижче різноманіття мають фотобіонти лишайників (33 види). Різноманіття літофільних водоростей складає 82 види, кількість епіфітних водоростей – 83 види, з яких 22 види виявлені як епіфлеоїдні і 80 – ліхеноепіфіти. Порівняння значених груп наземних водоростей заповідника показало значну спорідненість видового складу симбіотичних та аерофітних водоростей і певну специфічність ґрунтових. Основу усіх досліджених груп складають зелені водорості, тоді як у ґрунтах та на камінні, окрім зелених, значну роль також відіграють ціанопрокаріоти, до яких додаються жовто-зелені (особливо в ґрунтах), діатомові, стрептофітові та евстигматофітові водорості.

За нашими підрахунками, з загальної кількості наземних водоростей заповідника 62 види (29,1 %) є потенційними фотобіонтами, тобто відомі з літератури як фотобіонти лишайників. Цікаво, що кількість видів водоростей, що є потенційними фотобіонтами, у досліджених нами екологічних групах значно варіювала. Наприклад, серед аерофітних водоростей заповідника 50 % є потенційними фотобіонтами, тоді як серед ґрунтових водоростей ця цифра складає лише 10 %.

Всі види супроводжуються даними про місцезростання на території Карадазького природного заповідника (КаПриЗ). Для рідкісних та цікавих видів ми також наводимо їх поширення в Україні за узагальненими літературними даними.

Умовні позначення, використані у конспекті:

* – вид, новий для КаПриЗ

** – новий для флори України

*** – новий для науки

Г. – гора ; Хр. – хребет; ур. – урочище

Суанoprokaryota

Суанophyceae

Chroococcales

Aphanocapsa fusco-lutea Hansg. (= *Microcystis hansgirgiana* Elenkin) – Хр. Карагач: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989). Г. Свята: південний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989).

Aphanothece saxicola Nägeli – Хр. Карагач: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Chondrocystis dermochroa (Nägeli) Komárek et Anagn. (= *Gloeocapsa dermochroa* Nägeli) – Хр. Карагач: на слані лишайника *Xanthoparmelia pulla*. Ур. Монастирчик, хр. Балали-Кая: обростання кам'янистих субстратів. Також наводиться у списку водоростей КаПриЗ (Виноградова, 1992).

Характерний переважно для наземних місцезростань, утворює розростання та шкуринки на різних субстратах та поверхні ґрунту, трапляється у зоні заплеску водойм (Кондратьєва та ін., 1989; Флора... 2009; Komárek, Anagnostidis, 1998).

Chroococcopsis sp. – кол. КаПриЗ, г. Пілотка: обростання макротріщини вапнякових відслонень. Можливо являє собою одну зі стадій розвитку інших хроококальних водоростей.

Chroococcus minutus (Kütz.) Nägeli (= *Gloeocapsa minuta* Kütz.) – Окол. заповідника, г. Пілотка: обростання макротріщини вапнякових відслонень. Г. Свята: південний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989).

Gloeocapsa cf. *alpina* (Nägeli) Brand – Ур. Монастирчик: на слані епігейних лишайників *Collema* cf. *multifidum*, *Leptogium* sp., *Peccania coralloides*. Також наводиться у списку водоростей КаПриЗ (Виноградова, 1992).

Вид відомий як фотобіонт лишайника *Synalissa symphorea* (Окснер, 1974).

**G. cf. atrata* Kütz. – Хр. Карагач: на слані *Dermatocarpon miniatum*. Вид новий для території заповідника.

G. rupestris Kütz. – Ур. Монастирчик: на слані епігейного лишайника *Peccania coralloides*. КПЗ: у континентальних водоймах (Грин'єв, 2004 а).

Вид відомий як фотобіонт лишайників *Peccania coralloides* (Окснер, 1974) та *Psorotichia schaeereri* (Ahmadjian, 1964).

Gloeocapsa sp. 1 (*Hyalocapsa*) – Ур. Монастирчик: обростання кам'янистих субстратів. Г. Свята: обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме.

Gloeocapsa sp. 2 – Хр. Карагач: ґрунтові проби (Войцехович та ін., 2009) та на слані *Collema rupestre*. Хр. Магнітний: поряд із ск. Сфінкс, на слані *Caloplaca flavescens*.

Gloeocapsa sp. 3 (*Xanthocapsa*) – Хр. Карагач: на слані *Lecanora rupicola*.

***Gloeococcopsis chroococcoides* (Nováček) Komárek (= *Gloeocapsa chroococcoides* Nováček) – Ур. Монастирчик: обростання кам'янистих субстратів.

Клітини кулясті, 8,5 – 9 мкм у діаметрі, оточені індивідуальною слизовою обгорткою, а також загальним колоніальним досить щільним слизом, темно-синього до майже чорного кольору. У загальній слизовій капсулі – по 2–4 клітини.

Відомий лише з Чеської Республіки (Komárek, Anagnostidis, 1998) та Румунії (Sargaus, 2002), як аерофітна водорість, що зростала на скелях.

G. magna (Bréb.) Komárek et Anagn. (= *Gloeocapsa magna* Bréb.) – **Ур. Мононастирчик**: фотобіонт та ліхеноепіфіт епігейного лишайника *Peccania coralloides*; на слані епігейного лишайника *Leptogium* sp.; обростання кам'янистих субстратів. **Окол. дж. Лягушка**: північний схил, ліхеноепіфіт на *Leproloma tebranacea*. **Окол. КаПриЗ, г. Чукур-Кая**: обростання макротріщини вапнякових відслонень. Також наводиться у списку водоростей КаПриЗ (Виноградова, 1992).

Вид відомий як фотобіонт лишайника *Synalissa* sp. (Окснер, 1974).

Gloeothece rupestris (Lyngb.) Bornet – **Г. Свята**: обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме. Також наводиться у списку водоростей КаПриЗ (Виноградова, 1992).

Oscillatoriales

Jaaginema angustissimum (W. et G.S. West) Anagn. et Komárek (= *Oscillatoria angustissima* W. et G.S. West) – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

J. pseudogeminatum (G. Schmid) Anagn. et Komárek (= *Oscillatoria pseudogeminata* G.Schmid) – **Г. Свята**: південний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Leptolyngbia foveolarum (Rabenh. ex Gomont) Anagn. et Komárek (= *Phormidium foveolarum* (Mont.) Gomont) – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989). **КаПриЗ**: типчаково-ковиловий степ, ґрунтового проби (Водорості... 2001).

L. fragilis (Gomont) Anagn. et Komárek (= *Phormidium fragile* Gomont) – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

L. henningsii (Lemm.) Anagn. (= *Phormidium henningsii* Lemm.) – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989). **Г. Свята**: південний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

L. gracillima (Zopf ex Hansgirg) Anagn. et Komárek (= *Plectonema gracillimum* (Zopf) Hansgirg) – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

L. laminosa (Gomont ex Gomont) Anagn. et Komárek (= *Phormidium laminosum* Gomont ex Gomont) – **КаПриЗ**: у ґрунті (Виноградова, 1989).

L. tenuis (Gomont) Anagn. et Komárek – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989). **Г. Свята**: південний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

L. valderiana (Gomont) Anagn. et Komárek – **КаПриЗ**: у ґрунті (Виноградова, 1989).

L. voronichiniana Anagn. et Komárek (= *Phormidium tenuissimum* Woronichin) – **КаПриЗ**: у ґрунті (Виноградова, 1989).

Lyngbia aestuarii (Mertens) Liebmann – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989; Войцехович та ін., 2009).

Microcoleus paludosus (Kütz.) Gomont – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, ґрунтового проби (Виноградова, 1989).

M. vaginatus (Vaucher) Gomont ex Gomont – **КаПриЗ**: типчаково-ковиловий степ, у ґрунті (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989; Войцехович та ін., 2009). **Г. Свята**: південний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Phormidium aerugineo-caeruleum (Gomont) Anagn. et Komárek (= *Lyngbya aerugineo-coerulea* Gomont) – **Г. Свята:** південний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989).

Ph. autumnale (C. Agardh) Gomont – **Г. Свята:** південний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989). **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989; Войцехович та ін., 2009). **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Один з найпоширеніших видів серед наземних водоростей (Водорості... 2001; Кондратьєва, 1968). Згідно сучасних даних, очевидно, є збірним таксоном (Komárek, Anagnostidis, 2005), приуроченим переважно до водойм (Виноградова, 2011).

Ph. bohneri Schmidle – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001). **Хр. Карагач:** південно-східний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989).

Ph. dimorphum Lemm. – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Ph. paulsenianum J.B. Petersen – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Ph. retzii (Agardh) Gomont – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989). **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** обростання макротріщини вапнякових відслонень.

Ph. subfuscum (Agardh) Kütz. – **Г. Свята:** південний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989). **Хр. Карагач:** південно-східний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989).

Згідно сучасних даних (Виноградова, 2011), знахідки даного виду у наземних місцезростаннях є сумнівними.

Plectonema tomasinianum* (Kütz.) Bornet – **Ур. Монастирчик: обростання кам'янистих субстратів.

Pseudophormidium edaphicum (Elenkin) Anagn. et Komárek – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989). **Г. Свята:** південний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989).

P. hollerbachianum* (Elenkin) Anagn. (= *Plectonema boryanum* Gomont f. *hollerbachianum* Elenkin) – **Хр. Карагач: південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989); на слані *Collema rupestre*. **Ур. Монастирчик:** обростання кам'янистих субстратів. **Хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих субстратів. **Хр. Сюрю-Кая:** на слані *Toninia sedifolia*. **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме.

Pseudophormidium sp. – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Schizothrix lardacea Gomont – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989; Войцехович та ін., 2009).

Sch. lenormandiana Gomont – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Один з найтипівіших наземних видів (Vinoogradova, 2006), однак згідно сучасних даних є прісноводною водорістю, характерною для стоячих водойм (Komárek, Anagnostidis, 2005) і у зв'язку з цим, його знахідка потребує підтвердження.

Sch. vaginata (Nägeli) Gomont – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009). Також наводиться у списку водоростей Карадазького ПЗ (Виноградова, 1992).

Symplocastrum penicillatum (Kütz. ex Gomont) Anagn. (= *Schizothrix penicillata* Gomont) – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989).

Nostocales

Calothrix stellaris Bornet et Flahault – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

***Calothrix* sp.** – **Ур. Монастирчик:** на слані *Verrucaria* sp.; **Окол. дж. Лягушка:** північний схил, фотобіонт лишайника *Placynthium nigrum*. **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме.

Види роду ***Calothrix*** Agardh ex Bornet et Flahault відомі як фотобіонти лишайників родів *Anema*, *Calotrichopsis*, *Hertella* (Henssen, 1963, 1985), *Placynthium*, *Porocyphus* (Окснер, 1974), *Lichina* (Ahmadjian, 1962), *Stereocaulon* (Lamb, 1977), *Coccotrema* (Brodo, 1973).

Nostoc commune Vaucher sensu Elenkin – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009); фотобіонт лишайника *Collema rupestre*; фотобіонт епіфлеоїдного лишайника *Collema* sp. **Ур. Монастирчик:** фотобіонт лишайника *Collema* cf. *multifidum* та *Collema* sp. **Окол. дж. Лягушка:** північний схил, фотобіонт лишайника *Collema* cf. *rupestre*. **Хр. Балали-Кая:** фотобіонт лишайника *Collema tenax*.

Масове розростання кірочок *N. commune* спостерігалось щовесни (після рясних дощів), на ґрунті степових ділянок заповідника та його околиць. Відомий як фотобіонт лишайників родів *Collema* (Degelius, 1954), *Lobaria*, *Nephroma* (O'Brien et al., 2005).

N. linckia (Roth) Bornet et Flahault – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989; Войцехович та ін., 2009). **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме.

N. paludosum Kütz. – **Г. Свята:** південний схил, трагакантник, у ґрунті (Виноградова, 1989).

N. punctiforme (Kütz.) Har. – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009). **Хр. Карагач:** західний схил, фотобіонт лишайника *Peltigera rufescens*.

***Nostoc* sp.** – **Хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих субстратів. **Хр. Сюрю-Кая:** обростання макротріщини вапнякових відслонень; на слані *Toninia sedifolia*. **Хр. Карагач:** на слані *Caloplaca teicholyta*; фотобіонт лишайника *Peltigera canina*; у ґрунті (Виноградова, 1989). **Г. Свята:** південний схил, ґрунтові проби (Виноградова, 1989). **Ур. Монастирчик:** фотобіонт лишайника *Leptogium* sp.

Scytonema hofmannii Agardh – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

S. ocellatum Lyngbye – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989; Войцехович та ін., 2009); на слані лишайників *Caloplaca teicholyta* та *Collema rupestre*.

****Tolypothrix bouteillei*** (Bréb. et Desm.) Lemm. – **Хр. Карагач:** на слані лишайника *Collema rupestre*.

Вид поширений у тріщинах вапнякових відслонень, рідше поблизу гарячих джерел. Відомий лише з засолених ґрунтів Красноперекопського району Криму (Algae... 2006).

***Tolypothrix* sp.** – **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** обростання макротріщини вапнякових відслонень.

Trichromus variabilis (Kütz. ex Bornet et Flahault) Komárek et Anagn. (= *Anabaena variabilis* Kütz.) – **Г. Свята:** південний схил, у ґрунті (Виноградова, 1989).

Bacillariophyta
Coscinodiscophyceae
Orthoseirales

Orthoseira roeseana* (Rabenh.) O'Meara – **Хр. Карагач: південно-східний схил, обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

Thalassiosirales

Stephanodiscus sp. – **Хр. Карагач**: східний схил, обростання кам'янистих відслонень.

Bacillariophyceae
Achnanthales

Planothidium lanceolatum (Brèb. ex Kütz) Raund. et Bukht. – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, в обростаннях кам'янистих відслонень та у ґрунті (Войцехович та ін., 2009). Також наводиться у списку прісноводних водоростей КаПриЗ (Вассер, Бухтіярова, 1990).

Bacillariales

Hantzschia amphioxys (Ehrenb.) Grunow – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, ялівцеве рідколісся та степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: південно-східний схил, ґрунтові проби, обростання кам'янистих відслонень та епіфіт лишайника *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009). **Хр. Магнітний**: епіфіт лишайника *Caloplaca flavescens*. Також наводиться у списку прісноводних водоростей КаПриЗ (Вассер, Бухтіярова, 1990).

Naviculales

Luticula cohnii (Hilse) D.G. Mann – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001); **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009).

L. binodis* (Hust.) M.V. Edlund – **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая: обростання макротріщини вапнякових відслонень.

L. mutica (Kütz.) D.G. Mann – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, ялівцеве рідколісся та степ типчаково-ковиловий, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009). Також наводиться у списку прісноводних водоростей КаПриЗ (Вассер, Бухтіярова, 1990).

L. nivalis D.G. Mann – **Ур. Монастирчик**: обростання кам'янистих субстратів. Також наводиться у списку прісноводних водоростей заповідника (Вассер, Бухтіярова, 1990; Грин'єв, 2004 б).

Fistulifera pelliculosa (Brèb.) Lange-Bert. (= *Navicula pelliculosa* (Brèb.) Hilse) – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: південно-східний схил, ґрунтові проби та обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

Pinnularia borealis Ehrenb. – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: південно-східний схил, обростання кам'янистих відслонень та ґрунтові проби (Войцехович та ін., 2009). Також наводиться у списку прісноводних водоростей КаПриЗ (Вассер, Бухтіярова, 1990).

Chlorophyta
Chlorophyceae

Apodochloris polymorpha (H.W. Bisch. et H.C. Bold) Komárek – **КаПриЗ**: ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Bracteacoccus cf. cohaerens* H.W. Bisch. et H.C. Bold – **Ур. Монастирчик: обростання кам'янистих субстратів. **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме.

B. giganteus H.W. Bisch. et H.C. Bold – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

B. grandis H.W. Bisch. et H.C. Bold **Карагач:** південно-східний схил, обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

B. minor (Chodat) Petrová – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, ялівцево-дубове та ялівцеве рідколісся, степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001). **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень, у ґрунті та на поверхні лишайників *Ramalina pollinaria* та *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009). **Хр. Магнітний:** на слані лишайника *Caloplaca flavescens*. **Хр. Сюрю-Кая:** на слані *Toninia sedifolia*.

B. pseudominor* H.W. Bisch. et H.C. Bold – **Хр. Карагач: на слані лишайників *Aspicilia contorta*, *Dermatocarpon minutum*, *Ochrolechia* sp., *Xanthoria calcicola* (Войцехович, 2007).

Bracteacoccus sp. – **Хр. Карагач:** на слані лишайників *Aspicilia contorta*, *Ochrolechia* sp. **Хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих субстратів, епіфіт лишайника *Toninia sedifolia*. **Туманова балка:** обростання кори *Prunus*.

Chlorococcum lobatum (Korschikov) F.E. Fritsch et R.P. John – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009).

Ch. oleofaciens Trainor et Bold – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Chloromonas actinochloris (Deason et H.C. Bold) Pröschold et al. (= *Chlamydomonas actinochloris* Deason et H.C. Bold) – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Chlamydomonas applanata Negoro – **КаПриЗ:** степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Ch. concinna Gerloff – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс та ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Ch. lobulata H.Ettl – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Ch. macrostellata Lund – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Ch. noctigama Korschikov in Pascher – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Ch. reinhardtii P.A. Dangeard – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, ґрунтові проби (Водорості... 2001).

Chlamydomonas sp. 1 – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, в обростаннях кам'янистих відслонень та у ґрунті (Войцехович та ін., 2009); на слані лишайника *Ramalina pollinaria*.

Chlamydomonas sp. 2 – **Хр. Карагач:** на слані лишайника *Ramalina pollinaria*.

Chlorosarcina rivularis Rankow et Möller – **КаПриЗ:** степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Chlorosarcinopsis arenicola* Groover et H.C. Bold – **Хр. Карагач: епіфіт на *Caloplaca teicholyta* (Войцехович, 2007), обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

Раніше визначався як *Gloettilopsis sarcinoidea* (Groover et H.C. Bold) Friedl, але доведено, що це вид роду *Chlorosarcinopsis* Herndon (Виноградова, Дариненко, 2008).

Ch. gelatinosa Chantan. et H.C. Bold – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009).

Ch. cf. minor Herndon – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, ґрунтові проби (Войцехович та ін., 2009).

Відомий як фотобіонт лишайників *Lecidea lapicida*, *L. plana* (Plessl, 1963).

Desmodesmus abundans (Kirchn.) E. Hegew. – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

***Gloeocystis* sp.** – **Хр. Карагач:** північно-західний схил, на слані епігейного лишайника *Peltigera rufescens*.

Види роду ***Gloeocystis*** відомі як фотобіонти лишайників *Catillaria*, *Placynthiella* (Окснер, 1974), *Bryophagus* (Ahmadjian, 1958; Vezda, 1965), *Lecidea* (Kupffer, 1924), *Epigloea* (Jaag, Thomas, 1934).

****Mychonastes homosphaera*** (Skuja) Kalina et Punčoch. (= *Chlorella homosphaera* Skuja, *Ch. minutissima* Fott et Nováková) – **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** на корі *Pyrus* та фотобіонт лишайника *Lecania fuscella*, що зростав на корі *Pistacia*. **Хр. Карагач:** ґрунтові проби, обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Collema rupestre*, *Dermatocarpon miniatum*, *Umbilicaria hirsuta* (Войцехович та ін., 2009); «Чортові сходи», *Roccella phycopsis* (Войцехович, 2007); на слані *Pseudoevernina furfuracea*, що зростав на гілках *Rosa canina*. **Хр. Магнітний:** на сланях лишайників *Caloplaca flavescens*. **Хр. Сюрю-Кая:** на слані лишайника *Rusavskia papillifera*.

Monoraphidium tortile (West et G.S. West) Komárk.-Legn. – **КаПриЗ:** ялівцеве рідколісся, ґрунтові проби (Водорості... 2001).

Neochloris texensis P.A. Archibald – **КаПриЗ:** ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Neocystis broadiensis Kostikov et al., ad int. – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009). **Окол. заповідника, г. Пілотка:** обростання макротріщини вапнякових відслонень.

***Neocystis* sp. 1** (рис. 1 а) – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

***Neocystis* sp. 2** – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

Neosporogococcum vacuolatum Deason et El.R. Cox – **КаПриЗ:** степ типчакково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

***Palmococcus* sp.** – **Хр. Карагач:** ґрунтові проби, обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Collema rupestre*, *Dermatocarpon miniatum*, *Umbilicaria hirsuta* (Войцехович та ін., 2009).

Pleurastrum insigne Chodat – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

****Radiosphaera minuta*** Herndon – **Хр. Карагач:** на слані лишайника *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009).

Відомо кілька знахідок даної водорості у світі, з ґрунтів Ямайки (Ettl, Gärtner, 1995), Росії, Туркменії і Таджикистану (Андреева, 1998) та кори дерев у Японії (Ettl, Gärtner, 1995). Для України цей вид є рідкісним і відомі лише кілька знахідок з ґрунтів Полісся (Водорості... 2001) та о. Зміїний (Одеська обл.) (Algae... 2011). Вид характеризується заднім ядром у зооспор, через що хлоропласт має дві значні вирізки і радіально-симетричну будову хлоропласту у дорослих клітин.

Scotiellopsis rubescens Vinatz. – **КаПриЗ:** степ типчакково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Tetracystis aggregata R.M. Brown et H.C. Bold – **КаПриЗ**: степ типчаково-ковиловий, пухнастодубовий ліс, ялівцеве та ялівцево-дубове рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

****T. dissociata*** R.M. Brown et H.C. Bold – **Хр. Магнітний**: на слані лишайника *Caloplaca flavescens*.

Вказаний вид є рідкісним для України та цікавим у флористичному відношенні. В Україні відомий з ґрунтів Лісостепу (Водорості... 2001).

T. rampae R.M. Brown et H.C. Bold – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

T. texensis R.M. Brown et H.C. Bold – **КаПриЗ**: ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Trebouxiophyceae

****Apatococcus lobatus*** F. Brand emend. Geitler – **Хр. Карагач**: у ґрунті, в обростаннях кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Anaptychia setifera*, *Aspicilia contorta*, *Lecanora rupicola*, *Ramalina farinacea*, *Rhizocarpon geographicum*, *Xanthoria calcicola* (Войцехович, 2007; Войцехович та ін., 2009). **Ур. Монастирчик**: на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Хр. Хоба-Тепе**: епіфіт лишайників *Ramalina capitata*, *R. calicaris*. **Туманова балка**: обростання кори *Prunus*. **Окол. джерела «Лягушка»**: обростання кори *Malus domestica* та фотобіонт лишайника *Scoliciosporum chlorococcum*. **Г. Свята**: обростання кам'янистих відслонень, фотобіонт лишайника *S. umbrinum* та епіфіт лишайника *Mycocalicium subtile*.

*****Asterochloris excentrica*** (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa (= *Trebouxia excentrica* P.A. Archibald) (рис. 1 б) – **Ур. Монастирчик**: на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Г. Свята**: на слані лишайника *Ramalina* sp. **Хр. Сюрю-Кая**: фотобіонт лишайників *Squamarina cartilaginea* var. *cartilaginea*, *Cladonia convoluta*.

Клітини сферичні, поодинокі, 12–16 (20) мкм у діаметрі. Клітинна стінка тонка, зрідка з локальним потовщенням. Хлоропласт найчастіше пристінний, нерівномірно і глибоко розсічений, із широкими або тоненькими лопатями, що загортаються. Піреноїд голий, добре помітний на світлооптичному рівні. Цитоплазма гранульована, часто з маленькими рудими гранулами каротинів та краплинами олії. Зооспори голі, дводжгутикові, із заднім розміщенням ядра.

Відомий як фотобіонт лишайників родів *Diploschistes* (Takeshita et al., 1992), *Cladonia*, *Lecidea*, *Lepraria*, *Porpidia*, *Stereocaulon*, *Usnea* (Ahmadjian, 1993), *Evernia* (Friedl, 1989) та як додатковий фотобіонт *Placynthiella uliginosa* (Voytsekhovich et al., 2011).

****A. irregularis*** (Hildreth et Ahmadjian) Skaloud et Peksa (= *Trebouxia irregularis* Hildreth et Ahmadjian) – **Хр. Хоба-Тепе**: фотобіонт лишайника *Leprocaulon microscopicum*.

Відомий як фотобіонт лишайників родів *Diploschistes* (Friedl, Gärtner, 1988), *Cladia*, *Cladina*, *Cladonia*, *Porpidia*, *Stereocaulon* (Ahmadjian, 1993), *Squamarina* (Beck et al., 2002). На території України вид вперше був знайдений у Канівському природному заповіднику на мертвій деревині (Михайлюк, 1999), вдруге – на пісковиках Національного природничого парку «Гуцульщина» (Михайлюк, Дарієнко, 2011). Це третя знахідка даного виду на території України, отже вид є рідкісним та цікавим у флористичному відношенні.

***Asterochloris* sp.** – **Хр. Кок-Кая**: на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Ур. Монастирчик**: фотобіонт лишайників *Cladonia foliacea*, *C. furcata*, *C. pyxidata*, *C. subrangiformis*.

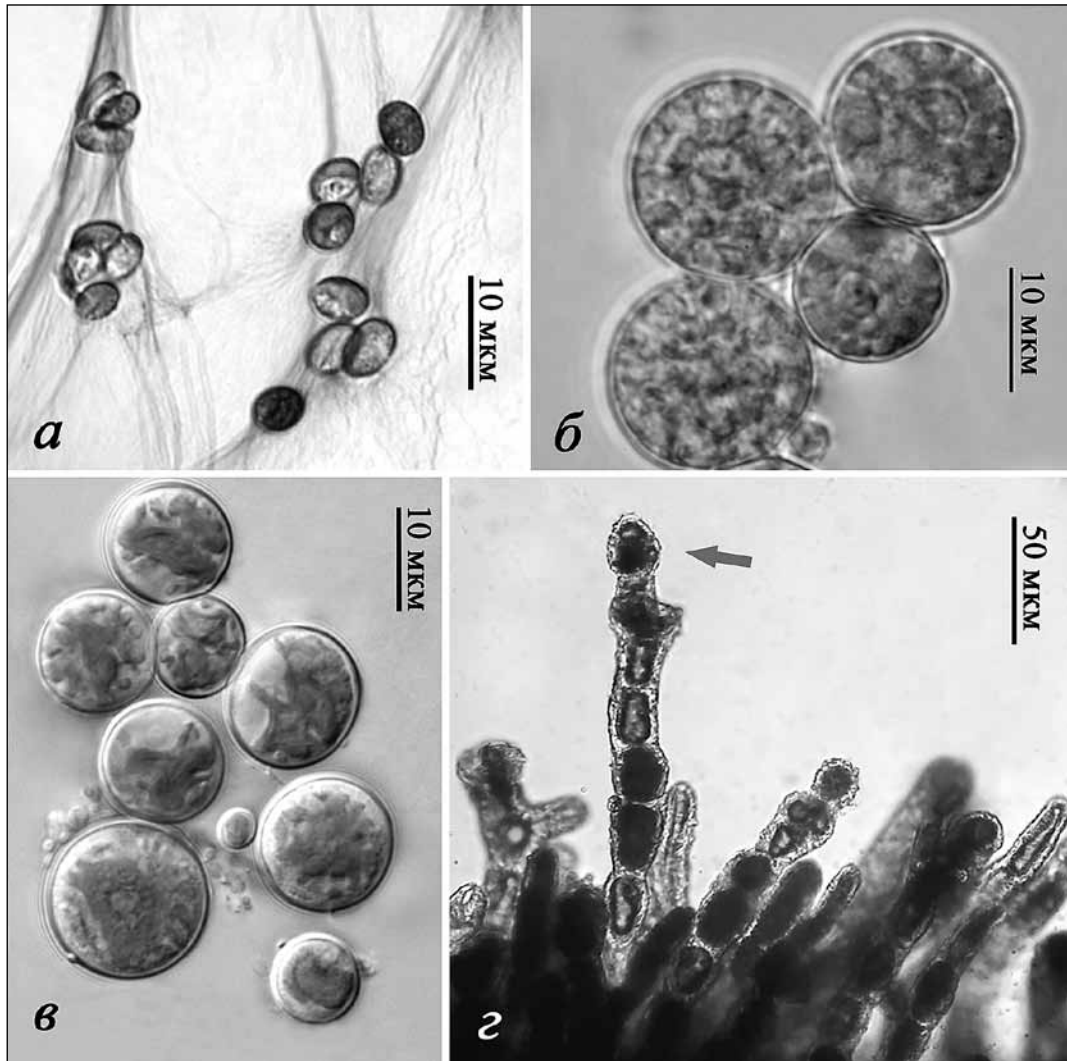


Рис. 1. Мікрофотографії деяких зелених водоростей Карадазького ПЗ в культурі (а, б, в) та у вільно живучому стані (г): а – *Neocystis* sp. 1 з характерними слизовими тяжами (після фарбування метиленовим синім); б – *Asterochloris excentrica* та в – *Trebouxia jamesii* – нові для України види водоростей; г – *Trentepohlia jolithus* – новий вид для заповідника (стрілкою позначений термінальний зооспорангій)

Всі відомі представники роду *Asterochloris* є лишайниковими фотобіонтами (Piersey-Normore, De Priest, 2001; Yahr et al., 2004) та належать до умовно облигатних фотобіонтів.

Chlorella mirabilis* V.M. Andreeva – **Хр. Карагач: на слані лишайника *Lecanora rupicola* (Войцехович та ін., 2009).

Ch. vulgaris Beijerinck – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, ялівцево-дубове та ялівцеве рідколісся, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: ґрунтові проби, обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Caloplaca teicholyta* (Войцехович та ін., 2009). **Хр. Кок-Кая**: *Candelariella vitellina*.

Chlorella sp. – **Хр. Хоба-Тепе**: на слані лишайника *Aspicilia cinerea*. У літературі *Chlorella* sp. наводиться як фотобіонт лишайників *Psoroglaena epiphylla* (Nyati et al., 2006), *Lecidea parasema* (Zehnder, 1949).

* ***Chloroidium ellipsoideum*** (Gerneck) Darienko et al. (= *Chlorella ellipsoidea* Gerneck) – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайника *Lecanora rupicola* (Войцехович та ін., 2009). **Хр. Хоба-Тепе:** *Parmelia koflerae*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** фотобіонт лишайника *Lecania fuscella*, що зростає на корі *Pistacia*, обростання кори *Pyrus* і *Pistacia* на слані лишайника *Opegrapha varia*. **Окол. дж. Лягушка:** північний схил, фотобіонт лишайника *Lepraria tembranacea*. **Ур. Монастирчик:** обростання кори *Populus*. **Хр. Магнітний:** обростання кам'янистих відслонень. **Г. Свята:** фотобіонт лишайників *Placynthiella icmalea*, *P. uliginosa*.

Нещодавно було доведено, що група «*Chlorella ellipsoidea*» формує окрему кладу в межах *Trebouxiophyceae* віддалено від «справжніх» *Chlorella* Beij. та характеризується унікальними морфологічними та біохімічними ознаками (Darienko et al., 2008, 2010). У літературі цей вид наводиться як фотобіонт лишайників *Chrysothrix chlorina*, *Chaenothecopsis exsertum* (Raths, 1938), *Placynthiella* sp. (Coppins, James, 1984), *Trapeliopsis flexulosa*, *T. granulosa* (Schmitt, Lumbsch, 2001).

* ***Ch. saccharophilum*** (W. Krüger) Darienko et al. (= *Chlorella saccharophila* (W. Krüger) Mig.) – **Г. Свята:** на слані лишайника *Ramalina* sp.

Вид відомий як фотобіонт лишайника *Trapelia coarctata* (Ettl, Gärtner, 1995).

***Chloroidium* sp.** – **Окол. дж. Лягушка:** фотобіонт лишайника *Verrucaria nigrescens*. **Ур. Монастирчик:** фотобіонт лишайника *Verrucaria* sp. 2.

Даний представник характеризувався утворенням тетраедричних та паке-топодібних агрегатів клітин, що формувалися через затримання автоспор у спорангіях. За морфологією подібний до *Chlorella trebouxioides* Punčoch.

Choricystis coccoides (Rodhe et Skuja) Fott – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, ґрунтові проби (Водорості... 2001).

Ch. minor (Skuja) Fott (= *Coccomyxa minor* Skuja) – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, ґрунтові проби (Войцехович та ін., 2009).

* ***Coccomyxa cf. elongata*** Chodat et Jaag (= *Pseudococcomyxa elongata* (Chodat et Jaag) Kostikov et al. ad int.) – **Хр. Карагач:** на слані лишайника *Ochrolechia* sp.

** ***C. mucigena*** Jaag (= *Pseudococcomyxa mucigena* (Jaag) Kostikov et al. ad int.) (рис. 2 а) – **Хр. Карагач:** на слані лишайника *Lecanora rupicola*, *Umbilicaria hirsuta* (Войцехович та ін., 2009). **Ур. Монастирчик:** на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Окол. заповідника, г. Пілотка:** в обростанні кам'янистих відслонень.

Клітини поодинокі або у скупченнях, які з'єднані слизом, характеризуються ростом вшир або рівномірним ростом в культурі. Форма вегетативних клітин варіює від еліпсоїдної або яйцевидної у молодих клітин до заокругленої у дорослих клітин. Розміри вегетативних клітин становлять 6–7 (8) x 3–5 (6) мкм. На передньому боці клітини є апікальне потовщення та слиз, що легко розчиняється і не колапсує. Автоспорангії 2–4-клітинні. Поділ протопласту у 2-клітинних спорангіях поперечний. Вид відомий з літератури як фотобіонт лишайника *Peltigera aphotosa* (Jaag, 1933).

Coccomyxa pringsheimii Jaag (= *Pseudococcomyxa pringsheimii* (Jaag) Kostikov et al. ad int.) – **Хр. Карагач:** обростання вулканічних відслонень (Войцехович та ін., 2009); північно-західний схил, на слані епігейного лишайника *Peltigera rufescens*.

Вид відомий з літератури як фотобіонт лишайника *Omphalina pseudo-anrosacea* (Jaag, 1933).

***C. rayssiae* Chodat et Jaag (= *Pseudococcomyxa rayssiae* (Chodat et Jaag) Kostikov et al. ad int.) (рис. 2 б) – **Хр. Карагач:** на сланях лишайників *Ochrolechia* sp., *Ramalina farinacea*. **Малий Карадаг:** на слані лишайника *Lecanora frustulosa*.

Клітини поодинокі, характеризуються ростом вшир або рівномірним ростом в культурі. Форма вегетативних клітин варіює від еліпсоїдної або яйцевидної у молодих клітин та широко овальної до заокругленої у дорослих клітин. Розміри вегетативних клітин становлять 6–8 (10) x 3–6 (8) мкм. На передньому боці клітини є слиз, що колапсує з утворенням тяжів. Автоспорангії 2–4-клітинні. Від найближчого за морфологічними ознаками виду *C. tucigena* вказаний нами вид відрізняється більшими розмірами вегетативних клітин, здатністю слизу до утворення тяжів, а також тангентальним поділом протопласту в 2-клітинних спорангіях (див. рис. 2 а, б). Вид відомий з літератури як вільноживуча водорість (Ettl, Gärtner, 1995).

Coccomyxa* cf. *variolosae* Jaag (= *Pseudococcomyxa variolosae* (Jaag) Kostikov et al. ad int.) – **Хр. Карагач: на слані лишайника *Anaptychia setifera*. Вид відомий як фотобіонт лишайників *Peltigera aptosa* та *P. variolosa* (Jaag, 1933).

Coccomyxa sp. – **Хр. Карагач:** обростання вулканічних відслонень (Войцехович та ін., 2009); на слані лишайника *P. saxatilis*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** на корі *Pyrus* та на слані лишайника *Opegrapha varia*. **Туманова балка:** на корі *Pistacia*. **Хр. Хоба-Тепе:** на слані лишайника *Ramalina capitata*. **Г. Свята:** на слані лишайника *Ramalina* sp. **Хр. Хоба-Тепе:** епіфіт лишайника *R. calicaris*.

Desmococcus olivaceus* (Pers. ex Ach.) J.R. Laundon – **Хр. Карагач: обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Anaptychia setifera*, *Caloplaca teicholyta*, *Collema rupestre*, *Dermatocarpon miniatum*, *Lecanora muralis*, *L. rupicola*, *Ochrolechia* sp., *Umbilicaria hirsuta*, *Xanthoparmelia pulla*, *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009). **Хр. Хоба-Тепе:** на сланях лишайників *Anaptychia setifera*, *Ramalina capitata*, *R. calicaris*. **Окол. заповідника, г. Пілотка:** на слані лишайника *Caloplaca aurantia* та у обростанні кам'янистих відслонень. **Хр. Магнітний:** обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Caloplaca flavescens*, *Staurothele* sp., *Verrucaria* sp. 1. **Хр. Сюрю-Кая:** обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Rusavskia papillifera*, *Catapyrenium squamulosum*, *Squamarina cartilaginea* var. *cartilaginea*, *Toninia sedifolia*. **Хр. Кок-Кая:** на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Ур. Монастирчик:** на сланях лишайників *C. squamulosum*, *Psora decipiens*. **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайників *D. miniatum* та *Placynthiella icmalea*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** на корі *Pistacia*. та слані епіфлеодних лишайників *Lecania fuscella*, *Opegrapha varia*. **Хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих відслонень. **Туманова балка:** на корі *Pistacia*.

Був виявлений нами як фотобіонт лишайників роду *Scoliciosporum* (Войцехович, Димитрова, неопубл. дані) та *Dermatocarpon* (Дарієнко, Войцехович, 2005).

Dictyochloropsis splendida Geitler – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

В Україні цей вид був виявлений лише нещодавно і тому є цікавим у флористичному відношенні. У світі відомий як вільноживуча водорість, що зростає на мертвій деревині (Австрія) (Андреева, 1998; Ettl, Gärtner, 1995), а також скелях, у мохових дернинах і ґрунтах печер (Чехія) (Škaloud, 2008; Škaloud et al., 2005). Водорість відома як фотобіонт лишайників *Catinaria grossa* (Tschermak-Woess, 1984), *Chaenotheca brunneola* (Tschermak-Woess, 1970). Вид є новим для території заповідника.

D. symbiontica Tscherm.-Woess – **КаПриЗ**: у грунтах ялівцевого рідколісся (Дариенко, 2000 б). **Хр. Карагач**: на вулканічних відслоненнях (Войцехович та ін., 2009). **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: на корі *Pyrus*, на слані епіфлеоїдного лишайника *Lecania fuscella*.

Цей вид, очевидно, є представником близько спорідненого, але іншого роду, що було показано як на основі молекулярно-філогенетичних та морфологічних досліджень (Škaloud et al., 2005). Проте таксономічне опрацювання даної групи водоростей досі не завершено. Виявлений як фотобіонт лишайників *Chaenotheca consociata* (Tschermak-Woess, 1980 в), *Megalospora atrorubicans*, *M. gompholoma*, *Pseudocyphellaria aurata* (Tschermak-Woess, 1984). На території України є рідкісним (Algae... 2011).

***Dictyochloropsis* sp.** – **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: фотобіонт лишайника *Bacidia rosella*. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: обростання кам'янистих відслонень.

У літературі *Dictyochloropsis* sp. наводиться як фотобіонт лишайників *Lobaria adscripturiae*, *L. spathulata* (Yoshimura, 1971).

****Diplosphaera chodatii*** Bial. emend. Vischer – **Хр. Карагач**: у ґрунті, в обростаннях кам'янистих відслонень, фотобіонт лишайника *Dermatocarpon miniatum*, та на сланях лишайників *Lecanora rupicola*, *Ochrolechia* sp., *Parmelia saxatilis*, *Ramalina farinacea* (Войцехович та ін., 2009); на слані лишайників *Peltigera rufescens*, *R. pollinaria*. **Г. Свята**: фотобіонт лишайника *D. miniatum*. **Хр. Магнітний**: фотобіонт лишайників *Staurothele* sp. та *Verrucaria* sp. 1. **Хр. Хоба-Тепе**: на сланях *Parmelia koflerae*, *Ramalina capitata*. **Хр. Сюрю-Кая**: обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Rusavskia papillifera*, *Squamarina cartilaginea* var. *cartilaginea*. **Кузмичове каміння**: на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Ур. Монастирчик**: на слані лишайника *Psora decipiens*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: на корі *Pyrus* та слані епіфлеоїдного лишайника *Lecania fuscella*. **Окол. дж. Лягушка**: на корі *Malus*. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: обростання кам'янистих відслонень. **Туманова балка**: на корі *Pyrus*.

Водорість відома як фотобіонт лишайників родів *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Staurothele*, *Trapelia* (Zeitler, 1954), *Thelidium*, *Verrucaria* (Geitler, 1960), *Ochrolechia* (Ettl, Gärtner, 1995).

****Elliptochloris bilobata*** Tscherm.-Woess – **Хр. Балали-Кая**: обростання кам'янистих відслонень та на слані епіфлеоїдного лишайника *Caloplaca feruginea*. **Ур. Монастирчик**: на корі *Populus* та на сланях лишайників *Candelariella vitellina*, *Catapyrenium squamulosum*. **Окол. дж. Лягушка**: на корі *Malus domestica* та на слані *Protoblastenia rupestris*, *Scoliciosporum chlorococcum*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: на корі *Pyrus* та на слані епіфлеоїдного лишайника *Opegrapha varia*. **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Anartychia setifera*, *Caloplaca squamulosa*, *Collema rupestre*, *Lecanora rupicola*, *Ochrolechia* sp., *Parmelia saxatilis*, *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria hirsuta*, *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009); північно-західний схил, на слані епігейного лишайника *Peltigera rufescens*; «Чортові сходи», обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Ramalina pollinaria*. **Хр. Хоба-Тепе**: на сланях лишайників *Anartychia setifera*, *Aspicilia cinerea*, *Candelariella medians*, *Lepraria membranacea*, *Ramalina calicaris*. **Кузмичове каміння**: на слані лишайника *Aspicilia* sp. **Малий Карадаг**: на слані *Lecanora frustulosa*, *Rhizocarpon geographicum*. **Хр. Сюрю-Кая**: на сланях лишайників *Squamarina cartilaginea* var. *cartilaginea*, *Cladonia convoluta*.

Г. Свята: епіфіт на слані *Ramalina* sp., *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria grisea* та фотобіонт лишайника *Micarea prasina*. **Хр. Кок-Кая:** епіфіт на слані *R. geographicum*.

Вид відомий як фотобіонт лишайників *Catolechia wahlenbergii* (Tschermak-Woess, 1980 б), *Vaeomyces rufus*, *Protothelenella corrosa*, *P. sphinctrioides* (Tschermak-Woess, 1985), *Micarea prasina*, *M. misella* (Voitsekhovich et al., 2011). В Україні даний вид був виявлений як новий для флори з кори дерев та ґрунтів Канівського природного заповідника (Водорості... 2001; Михайлюк, 1999). В подальшому при розширенні досліджень водоростей аерофітних місцезростань України цей вид виявився надзвичайно широко поширеним (Войцехович, 2008 а; Войцехович та ін., 2009; Михайлюк, Демченко, 2005).

***E. reniformis** (Shin Watan.) H. Ettl et G. Gärtner – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Ochrolechia* sp., *Umbilicaria hirsuta* (Войцехович та ін., 2009). **Г. Свята:** на слані *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria grisea*.

Був виявлений нами як фотобіонт лишайника *Micarea peliocarpa* (Voitsekhovich et al., 2011).

***E. subsphaerica** (Reisigl) H. Ettl et G. Gärtner – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Anaptychia setifera*, *Caloplaca squamulosa*, *Dermatocarpon miniatum*, *Umbilicaria hirsuta*, *L. rupicola*. **Ур. Монастирчик:** на корі *Populus* та на слані *Candelariella vitellina*. **Хр. Сюрю-Кая:** на сланях *Catapyrenium squamulosum*. **Г. Свята:** на слані *Dermatocarpon miniatum*. **Хр. Хоба-Тепе:** на слані *Pleurosticta acetabulum*, *Ramalina capitata*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** на слані епіфлеоїдного лишайника *Opegrapha varia*. **Хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих відслонень та на корі *Pyrus*. **Туманова балка:** на корі *Pistacia*.

Був виявлений нами як фотобіонт лишайників *Micarea melanobola*, *M. prasina*, *M. subnigrata*, а також як додатковий фотобіонт *M. peliocarpa*, *Placynthiella icmalea* та *P. uliginosa* (Voitsekhovich et al., 2011).

Heterochlorella luteoviridis J. Neustupa, Y. Nemcova, M. Eliás et P. Skaloud (= *Chlorella luteoviridis* Chodat in Conrad et Kufferath) – **КаПриЗ:** ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001). **Хр. Карагач:** на слані лишайників *Anaptychia setifera*, *Aspicilia contorta*, *Umbilicaria hirsuta*, *Xanthoparmelia pulla*. **Хр. Хоба-Тепе:** на слані лишайника *Leparia membranacea*. **Хр. Магнітний:** обростання макротріщини вулканічних відслонень. **Ур. Монастирчик:** на слані лишайника *Catapyrenium squamulosum*.

З літератури відомий як фотобіонт *Psoroglaena epiphylla* (Nyati et al., 2007).

Leptosira polychloris Reisigl – **Хр. Карагач:** південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009).

****L. thrombii** Tscherm.-Woess – **Ур. Монастирчик:** обростання кам'янистих відслонень.

На агаризованому живильному середовищі водорість утворює нитчасті колонії. Нитки короткі, складаються з циліндричних, еліпсоїдних або майже сферичних клітин, до 18 мкм завдовжки та 8–10 мкм завширшки. Хлоропласт пристінний, часто глибоко розсічений, містить значну кількість гранул крохмалю та один піреноїд.

Відомий як фотобіонт лишайника *Thrombium epigaeum* (Tschermak-Woess, 1953), а також як додатковий фотобіонт *Placynthiella uliginosa* (Voitsekhovich et al., 2011).

Lobosphaera incisa (Reisigl) Karsten et al. (= *Myrmecia incisa* Reisigl) – **КаПриЗ**: ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001). **Ур. Монастирчик**: обростання кам'янистих відслонень.

L. tirolensis Reisigl – **КаПриЗ**: ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Lobosphaeropsis lobophora (V.M. Andreeva) H. Ettl et G. Gärtner (= *Chlorella lobophora* V.M. Andreeva) – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Microthamnion kuetzingianum Nägeli ex Kützing – **КаПриЗ**: степ типчаково-ковиловий, ґрунтові проби (Водорості... 2001).

***Muriella terrestris** J.B. Petersen – **Ур. Монастирчик**: обростання макротріщини вапнякових відслонень. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: у обростанні вапнякових відслонень. **Хр. Магнітний**: обростання макротріщини вулканічних відслонень.

Відомо лише кілька знахідок з України – з ґрунтів Поліського природного заповідника (Водорості... 2001), вапнякових гротів і печер національного природного парку «Подільські Товтри» (Виноградова, Михайлюк, 2009), засолених ґрунтів Азово-Сиваського Національного природного парку (Виноградова, Дариенко, 2008), хоча вважається широко поширеним представником у наземних біотопах.

Myrmecia biatorellae (Tscherm.–Woess et Plessl) J.B. Petersen – **КаПриЗ**: степ типчаково-ковиловий, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Aspicilia contorta*, *Dermatocarpon miniatum*, *Lecanora muralis*, *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009); північно-західний схил, на слані епігейного лишайника *Peltigera rufescens*; «Чортові сходи», на слані *Ramalina pollinaria*. **Хр. Сюрю-Кая**: на слані *Toninia sedifolia* та фотобіонт лишайника *Catapyrenium squamulosum*. **Ур. Монастирчик**: фотобіонт лишайників *C. squamulosum*, *Psora decipiens*. **Г. Свята**: на слані лишайника *D. miniatum*. **Хр. Кок-Кая**: на слані *Ramalina* sp. **Хр. Магнітний**: на слані *Staurothele* sp.

Вид відомий як фотобіонт лишайників родів *Biatora*, *Endocarpon*, *Maronella*, *Psoroma*, *Sarcogyne* (Оксер, 1974), *Bacidia*, *Catillaria* (Ettl, Gärtner, 1995), *Catapyrenium*, *Dermatocarpon*, *Verrucaria* (Zeitler, 1954), *Polysporina* (Tschermak-Woess, Plessl, 1948), *Lobaria* (Brunner, 1985), *Psora* (Geitler, 1963).

«**Myrmecia**» **bisecta** Reisigl – **КаПриЗ**: у ґрунтах пухнастодубового лісу та типчаково-ковилового степу (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

Очевидно є одним із видів **Lobosphaera** Reisigl (Darienko et al, 2010).

***M. incisa** Reisigl – **Хр. Карагач**: на слані лишайника *Lecanora muralis*, *Ramalina pollinaria* (Войцехович, 2007).

***M. israelensis** (Chantan. et H.C. Bold) T.Friedl (= *Friedmannia israelensis* Chantan. et H.C. Bold) – **Хр. Карагач**: на слані лишайника *Umbilicaria hirsuta*. **Хр. Сюрю-Кая**: обростання кам'янистих відслонень. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: в обростанні кам'янистих відслонень. **Хр. Магнітний**: обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Caloplaca flavescens*. **Хр. Кок-Кая**: на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Г. Свята**: на слані лишайника *Dermatocarpon miniatum*.

Parietochloris alveolaris (H.C. Bold) Shin Watan. et G.L. Floyd – **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009). **Г. Свята**: на слані лишайника *Dermatocarpon miniatum*.

P. cohaerens* (Groover et H.C. Bold) Shin Watan. et G.L. Floyd – **Хр. Карагач: обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Ochrolechia* sp. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: в обростанні вапнякових відслонень. **Хр. Хоба-Тепе**: на слані *Ramalina calicaris*, що зростає на *Pyrus communis*.

***Prasiococcus calcarius* (J.V. Petersen) Vischer (рис. 2 в) – **Кузмичове каміння**: на слані лишайника *Aspicilia* sp. **Хр. Магнітний**: на слані лишайника *Caloplaca flavescens* (Войцехович, 2007).

Поширена у світі аерофітна водорість, що приурочена до кальцієвмісних кам'янистих субстратів (Ettl, Gärtner, 1995). В нашому випадку була виявлена в межах Берегового хребта на кам'янистих відслоненнях вулканічного походження, вкритих екскрементами птахів. В культурі водорість утворювала колонії, які склалися з пакетів клітин. Хлоропласт центральний, глибоко розсічений, з невеликим чітким піреноїдом. Розміри клітин 6 (8) мкм завдовжки і 5 (6) мкм завширшки.

Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott – **Хр. Карагач**: обростання вулканічних відслонень (Войцехович та ін., 2009).

Відомий як фотобіонт лишайника *Solorina saccata* (Окснер, 1974).

Radiococcus signiensis* (Broady) Kostikov et al. (= *Coenochloris signiensis* Broady) – **Хр. Карагач: обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Aspicilia contorta*, *Lecanora rupicola*, *Ochrolechia* sp., *Parmelia saxatilis*, *Umbilicaria hirsuta* (Войцехович та ін., 2009); обростання макротріщини у вулканічних відслоненнях; «Чортові сходи», на слані *Umbilicaria* sp.; північно-західний схил, на слані епігейного лишайника *Peltigera rufescens*. **Хр. Хоба-Тепе**: на сланях лишайників *Anaptychia setifera*, *Lepraria membranacea*, *Parmelia koflerae*, *Ramalina capitata*. **Хр. Магнітний**: на слані лишайника *Caloplaca flavescens*. **Кузмичове каміння**: на слані лишайника *Candelariella vitellina*. **Г. Свята**: на слані лишайника *Ramalina* sp., *Umbilicaria grisea*. **Хр. Сюрю-Кая**: на слані *Squamarina cartilaginea* var. *cartilaginea*, *Cladonia convoluta*.

Виявлений як фотобіонт лишайників *Placynthiella icmalea*, *P. uliginosa* (Voytsekhovich et al., 2011).

Sphaeroneocystis sp. – **Хр. Карагач**: обростання вулканічних відслонень та на слані *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009). **Г. Свята**: на слані *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria grisea*.

Stichococcus bacillaris Nägeli – **КаПриЗ**: ялівцеве рідколісся та пухнастодубовий ліс, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: ґрунтові проби, обростання кам'янистих відслонень, на сланях лишайників *Anaptychia setifera*, *Aspicilia contorta*, *Ochrolechia* sp., *Parmelia saxatilis*, *Umbilicaria hirsuta*, *Xanthoparmelia pulla*, *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009); на слані *Dirina stenhammarii*, *Ramalina pollinaria*. **Хр. Магнітний**: обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Caloplaca flavescens*. **Хр. Хоба-Тепе**: фотобіонт лишайника *Lepraria membranacea*, на слані лишайника *Parmelia koflerae*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: на корі *Pistacia* та слані епіфлеодних лишайників *Lecania fuscella*, *Opegrapha varia*. **Ур. Монастирчик**: на корі *Populus*. **Туманова балка**: на корі *Pistacia*. **Г. Свята**: обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме та епіфіт лишайників *Micarea prasina* та *Placynthiella icmalea*. **Окол. джерела «Лягушка»**: обростання кори *Malus domestica*.

Таксономія виду не розроблена. Молекулярно-філогенетичний аналіз нуклеотидної послідовності 18S р-РНК-гену показав (Neustupa et al., 2007), що кілька штамів, визначених як *Stichococcus bacillaris*, не утворюють окремої групи, а розподіляються між чотирма кластерами всередині клади «Prasiola» (Trebouxiophyceae). Таким чином, даний вид є поліфілетичним і включає кілька морфологічно по-

дібних видів. Відомий як фотобіонт лишайників *Chaenotheca furfuracea* (Tibell, 1980), *Ch. brunneola*, *Ch. gracilentia*, *Ch. melanophaea*, *Ch. stemonea*, *Ch. trichialis*, *Calicium* sp., *Lepraria* sp. (Raths, 1938), *Staurothele succedens* (Окснер, 1974).

S. exiguus Gerneck – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

S. membranaefaciens Chodat – **Хр. Карагач:** ґрунтові проби (Войцехович та ін., 2009).

***S. minutissimus** Skuja – **Хр. Карагач:** на слані лишайника *Collema rupestre*.

S. cf. minutus I. Grint. et L.S. Peterfi – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

***S. mirabilis** Lagerh. – **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** на корі *Pistacia* та слані епіфлеодних лишайників *Lecania fuscella*, *Opegrapha varia*.

Очевидно, рідкісний вид. У світі відомий з аерофітних місцезростань Європи (зокрема Румунії) та Росії (Мошкова, 1979; Saraus, 2002; Ettl, Gärtner, 1995). В Україні виявлений з кори дерев та мертвої деревини Канівського природного заповідника (Михайлюк, 2000; Мошкова, 1979) та лісових ґрунтів Карпат, в т.ч. і Карпатського біосферного заповідника (Водорості... 2001). З літератури відомий як фотобіонт лишайника *Staurothele clopima* (Ahmadjian, Heikkilä, 1970).

S. undulatus Vinatz. – **КаПриЗ:** ялівцеве та ялівцево-дубове рідколісся, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Окол. заповідника, г. Пілотка:** в обростанні вапнякових відслонень.

Цікавий представник даного роду, з характерними хвилястими нитками та видовженими і зігнутими кінцевими клітинами. Часом у культурі може втрачати характерний морфологічний вигляд, який повертається при чергуванні культивування у рідкому та на твердому середовищах. У світі знаходили у ґрунтах Італії і Австрії (Ettl, Gärtner, 1995). В Україні цей вид є рідкісним (Algae... 2011) і цікавим у флористико-таксономічному відношенні. Нещодавно був виявлений нами як фотобіонт лишайника *Chaenothecopsis nigra* (неопубл. дані).

***Trebouxia arboricola** Ruymaly – **Хр. Магнітний, Ск. Малий Карадаг:** фотобіонт лишайника *Caloplaca saxicola*. **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Xanthoparmelia pulla* (Войцехович та ін., 2009); фотобіонт *Ochrolechia* sp., *Xanthoria calcicola*. **Ур. Монастирчик:** в обростанні вапнякових відслонень та на слані лишайника *Psora decipiens*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** на корі *Pistacia* та слані епіфлеодних лишайників *Lecania fuscella*, *Opegrapha varia*. **Біостанція:** фотобіонт лишайника *Xanthoria parietina*, що зростає на корі *Prunus*. **Хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих відслонень.

Вид відомий як фотобіонт лишайників родів *Anaptychia* (Dahlkild et al., 2001), *Chaenotheca* (Tibell, Beck, 2001), *Euopsis*, *Flavopunctelia*, *Melanelia*, *Parmelia*, *Punctelia*, *Stereocaulon*, *Xanthoparmelia*, *Xanthoria* (Ahmadjian, 1993), *Lecidella* (Beck et al., 2002), *Pleurosticta* (Beck, Koop, 2001).

****T. asymmetrica** Friedl et G. Gärtner – **Хр. Карагач:** фотобіонт *Aspicilia cinerea*, *A. contorta*, *C. teicholyta* (Войцехович, 2007). **Хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих відслонень. **Ур. Монастирчик:** на слані лишайника *Peccania coralloides*. **Хр. Хоба-Тепе:** фотобіонт *Aspicilia cinerea*. **Хр. Сюрю-Кая:** фотобіонт *Aspicilia contorta*.

На агаризованому поживному середовищі вид утворює кластероподібні колонії. Клітини зібрані у тетради і октади, найчастіше мають яйцевидну форму. Даний вид має одні з найбільших розмірів серед представників роду *Trebouxia*. Вегетативні клітини сягають 28–30 мкм завдовжки і 20–25 мкм завширшки. Хлоропласт центральний, глибоко та нерівномірно розсічений, з великим

піреноїдом. З літератури даний вид відомий як фотобіонт лишайників родів *Diploschistes* (Friedl, Gärtner, 1988), *Pertusaria* (Schmitt, Lumbsch, 2001), *Fulgensia*, *Toninia* (Beck et al., 2002).

***T. crenulata** P.A. Archibald – **Хр. Магнітний**: фотобіонт лишайника *Fulgensia australis*; епіфіт на слані лишайника *Verrucaria* sp. 1. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: фотобіонт лишайника *Caloplaca aurantia*. **Ск. Малий Карадаг**: фотобіонт *Caloplaca xerica*. *Lecanora schwartzii*, *Xanthoria calcicola*. **Хр. Сюрю-Кая**: фотобіонт *Caloplaca xantolyta*, *Tephromela atra* var. *atra*, *Xanthoria calcicola*. **Хр. Хоба-Тепе**: фотобіонт *Candelariella medians*, *Xanthoria calcicola*. **Хр. Карагач**: фотобіонт *Xanthoria calcicola*.

Відомий як фотобіонт лишайників родів *Diploschistes* (Friedl, Gärtner, 1988), *Flavoparmelia*, *Hypotrachyna*, *Melanelia*, *Parmeliopsis* (Ahmadjian, 1993), *Parmelia*, *Xanthoria* (Archibald, 1975). У світі щироко поширений і, ймовірно, є космополітом, проте з території України він наводився лише двічі (Algae... 2011) і тому є рідкісним і цікавим у флористичному відношенні.

****T. decolorans** Ahmadjian – **Хр. Хоба-Тепе**: фотобіонт *Anaptychia setifera*, *Candelariella medians*. **Ск. Малий Карадаг**: фотобіонт *Candelariella medians*. **Хр. Магнітний**: фотобіонт *C. cf. medians*. Відомий як фотобіонт лишайників родів *Buellia* (Ahmadjian, 1960), *Xanthomendoza*, *Xanthoria* (Nyati, 2006).

В культурі характеризується поодинокими або зрідка зібраними у тетради, сферичними клітинами. Хлоропласт центральний, масивний, неглибоко розсічений. Піреноїд один, великий, оточений чисельними сателітами. Розміри вегетативних клітин сягають 20 (22) мкм у діаметрі. В старих клітинах накопичуються вторинні каротиноїди, завдяки чому старі культури набувають жовто-рудого коліру.

***T. gigantea** (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner – **Хр. Карагач**: фотобіонт лишайника *Caloplaca erythrocarpia*. **Ск. Малий Карадаг**: фотобіонт *Candelariella medians*.

Відомий як фотобіонт лишайників родів *Acarospora*, *Aspicilia*, *Caloplaca*, *Cetraria*, *Lecanora*, *Menegazzia*, *Neofuscelia*, *Parmelia*, *Platismatia*, *Rhizocarpon*, *Xanthoparmelia* (Ahmadjian, 1993), *Diploschistes* (Friedl, Gärtner, 1988). В Україні цей вид є рідкісним і цікавим у флористичному відношенні. Відомий з гранітних відслонень р. Південний Буг (Миколаївська обл.) (Михайлюк та ін., 2003).

****T. gelatinosa** Ahmadjian ex P.A. Archibald (рис. 2 з) – **Хр. Кок-Кая**: фотобіонт лишайника *Rhizocarpon geographicum*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: на слані епіфлеїдного лишайника *Lecania fuscella*.

В культурі на агаризованому поживному середовищі водорість формує розпластані колонії. Клітини поодинокі, яйцевидної або рідше сферичної форми. Розміри вегетативних клітин становлять 16 – 18 (23) мкм завдовжки та 14 – 16 мкм завширшки. Вид характеризується наявністю слизових «ковпачків» у старих клітин або у культурі віком більше 2-х місяців. «Ковпачки» особливо виразні після обробки препарату метиленовим синім. Вид відомий як фотобіонт лишайників родів *Flavoparmelia* (Friedl et al., 2000), *Hypogymnia*, *Punctelia* (Ahmadjian, 1993), *Parmelia* (Archibald, 1975), *Josefpoeltia*, *Teloschistes*, *Xanthoria*, *Xanthomendoza* (Nyati et al., 2006).

****T. impressa** Ahmadjian – **Хр. Хоба-Тепе**: фотобіонт лишайника *Parmelia koflerae*.

Вид характеризується поодинокими сферичними клітинами в культурі, розміри яких становлять 10 – 13 (18) мкм у діаметрі. Хлоропласт центральний,

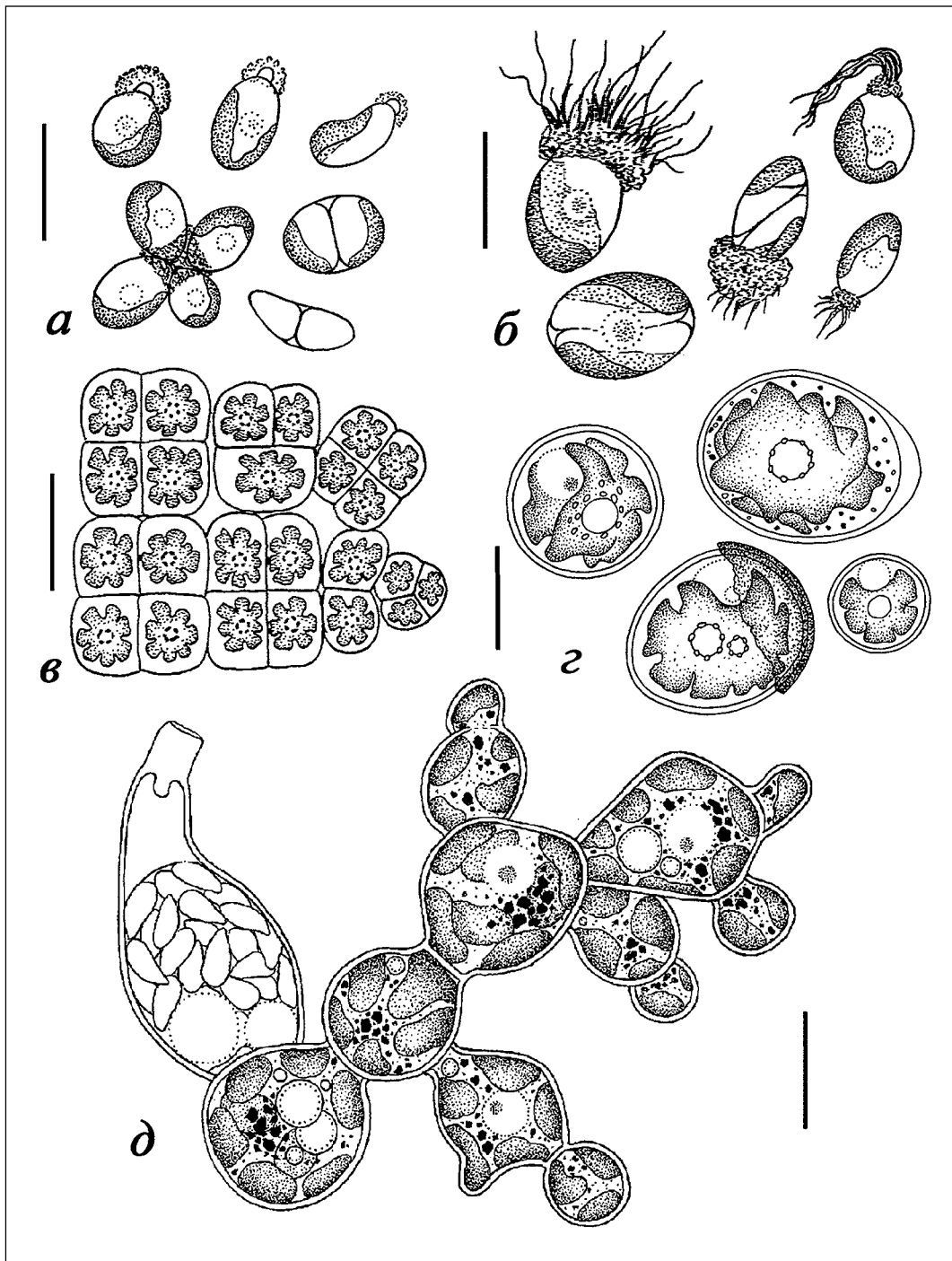


Рис. 2. Схематичні рисунки деяких цікавих у флористико-таксономічному аспекті (д) та нових для України (а, б, в, г) видів зелених водоростей, виявлених на території Карадазького ПЗ: а – *Coccomyxa tucigena* та б – *C. rayssiae* (з характерними слизовими тяжами на одному з кінців клітини) після фарбування метиленовим синім і тушшю; в – *Prasiococcus calcarius*; г – *Trebouxia gelatinosa*; д – *Printzina lagenifera* з типовою ознакою – пляшкоподібним гаметангієм.
Шкала – 10 мкм

масивний, слабо розсічений. Піреноїд 1, центральний, оточений чисельними крохмальними зернами. Як і попередній вид (*T. gelatinosa*), характеризується наявністю слизових «ковпачків» у старих клітин або у культурі віком більше 2-х місяців. «Ковпачки» особливо виразні після обробки препарату метиленовим синім. В літературі вид наводиться як фотобіонт лишайників родів *Cetraria*, *Thamnia* (Ihda, Nakano, 1995), *Anaptychia*, *Melanelia*, *Pseudoparmelia*, *Usnea* (Ahmadjian, 1993), *Phaeophyscia*, *Physconia*, *Physcia* (Dahlkild et al., 2001), *Xanthomendoza* (Nyati, 2006), *Gypsoplaca* (Piercey-Normore, De Priest, 2001), *Parmelia*, *Umbilicaria* (Romeike et al., 2002).

***T. incrustata** Ahmadjian ex G. Gärtner – **Хр. Магнітний**: ймовірний фотобіонт лишайника *Staurothele* sp. **Окол. джерела «Лягушка»**: фотобіонт лишайника *Leproloma membranacea*. **Хр. Кок-Кая**: фотобіонт лишайника *Aspicilia contorta*, *Lecanora muralis*. **Ур. Монастирчик**: фотобіонт лишайника *Caloplaca coronata*. **Хр. Карагач**: фотобіонт *Caloplaca crenulatella*, *C. squamulosa*, *L. muralis*, *Xanthoparmelia pulla*. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: фотобіонт лишайника *Lecanora lojkaeana*. **Хр. Сюрю-Кая**: фотобіонт *Toninia sedifolia*. **Кузьмичове каміння**: фотобіонт *Xanthoparmelia pulla*, *X. somloënsis*.

Вид відомий як фотобіонт лишайників родів *Acarospora*, *Lecanora*, *Neofuscelia*, *Protoparmelia*, *Rhizocarpon* (Beck, 2002), *Rinodina* (Helms et al., 2001). В Україні відомий лише з гранітів р. Південний Буг (Миколаївська обл.) (Михайлюк та ін., 2003) і тому є рідкісним та цікавим у флористичному відношенні.

****T. jamesii** (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner (рис. 1 в) – **Ур. Монастирчик**: на корі *Populus*. **Хр. Хоба-Тепе**: фотобіонт епілітних лишайників *Candelariella vitellina*, *Umbilicaria grisea*; фотобіонт *Ramalina calicaris*, що зростає на *Pyrus*. **Підніжжя г. Свята**: фотобіонт лишайників *Calicium salicinum*, *Ramalina fraxinea*. **Хр. Карагач**: фотобіонт епілітного лишайника *Lecanora frustulosa*, *Lecidea* sp., *Parmelia saxatilis*, *Ramalina pollinaria*, *Rhizoplaca* sp., *Umbilicaria hirsuta*. **Ск. Малий Карадаг**: фотобіонт *L. frustulosa*, *Protoparmelia psorophana*, *Ramalina capitata*, *R. pontica*, *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria grisea*. **Хр. Кок-Кая**: фотобіонт *Ramalina capitata*, *Ramalina* sp., *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria grisea*.

Вид є типовим представником морфолого-генетичної групи «Arboricola». В культурі різні популяції виду характеризуються поодинокими сферичними клітинами, розміри яких становлять 11 – 16 (22) мкм у діаметрі. Хлоропласт центральний, глибоко розсічений, розсічення подекуди доходять до піреноїда. З поверхні клітини хлоропласт найчастіше має ребристий рисунок. Піреноїд 1, центральний, невеликого розміру.

Вид відомий як фотобіонт лишайників родів *Acarospora* (Beck, 2002), *Pertusaria* (Schmitt, Lumbsch, 2001), *Tremolecia* (Beck, Кооп, 2001), *Anzia*, *Cetraria*, *Hypotrachyna*, *Melanelia*, *Parmelia*, *Parmeliopsis*, *Punctelia*, *Schaereria* (Ahmadjian, 1993), *Bellemeria*, *Lecanora*, *Rhizocarpon* (Beck, 1999), *Hypogymnia*, *Lecidea*, *Letharia*, *Umbilicaria* (Romeike et al., 2002), *Chaenotheca* (Tibell, Beck, 2001), *Pseudevernia* (Kroken, Taylor, 2000), *Platismatia* (Ettl, Gärtner, 1995), *Ramalina* (Cordeiro et al., 2005).

***T. simplex** Tscherm.-Woess – **Г. Свята**: фотобіонт *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria grisea*. **Хр. Карагач**: фотобіонт *Umbilicaria* sp. **Окол. заповідника, с. Щebetівка**: гора над кладовищем, фотобіонт епігейного лишайника *Cetraria aculeata*.

До наших досліджень цей вид наводився лише як фотобіонт деяких лишайників гранітних відслонень р. Південний Буг (Миколаївська обл.) (Дарієнко, Войцехович, 2005) і тому є рідкісним та цікавим у флористичному відношенні. У світі відомий як фотобіонт лишайників родів *Acarospora*, *Bellemeria*, *Carbonea*,

Immersaria, Lecanora, Lecidea, Miriquidica, Pleopsidium, Porpidia, Rhizocarpon, Sporastatia, Tremolecia, Umbilicaria (Beck, 2002), *Chaenotheca* (Tschermak-Woess, 1989), *Solorina* (Окснер, 1974), *Flavocetraria* (Оранович, Grube, 2004).

*****T. solaris ad int.** – Хр. Сюрю-Кая: епіфіт на слані лишайника *Catapyrenium squamulosum*. Хр. Карагач: епіфіт на слані *Dermatocarpon miniatum*; фотобіонт *Aspicilia cinerea, A. contorta, Caloplaca aractina, Diploschistes diacapsis*. Г. Свята, Ск. Стінка: епіфіт на слані *Dermatocarpon miniatum*. Ск. Малий Карадаг: фотобіонт *Aspicilia contorta*. Хр. Кок-Кая: фотобіонт лишайника *Candelariella vitellina, Ramalina capitata, Rhizocarpon geographicum*. Хр. Хоба-Тепе: фотобіонт епілітних лишайників *R. capitata, Rh. geographicum*. Туманова балка: фотобіонт *Xanthoria non parietina*, що зростає на корі *Pistacia*. КаПриЗ: фотобіонт епіфлеоїдного лишайника *Xanthoria parietina*.

За результатами проведених нами молекулярно-філогенетичних досліджень ITS нДНК, цей представник роду *Trebouxia* є новим для науки видом.

*****T. vaga ad int.** – Хр. Карагач: фотобіонт *Porpidia crustulata*; епіфіт на слані *Dirina massiliensis* f. *sorediata*. Окол. заповідника, г. Чукур-Кая: на корі *Pistacia* та слані епіфлеоїдного лишайника *Lecania fuscella*. Хр. Сюрю-Кая: фотобіонт *Aspicilia contorta, Diploschistes diacapsis*. Окол. заповідника, г. Пілотка: фотобіонт лишайника *Caloplaca rubelliana, Lecanora albescens*. Кузьмичове каміння: фотобіонт *Candelariella vitellina*. Туманова балка: на корі *Pyrus*.

*****T. cretacea ad int.** – Хр. Сюрю-Кая: фотобіонт *A. desertorum, Rusavskia papillifera*.

Ймовірно приурочений до лишайників, що зростають на вапнякових відслоненнях. За результатами проведених нами молекулярно-філогенетичних досліджень ITS нДНК, цей представник роду *Trebouxia* є новим для науки видом.

Trebouxia sp. (підгр. gigantea) – Хр. Сюрю-Кая: фотобіонт *Acarospora cervina, Caloplaca inconnexa*. Хр. Карагач: фотобіонт *Anaptychia setifera, Diploschistes diacapsis, Lecanora rupicola, Rhizocarpon geographicum*. Ск. Малий Карадаг: фотобіонт *Aspicilia contorta, Lecanora elenkinii*; епіфіт на слані *Rhizocarpon geographicum*. Окол. джерела «Лягушка»: фотобіонт лишайника *Caloplaca coronata, Verrucaria caerulea, Xantoparmelia pulla*. Хр. Кок-Кая: фотобіонт лишайника *Candelariella vitellina*; епіфіт на слані *Rhizocarpon geographicum*. Ур. Монастирчик: фотобіонт *Fulgensia fulgida, F. subbracteata, Toninia* sp. Хр. Балали-Кая: фотобіонт *Xanthoparmelia pokornii*.

У зв'язку з мінливістю морфологічних ознак у культурі, визначення даного представника без застосування молекулярно-філогенетичних методів є досить проблематичним. Наразі визначення більшості представників роду *Trebouxia* за допомогою культуральних методів можливе лише до рівня групи чи підгрупи.

Trebouxia sp. (підгр. arboricola) – Хр. Карагач: г. Шапка Мономаха, фотобіонт епігейного лишайника *Cetraria steppae*; фотобіонт епіфлеоїдного лишайника *Physconia distorta*. Туманова балка: фотобіонт епіфлеоїдного лишайника *Physcia adscendens*. Окол. джерела «Лягушка»: фотобіонт лишайника *Pleurosticta acetabulum*.

Як і у попереднього штаму, визначення без застосування молекулярно-філогенетичних методів є досить проблематичним у зв'язку з мінливістю морфологічних ознак у культурі, тому його визначення було проведене лише до рівня підгрупи. За морфологією штаму нагадує види *Trebouxia arboricola, T. decolorans* та *Trebouxia solaris ad int.* (підгр. *arboricola*), які є дуже близькими у філогенетичному відношенні. Ймовірно, у подальшому штаму буде визначений до одного з цих таксонів.

Trebouxia sp. – Хр. Карагач: обростання кам'янистих відслонень, на слані лишайника *Caloplaca teicholyta*, *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009); фотобіонт *Caloplaca holocarpa*, *Lecanora rupicola*, *Pseudoevernia furfuracea*, *Rhizocarpon geographicum*; епіфіт лишайника *Peltigera rufescens*. Хр. Сюрю-Кая: в обростанні вапнякових відслонень та епіфітно на слані лишайника *Catapyrenium squamulosum*, *Squamarina cartilaginea*. Окол. заповідника, г. Пілотка: в обростанні вапнякових відслонень та фотобіонт *Caloplaca albopruinosa*. Окол. джерела «Лягушка»: обростання кори *Malus domestica*; фотобіонт лишайників *Buellia badia*, *Candelariella reflexa*, *Evernia prunastri*, *Protoblastenia rupestris*; епіфіт на слані *Scoliciosporum chlorococcum*. Туманова балка: на корі *Pyrus*. Хр. Балали-Кая: фотобіонт *Caloplaca feruginea*, *Lecanora dispersa*. Ур. Монастирчик: фотобіонт *Calolaca biatorina*, *Candelariella vitellina*, *Evernia prunastri*, *Ramalina fastigeata*, *Psoara decipiens*. Підніжжя г. Свята: фотобіонт епіфлеоїдного лишайника *Ramalina calicaris*. Біостанція: фотобіонт епіфлеоїдного лишайника *Rinodina* sp., що зростає на *Prunus*. Кузьмичове каміння: фотобіонт *Aspicilia* sp., *Diplotomma alboatrum*. Хр. Магнітний: фотобіонт *Caloplaca flavescens*, *Diploicia canescens*, *Lepraria* sp. Хр. Кок-Кая: фотобіонт *Caloplaca fuscoatroides*, *Lecidella carpathica*. Ск. Малий Карадаг: фотобіонт *Caloplaca grimmiae*, *Lecanora sulphurea*. Хр. Хоба-Тепе: фотобіонт *Lepraria membranacea*, *Pleurosticta acetabulum*.

Виділити штами в культуру не вдалося, тому визначення до виду неможливе.

***Trochiscia granulata** (Reinsch) Hansg. – Хр. Карагач: епіфіт на слані *Xanthoparmelia pulla*.

Вид відомий як фотобіонт лишайника *Polyblastia atoma* (Tschermak, 1941).

Ulvophyceae

Dilabifilum sp. – Окол. дж. «Лягушка»: північний схил, фотобіонт лишайника *Verrucaria glaucina*.

Невирішені таксономічні проблеми даної групи водоростей (Darienko, Pröschold, 2008) не дозволяють точніше ідентифікувати виявлену популяцію. Представники даного роду відомі як фотобіонти лишайників роду *Verrucaria* (Tschermak-Woess, 1970, 1976).

****Fottea cylindrica** Hindák – Хр. Карагач: на слані лишайників *Dermatocarpon miniatum* та *Ochrolechia* sp. (Войцехович, 2007).

Клітини поодинокі або зібрані у скупчення, що поєднані колоніальним слизом. Клітини паличкоподібні, на кінцях заокруглені, оточені товстим шаром слизу. Розміри клітин у культурі сягають 20–28 мкм завдовжки та 8–8,5 мкм завширшки. Хлоропласт пристінний, вистилає більшу частину клітини. Піреноїд відсутній.

***«Fottea» sphaeroides** Hindák – Хр. Карагач: на слані *Anaptychia setifera* (Войцехович та ін., 2009). Хр. Магнітний: на слані *Staurothele* sp. (Войцехович, 2007).

Вид є цікавим у флористико-таксономічному відношенні.

***«Fottea» stichococcoides** Hindák – Хр. Магнітний: на слані *Caloplaca flavescens*. Хр. Карагач: північно-західний схил, на слані епігейного лишайника *Peltigera rufescens*.

Представник цікавий у флористико-таксономічному аспекті. За своєю морфологією близький до широко поширених представників роду *Stichococcus*, але відрізняється наявністю чітко виражених слизистих піхов; повністю збігається з діагнозом *Fottea stichococcoides* (Hoffmann, 1989). Досить широко поширений

у наземних місцезростаннях. У світі відомий з аерофітних місцезростань (Ettl, Gärtner, 1995). Таксономія даного роду є досить проблематичною. Традиційно за морфологічними ознаками його відносили до класу Chlorophyceae, порядків Ulotrichales (Hoffmann, 1989), Gloeotilales (Ettl, Gärtner, 1995) чи Protosiphonales (Водорості... 2001). Наразі, згідно систематичної структури, що наведена на сайті <http://www.algaebase.org>, рід *Fottea* належить до класу Ulvophyceae.

Printzina lagenifera* (E.M. Hildebr.) R.H. Thomps. et Wujek (рис. 2 д) – **Хр. Карагач: обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника (Войцехович та ін., 2009); епіфіт лишайника *Lecanora rupicola*, фотобіонт лишайників *Dirina stenhammarii*, *Roccella phycopsis*. **Хр. Магнітний**: на слані лишайника *Caloplaca flavescens*. **Малий Карадаг**: *Dirina stenhammarii*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: на слані лишайників *Bacidia rosella*, *Opegrapha varia* та на корі *Pyrus*. **Ур. Монастирчик**: фотобіонт лишайника *Arthonia radiata*. **Туманова балка**: на корі *Pistacia* та *Pyrus*. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: в обростанні вапнякових відслонень.

Відомий як фотобіонт лишайника *Graphis* sp. (Nakano, 1988). На території України є рідкісним та цікавим у флористико-таксономічному аспекті.

Pseudendoclonium printzii* (Vischer) Bourg. – **Хр. Карагач: обростання кам'янистих відслонень. **Ур. Монастирчик**: обростання макротріщини вапнякових відслонень. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: в обростанні вапнякових відслонень.

Відомий як фотобіонт лишайників (Ettl, Gärtner, 1995).

Trentepohlia* cf. *annulata* Brand – **Хр. Магнітний: обростання кам'янистих відслонень у затінку (в умовах підвищеної вологості) та на слані лишайника *Caloplaca flavescens*.

Не зважаючи на те, що морфологічні ознаки виявленої нами водорості цілком співпадають з описом даного виду, ми маємо певні сумніви щодо правильності його визначення. Згідно визначнику (Мошкова, 1979), *T. annulata* приурочена до деревного субстрату, тоді як у наших дослідженнях вид був виявлений на кам'янистому субстраті. Відомий як фотобіонт лишайника *Graphis scripta* (Nakano, 1988). Є цікавим у флористико-таксономічному відношенні.

T. jolithus* (L.) Wallr. (рис. 1 з) – **Хр. Магнітний: обростання кам'янистих відслонень. **Окол. заповідника, г. Пілотка**: в обростанні вапнякових відслонень.

Вид є цікавим у флористико-таксономічному відношенні.

T. umbrina* (Kütz.) Bornet – **Ур. Монастирчик: на корі *Populus*. **Хр. Магнітний**: епіфіт на слані *Caloplaca flavescens*. **Хр. Карагач**: епіфіт на слані *Lecanora rupicola*, *Ochrolechia* sp. **Г. Свята**: епіфіт на сланях *Placynthiella icmalea*, *P. uliginosa*, *Rhizocarpon geographicum*.

Вид відомий як фотобіонт лишайників *Arthonia radiata*, *Graphis scripta*, *Opegrapha atra* (Heriset, 1946), *Roccella phycopsis*, *Opegrapha varia* (Bornet, 1873), *Coenogonium leprieurii* (Uyenko, 1965), *Chaenotheca chlorella* (Окснер, 1974), *Purenula nitida* (Ahmadjian, 1964).

Streptophyta

Chlorokybophyceae

Chlorokybus atmophyticus Geitler – **Хр. Карагач**: у ґрунті (Войцехович та ін., 2009). **Ур. Монастирчик**: обростання кам'янистих відслонень.

Klebsormidiophyceae

Interfilum massjukiae Mikhailyuk et al. – **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Dermatocarpon miniatum*, *Lecanora muralis*, *L. rupicola*, *Ochrolechia* sp., *Umbilicaria hirsuta*, *Xanthoria calcicola* (Вой-

цехович та ін., 2009); «Чортові сходи», обростання кам'янистих відслонень. **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме; ск. Стінка, на слані лишайника *Umbilicaria grisea*. **Окол. заповідника, г. Пілотка:** в обростанні вапнякових відслонень. **Хр. Магнітний:** епіфіт на слані *Caloplaca flavescens*, *Staurothele* sp. **Малий Карадаг:** на слані лишайника *Lecanora frustulosa*. **Хр. Хоба-Тепе:** на слані *Lepraria membranacea*, *Pleurosticta acetabulum*, *Ramalina calicaris*. **Хр. Сюрю-Кая:** на слані лишайника *Toninia sedifolia*. Нещодавно був описаний з вулканічних відслонень хр. Карагач Карадазького ПЗ (Mikhailyuk et al., 2008). Відомий як додатковий фотобіонт *Placynthiella icmalea*, *P. uliginosa* (Voytsekhovich et al., 2011).

I. terricola (J.V. Petersen) Mikhailyuk et al. (= *Geminella terricola* J.V. Petersen) – **КаПриЗ:** у ґрунті пухнастодубового лісу (Водорості... 2001). **Хр. Сюрю-Кая:** обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Catapyrenium squamulosum*. **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая:** на корі *Pistacia*. **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень та на сланях лишайників *Aspicilia contorta*, *Caloplaca teicholita*, *Collema rupestre*, *Ochrolechia* sp. (Войцехович та ін., 2009); «Чортові сходи», обростання кам'янистих відслонень. **Ур. Монастирчик:** на слані лишайників *Catapyrenium squamulosum*, *Lecania fuscella*.

***Interfilum* sp.** – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Caloplaca teicholyta* (Войцехович та ін., 2009).

Відомий як додатковий фотобіонт *Micarea prasina* (Voytsekhovich et al., 2011).

****Klebsormidium crenulatum*** (Kütz.) Lokhorst – **Ур. Монастирчик, хр. Балали-Кая:** обростання кам'янистих відслонень. **Хр. Карагач:** на слані лишайника *Collema rupestre*.

****K. dissectum*** (F. Gay) Lokhorst – **Хр. Карагач:** ґрунтові проби, обростання кам'янистих відслонень та епіфітно на слані *Xanthoparmelia pulla* (Войцехович та ін., 2009); епіфіт на слані *Peltigera rufescens*.

K. flaccidum (Kütz.) P.C. Silva et al. – **КаПриЗ:** пухнастодубовий ліс, ялівцеве рідколісся, ґрунтові проби (Водорості... 2001). **Хр. Карагач:** ґрунтові проби, обростання кам'янистих відслонень та епіфітно на сланях *Caloplaca teicholita*, *Lecanora muralis*, *Umbilicaria hirsuta*, *Xanthoria calcicola* (Войцехович та ін., 2009); «Чортові сходи», обростання макротріщини кам'янистих відслонень; ск. Світа, на слані лишайника *Ramalina pollinaria*. **Ур. Монастирчик:** на слані *Candelariella vitellina*.

****K. cf. fluitans*** (F. Gay) Lokhorst – **Окол. заповідника, г. Пілотка:** в обростанні вапнякових відслонень.

K. montanum (Hansg.) Shin Watan. – **Хр. Карагач:** у ґрунті (Войцехович та ін., 2009).

****K. mucosum*** (J.V. Petersen) Lokhorst – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень та епіфітно на сланях *Caloplaca teicholita*, *Umbilicaria hirsuta* (Войцехович та ін., 2009). **Г. Свята:** ск. Стінка, на слані лишайника *Umbilicaria grisea*.

K. nitens (Menegh.) Lokhorst – **Ур. Монастирчик:** обростання кам'янистих відслонень.

K. pseudostichococcus (Heering) H.Ettl et G.Gärtner – **КаПриЗ:** ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Zygnematophyceae

****Cylindrocystis crassa*** De Bary – **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме.

Mesotaenium macrococcum (Kütz.) Roy et Bissett – **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

* «**Fottea**» **pyrenoidosa** Broady – **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень та на слані лишайника *Ochrolechia* sp. (Войцехович та ін., 2009). **Ур. Монастирчик**: на слані лишайника *Candelariella vitellina*.

Рідкісна водорість, описана з наземних місцезростань Антарктиди (Ettl, Gärtner, 1995). Вид є досить сумнівним, молекулярні дослідження типового штаму SAG 1.88, проведені з виявленням нуклеотидної послідовності 18S rRNA-гену, вказують на те, що це представник кон'югуючих зелених водоростей (Goncharov, Melkonian, 2010); згідно морфологічної та екологічної характеристики, очевидно, належить до роду *Mesotaenium*.

Xanthophyta

Botrydiopsis arhiza Borzi – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001). **Хр. Карагач**: обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

B. eriensis Snow – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Botryochloris chlorellidiopsis H.Ettl – **КаПриЗ**: степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Bumilleriopsis terricola Matv. – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Ellipsoidon anulatum Pascher – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

* **Mischococcus sphaerocephalus** Vischer – **Окол. заповідника, г. Чукур-Кая**: на корі *Pistacia* та на слані лишайника *Opegrapha varia*.

Вперше на території України вид був знайдений у ґрунтах о. Зміїний (Одеська обл.) (Дарієнко, 2012). Наразі вид є рідкісним на території України.

Heterococcus mainxii Vischer – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

H. moniliformis Vischer – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

H. leptosiroides Pitschmann – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Войцехович та ін., 2009).

H. viridis Chodat – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Ilsteria lobata Pascher – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс та степ типчаково-ковиловий, у ґрунті (Водорості... 2001).

Monodus chodatii Pascher – **КаПриЗ**: ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Sphaerosorus coelastroides Pascher – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Xanthonema exile (G.A. Klebs) P.C. Silva – **Хр. Карагач**: південно-східний схил, у ґрунті (Водорості... 2001).

X. stichococcoides (Pascher) P.C. Silva – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, у ґрунті (Водорості... 2001).

Eustigmatophyta

Eustigmatos magnus (J.B. Petersen) Hibberd – **КаПриЗ**: пухнастодубовий ліс, ялівцево-дубове та ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Хр. Карагач: південно-східний схил, ґрунтові проби (Войцехович та ін., 2009).
Ур. Монастирчик: обростання кам'янистих відслонень. **Г. Свята:** обростання кам'янистих відслонень поряд із дж. Гяур-Чешме.

Monodopsis subterranea Hibberd – **КаПриЗ:** ялівцево-дубове та ялівцеве рідколісся, у ґрунті (Водорості... 2001).

Visheria helvetica (Vischer et Pascher) Hibberd – **Хр. Карагач:** обростання кам'янистих відслонень (Войцехович та ін., 2009).

Подяка. Автор висловлює щирю вдячність шановним колегам к.б.н. Михайлюк Т.І. та к.б.н. Дарієнко Т.М., за допомогу при визначенні деяких таксонів водоростей та складанні конспекту. Робота була частково підтримана грантом INTAS YSF (Ref. Nr. 05 – 109 – 4888).

Література

Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зелёные водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales) / В.М. Андреева – СПб.: Наука, 1998. – 351 с.

Вассер С.П., Бухтіярова Л.Н. Прісноводні діатомові водорості (Bacillariophyta) Ялтинського та Карадазького заповідників // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47. – №6. – С. 28–30.

Виноградова О.Н. Синє-зелєні водоросли хребта Карагач (Восточный Крым) // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюзн. конф. Черкассы, 23–25 сентября 1987 г. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 160.

Виноградова О.М. Синьо-зелєні водорості ґрунтів Карадазького державного заповідника // Укр. ботан. журн. – 1989. – Т. 46. – №1. – С. 40 – 45.

Виноградова О.Н. Синє-зелєні водоросли // Водоросли, гриби, мохообразные Карадагского заповедника: Флора и фауна заповедников СССР – М.: МГУ, 1992. – С. 36–47.

Виноградова О.М. Синьо-зелєні водорості Гірського Криму: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». – Київ, 1994. – 24 с.

Виноградова О.Н. Род *Phormidium* Kütz. ex Gomont (Oscillatoriales, Cyanoprokaryota) во флорі України // Альгологія. – 2011. – Т. 21. – №1. – С. 70–86.

Виноградова О.Н., Дарієнко Т.М. Водоросли Азово-Сивашского национального природного парка (Украина) // Альгологія. – 2008. – Т. 18. – № 2. – С. 183–197.

Виноградова О.Н., Михайлюк Т.И. Альгофлора пещер и гротов Национального Природного Парка «Подольские Товтры» (Украина) // Альгологія. – 2009. – Т. 19. – № 2. – С. 155–171.

Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори) / [І.Ю. Костіков, П.О. Романенко, Е.М. Демченко та ін.]. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.

Войцехович А.А. К изучению фотобионтов и эпифитов эпилитных лишайников Берегового хребта Карадагского природного заповедника // Карадагский природный заповедник НАН Украины. Летопись природы. Том XXII. 2005 год. – Симферополь: СОНАТ. – 2007. – С. 62–66.

Войцехович А.А. Фотобионты и водоросли-эпифиты литофильных лишайников Берегового хребта Карадагского природного заповедника (Крым, Украина) // Актуальні проблеми ботаніки та екології / Збірка наукових праць. Вип. 2. – К.: Фітосоціоцентр. – 2008 а. – С. 46 – 51.

Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник НАН України) // Карадаг – 2009. Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 50–60.

Гринёв В.В. Синє-зелєні водоросли континентальних водоёмов Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования. / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и

25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 36 – 43.

Гринёв В.В. Диатомовые водоросли континентальных водоёмов Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 49–57.

Дарієнко Т.М. Грунтові водорості заповідників Гірського Криму: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». – Київ, 2000 а. – 20 с.

Дариенко Т.М. Почвенные водоросли заповедников Горного Крыма (Украина, Горный Крым) // Альгология. – 2000 б. – Т. 10. – № 1. – С. 54 – 62.

Дарієнко Т.М. Загальна характеристика та особливості видового складу водоростей позаводних місцезростань острова Зміїний (Чорне море, Україна) // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т.69. – № 1. – С.111 – 124.

Дарієнко Т.М., Войцехович А.О. Фотобіонти деяких лишайників з відслонень Гранітно-степового Побужжя // Укр. ботан. журн. – 2005. – Т. 62. – № 2. – С. 190–202.

Кондратьева Н.В. Синьо-зелені водорості – Суанорphyta. Ч.2. Клас Гормогонієві – Нормогоніорphyсеae // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. – К.: Наук. думка. – 1968. – 523 с.

Кондратьева Н.В., Коваленко О.В., Приходькова Л.П. Синьо-зелені водорості – Суанорphyta. Ч.1. Загальна характеристика синьо-зелених водоростей – Суанорphyta. Клас Хроококові – Хроососсорphyсеae. Клас Хамесифонові – Chamaesiphonophyсеae // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. – К.: Наук. думка. – 1984. – 388 с.

Матвієнко О.М., Догадіна Т.В. Жовто-зелені водорості – Xanthophyta // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. X. – К.: Наук. думка. – 1978. – 512 с.

Михайлюк Т.И. Водоросли обрастаний каменистых субстратов с территорий Каневского природного заповедника (Украина) // Альгология. – 1999. – Т. 9. – № 2. – С. 93 – 94.

Михайлюк Т.И. Водорості Канівського природного заповідника (Україна): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». – Київ, 2000. – 19 с.

Михайлюк Т.И., Демченко Э.Н. Редкие и новые для флоры Украины виды Chlorophyta гранитных обнажений в степной зоне // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90. – №2. – С. 183–196.

Михайлюк Т.И., Дарієнко Т.М. Водорості наземних місцезростань НПП «Гуцульщина» // Національний природний парк «Гуцульщина». Рослинний світ. / Природно-заповідні території України. Рослинний світ. Вип. 9. – К.: Фітосоціоцентр. – 2011. – С. 142–151.

Михайлюк Т.И., Дариенко Т.М., Демченко Э.Н. Водоросли гранитных обнажений регионального ландшафтного парка «Гранитно-степное Побужье» (Николаевская обл., Украина) // Новости систематики низших растений. – Т. 37. – 2003. – С. 53–71.

Мошкова Н.О. Визначник прісноводних водоростей Української РСР.VI. Улотрикові й кладофорові водорості. – К.: Наук.думка. – 1979. – 500 с.

Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2: Морфология, систематика и географическое распространение. – Л.: Наука. – 1974. – 284 с.

Разнообразие водорослей Украины / Под. ред. С.П. Вассера, П.М. Царенко // Альгология. – 2000. – Т.10. – № 4. – 310 с.

Топачевський О.В., Оксіюк О.П. Діатомові водорості – Bacillariophyta (Diatomeae) / Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. XI. – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – 412 с.

Флора водоростей України. Том I. Синьозелені водорості. Вип. 1. Порядок хроококкальні / О.В. Коваленко. – К., 2009. – 397 с.

Ahmadjian V. A guide for the identification of algae occurring as lichen symbionts // Bot. Notiser. – 1958. – V. 111. – P. 632 – 644.

Ahmadjian V. Some new and interesting species of *Trebouxia*, a genus of lichenized algae // Amer. J. Bot. – 1960. – V. 47. – P. 677 – 683.

Ahmadjian V. Lichens // Physiology and Biochemistry of Algae / R.A. Lewin [ed.]. – New York- London: Academic Press. – 1962. – P. 817 – 822.

- Ahmadjian V.* Further studies on lichenized fungi // *Bryologist*. – 1964. – V. 67. – P. 87–94.
- Ahmadjian V.* The Lichen Symbiosis. – New York: John Wiley and Sons, Inc., 1993. – 250 p.
- Ahmadjian V., Heikkilä H.* The culture and synthesis of *Endocarpon pusillum* and *Stau-rothele clopima* // *Lichenologist*. – 1970. – Vol. 4. – P. 259–267.
- Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. V. 1. Cyanoprocaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, and Rhodophyta / [Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo]. – A.R.G. Gantner Verlag, Ruggell, Liechtenstein, 2006. – 713 p.
- Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. V. 3. Chlorophyta / [Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo]. – A.R.G. Gantner Verlag, Ruggell, Liechtenstein, 2011. – 511 p.
- Archibald P.A.* *Trebouxia* de Puymaly (Chlorophyceae, Chlorococcales) and *Pseudotreboxia* gen. nov. (Chlorophyceae, Chlorococcales) // *Phycologia*. – 1975. – V. 14. – P. 125–137.
- Beck A.* Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock // *Lichenologist*. – 1999. – V. 31. – № 5. – P. 501–510.
- Beck A.* Selektivität der Symbionten schwermetalltoleranter Flechten. Ludwig-Maximilians-Universität, München. – PhD thesis – Fischer GmbH. – 2002. – 196 s.
- Beck A., Koop H.U.* Analysis of the Photobiont population in lichens using a single-cell manipulator // *Symbiosis*. – 2001. – V. 31. – P. 57–67.
- Beck A., Kasalicky T., Rambold G.* Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida* // *New Phytol.* – 2002. – V. 153. – P. 317–326.
- Bornet E.* Recherches sur les Gonidies des Lichens // *Ann. Sc. Nat., 5^e ser., Bot.* – 1873. – V. 17. – P. 45–110.
- Brodo I.M.* Substrate ecology // *The Lichens* / V. Ahmadjian and M.E. Hale, [eds.]. – New York: Academic Press. – 1973. – P. 401–441.
- Brunner U.* Ultrastrukturelle und chemische Zellwanduntersuchungen an Flechten-phycobionten aus 7 Gattungen der Chlorophyceae (Chlorophytina) unter besonderer Berücksichtigung sporopollenin-ähnlicher Biopolymere. Diss. – Zurich, University of Zurich, 1985. – 144 s.
- Caraus I.* The algae of Romania. – Studii si Cercetari, Universitatea Bacau, 2002. – V. 7. – 694 p.
- Coppins B.J., James P.W.* New or interesting British lichens V // *Lichenologist*. – 1984. – V. 16. – P. 241–248.
- Cordeiro L.M.C., Reis R.A., Cruz L.M.* [et al.] Molecular studies of photobionts of selected lichens from coastal vegetation of Brasil // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2005. – V. 54. – P. 381–390.
- Dahlkild A., Källersjö M., Lohtander K.* [et al.] Photobiont diversity in the Physciaceae (Lecanorales) // *Bryologist*. – 2001. – V. 104. – № 4. – P. 527–536.
- Darienko T., Pröschold T.* Molecular phylogeny and systematics of terrestrial Ulvophyceae (Preliminary results) // *Algal Culture Collection 2008. Programme and Abstracts 9–10 June 2008, Oban, UK: abstract.* – 2008. – P. 28.
- Darienko T., Friedl T., Zufall-Roth E.* [et al.] Taxonomic revision of common aerophithic coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) // *Algal Culture Collection 2008. Programme and Abstracts 9–10 June 2008, Oban, UK: abstract.* – 2008. – P. 22–23.
- Darienko T., Gustavs L., Mudimu O.* [et al.] *Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // *Eur. J. Phycol.* – 2010. – V. 45. – № 1. – P. 79–95.
- Degelius G.* The lichen genus *Collema* in Europe // *Symb. Bot. Upsal.* – 1954. – V. 13. – № 2. – P. 1–499.
- Deason T.R., Bold H.C.* Phycological Studies I. Exploratory Studies of Texas Soil Algae. – University of Texas. – 1960. – 70 p.
- Ettl H., Gärtner G.* Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen. – Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer, 1995. – 710 s.
- Friedl T.* Systematik und Biologie von *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der Parmeliaceae (Lichenisierte Ascomyceten). – Ph.D. thesis. – Universität Bayreuth, Germany, 1989. – 218 s.

Friedl T., Gärtner G. *Trebouxia* (Pleurastrales, Chlorophyta) as a phycobiont in the lichen genus *Diploschistes* // Arch. Protistenk. – 1988. – V. 135. – P. 147–158.

Friedl T., Besendahl A., Pfeiffer P. [et al.] The distribution of group I introns in lichen algae suggests that lichenization facilitates intron lateral transfer // Mol. Phyl. Evol. – 2000. – V. 14. – P. 342–352.

Gärtner G. Die Gattung *Trebouxia* Puymaly (Chlorellales, Chlorophyceae) // Arch. Hydrobiol. Suppl. Algal. Studies. – 1985. – V. 71. – № 4. – S. 495–548.

Geitler L. Schizophyceen II. Umgearbeitete Aflage // Encyclopedia of Plant Anatomy. W. Zimmermann, P. Ozenda [eds.]. – Berlin: Borntraeger. – 1960. – P. 98–112.

Geitler L. Über Haustorien bei Flechten und über *Myrmecia biatorellae* in *Psora globifera* // Osterr. Bot. Z. – 1963. – V. 110. – S. 270–276.

Gontcharov A.A., Melkonian M. Molecular phylogeny and revision of the genus *Netrium* (Zygnematophyceae, Streptophyta): *Nucleotaenium* gen. nov. // J. Phycol. – 2010. – V. 46. – P. 346–362.

Helms G., Friedl T., Rambold G. [et al.] Identification of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing // Lichenologist. – 2001. – V. 33. – P. 73–86.

Henssen A. Eine Revision der Flechtenfamilien *Lichinaceae* und *Ephebaceae* // Symb. Bot. Ups. – 1963. – V. 18. – № 1. – S. 1–123.

Henssen A. *Hertella*, a new lichen genus in the Peltigerales from the southern hemisphere // Mycotaxon. – 1985. – V. 22. – P. 381–386.

Hérisset A. Demonstration expérimentale du rôle du *Trentepohlia umbrina* (Kg.) Born. dans la synthèse des Graphidees corticales // C.R. Acad. Sci. – 1946. – V. 222. – P. 100–108.

Hindák F. Key to the unbranched filamentous green algae (Ulotrichales, Chlorophyceae) // Slovenská botanická spoločnosť pri SAV. – Bratislava. – 1996. – 77 p.

Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. – 1989. – V. 55. – P. 77–105.

Ihda T., Nakano T. Temperature characteristics of photobionts isolated from alpine // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. – 1995. – V. 8. – P. 205–206.

Jaag O. *Coccomyxa* Schmidle. Monographie einer Algengattung // Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz. Bot. Ges. – 1933. – V. 42. – 132 s.

Jaag O., Thomas E. Neue Untersuchungen über die Flechte *Epigloea bactrospora* Zukul. // Berichte deutschen Botanischen Gesellschaft. – 1934. – V. 43. – S. 77–89.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota – 1. Teil: Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/1. – Heidelberg, Berlin: Spectrum, Akad. Verl., 1998. – 548 s.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2 – Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/2. – München: Spectrum, Akad. Verl., 2005. – 759 s.

Komárek J. Chlorococcales // Das Phytoplankton des Süßwassers, Bd. 7 / J. Komárek, B. Fott; G. Huber–Pestalozzi [ed.]: – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1983. – 1044 p.

Kroken S., Taylor J.W. Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with genus *Letharia* // Bryologist. – 2000. – V. 103. – № 4. – P. 645–660.

Kupffer K.R. *Stereonema chthonoblastes*, eine lebende Urflechte // Naturf. Ver. Riga. – 1924. – V. 58. – S. 111–123.

Lamb I.M. A conspectus of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. // J. Hattori Bot. Lab. – 1977. – V. 43. – P. 191–200.

Lokhorst G.M. Comparative taxonomic studies on the genus *Klebsormidium* (Charophyceae) in Europe // Cryptogamic Studies / G.M. Lokhorst; W. Jülich [ed.]. – Stuttgart, Gustav Fisher, 1996. – V. 5. – P. 1–132.

Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya. Algae of granite outcrops from the left bank of the river Pivdennyi Bug (Ukraine) // Biologia, Bratislava. – 2003. – V. 58. – № 4. – P. 589–601.

Mikhailyuk T.I., Sluiman H., Massalski A. [et al.] New streptophyte green algae from terrestrial habitats and an assessment of the genus *Interfilum* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) // J. Phycol. – 2008. – V. 44. – P. 1586–1603.

Nakano T. Phycobionts of some Japanese species of the Graphidaceae // Lichenologist. – 1988. – V. 20. – № 4. – P. 353–360.

- Neustupa J., Eliáš M., Šejnohová L.* A taxonomic study of two *Stichococcus* species (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) with a starch-enveloped pyrenoid // *Nova Hedwigia*. – 2007. – V. 84. – P. 51–63.
- Nienow J.A.* Ecology of subaerial algae // *Nova Hedwigia*. – 1996. – V. 112. – P. 537–552.
- Nyati Sh.* Photobiont Diversity in Teloschistaceae (Lecanoromycetes): Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde. – Univ. Zürich, 2006. – 130 p.
- Nyati Sh., Scherrer S., Honegger R.* Green algal photobiont diversity (*Trebouxia* spp.) in representatives of Teloschistaceae // Photobiont Diversity in Teloschistaceae (Lecanoromycetes). – Univ. Zürich, 2006. – P. 14–45.
- Nyati Sh., Beck A., Honegger R.* Fine Structure and Phylogeny of Green Algal Photobionts in the Microfilamentous Genus *Psoroglaena* // *Plant Biol.* – 2007. – V. 9. – P. 390–399.
- O'Brien H.E., Miadlikowska J., Lutzoni F.* Assessing host specialization in the symbiotic cyanobacteria associated with four closely related species of the lichen fungus *Peltigera* // *Eur. J. Phycol.* – 2005. – V. 40. – P. 363–378.
- Opanowicz M., Grube M.* Photobiont genetic variation in *Flavocetraria nivalis* from Poland (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) // *Lichenologist*. – 2004. – V. 36. – P. 125–131.
- Piercey-Normore M., De Priest P.T.* Algal switching among lichen symbioses // *Amer. J. Bot.* – 2001. – V. 88. – № 8. – P. 1490–1498.
- Plessl A.* Über die Beziehungen von Haustorientypus und Organisationshöhe bei Flechten // *Öst. Bot. Z.* – 1963. – V. 110. – S. 194–269.
- Raths H.* Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien aus der Familie der Caliciaceen // *Ber. der Schweiz. Bot. Ges.* – 1938. – V. 48. – S. 13–30.
- Romeike J., Friedl T., Helms G.* [et al.] Genetic diversity of algal and fungal partners in four species of *Umbilicaria* along a transect of the Antarctic Peninsula // *Mol. Biol. Evol.* – 2002. – V. 19. – P. 1209–1217.
- Schmitt I., Lumbsch H.T.* Identification of the photobionts in *Trepeliopsis* and *Pertusaria* using SSU ribosomal DNA sequences obtained from PCR amplification with a non-green-algal primer // *Mycotaxon*. – 2001. – V. LXXVIII. – P. 407–411.
- Škaloud P.* Polyphasic approaches in the taxonomy of green aerophytic algae / PhD thesis. – Prague: Charles University. – 2008. – 113 p.
- Škaloud P., Neustupa J., Radochová B.* [et al.] Confocal microscopy of chloroplast morphology and ontogeny in three strains of *Dictyoichloropsis* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // *Phycologia*. – 2005. – V. 44. – P. 261–269.
- Takehita S., Okamoto T., Nakano T.* [et al.] Phycobionts of *Diploschistes diacapsis* // *J. Jap. Bot.* – 1992. – V. 67. – № 6. – P. 338–341.
- Tibell L.* The lichen genus *Chaenotheca* in the Northern Hemisphere // *Symb. Bot. Upsal.* – 1980. – V. 23. – P. 1–65.
- Tibell L., Beck A.* Morphological variation, photobiont association and ITS phylogeny of *Chaenotheca phaeocephala* and *C. subroscida* // *Nord. J. Bot.* – 2001. – V. 21. – № 6. – P. 651–660.
- Tschermak E.* Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus // *Öst. Bot. Z.* – 1941. – V. 90. – S. 233–307.
- Tschermak-Woess E.* Über wenig bekannte und neue Flechtengonidien III. Die Entwicklungsgeschichte von *Leptosira thrombii* nov. spec. der Gonidie von *Thrombium epigaeum* // *Öst. Bot. Z.* – 1953. – V. 100. – S. 203–216.
- Tschermak-Woess E.* Über wenig bekannte und neue Flechtengonidien V. Der Phycobiont von *Verrucaria aquatilis* und die Fortpflanzung von *Pseudopleurococcus arthopyreniae* // *Öst. Bot. Z.* – 1970. – V. 118. – S. 443–455.
- Tschermak-Woess E.* Algal Taxonomy and the Taxonomy of Lichens: the Phycobiont of *Verrucaria adriatica* // *Lichenology: Progress and Problems* / D.H. Brown, D.L. Hawksworth, R.H. Bailey [eds.]. – London: Academic Press. – 1976. – P. 79–88.
- Tschermak-Woess E.* *Asterochloris phycobiontica*, gen. et spec. nov., der Phycobiont von der Flechte *Varicellaria carneonivea* // *Plant Syst. Evol.* – 1980 a. – V. 135. – S. 279–294.
- Tschermak-Woess E.* *Elliptochloris bilobata*, gen. et spec. nov., der Phycobiont von *Catolechia wahlenbergii* // *Plant Syst. Evol.* – 1980 b. – V. 136. – S. 63–72.
- Tschermak-Woess E.* *Chaenothecopsis consociata* – kein parasitischer oder parasymbiontischer Pilz, sondern lichenisiert mit *Dictyoichloropsis symbiontica*, spec. nova // *Plant Systematics and Evolution*. – 1980 b. – V. 136. – S. 287–306.
- Tschermak-Woess E.* Über die weite Verbeitung lichenisierter Sippen von *Dictyoichloropsis* und die systematische Stellung von *Myrmecia reticulata* (Chlorophyta) // *Plant. Syst. Evol.* – 1984. – V. 147. – S. 299–307.

- Tschermak-Woess E. Elliptochloris bilobata* kein ganz seltener Phycobiont // *Herzogia*. – 1985. – V. 7. – S. 105–109.
- Tschermak-Woess E. The algal partner* // *CRC Handbook of Lichenology* / M. Galun [ed.]. – Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1988. – P. 39–92.
- Tschermak-Woess E., Plessl A. Über zweierlei Typen der sukzedanen Teilung und ein auffallendes Teilungsverhalten des Chromatophors bei einer neuen Protococcale Myrmecia pyriformis* // *Österr. Bot. Z.* – 1948. – V. 95. – S. 103–109.
- Uyenko F.R. Studies of some lichenized Trentepohlia associated in lichen thalli with Coenogonium* // *Trans. Am. microsc. Soc.* – 1965. – V. 84. – P. 1–14.
- Vežda A. Flechtensystematische Studien II. Absconditella, eine neue Flechtengattung* // *Preslia*. – 1965. – V. 37. – S. 237–249.
- Vinogradova O.N. Hormogoniophyceae* // *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography* / S. Wasser, E. Nevo [eds.]. – A.R. Gantner Verlag K.-G., Ruggel, 2006. – P. 96–215.
- Voytsekhovich A., Dymytrova L., Nadyeina O. Photobiont composition of some members of the genera Micarea Fr. and Placynthiella Elenkin (Lecanoromycetes, lichenized Ascomycota) from Ukraine* // *Folia Cryptogamica Estonica*. – 2011. – V. 48. – P. 135–148.
- Yahr R., Vilgalys R., De Priest P.T. Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub Cladonia lichens* // *Molecular Ecology*. – 2004. – V. 13. – P. 3367–3378.
- Yoshimura I. The genus Lobaria of Eastern Asia* // *J. Hattori bot. Lab.* – 1971. – V. 34. – P. 231–364.
- Zehnder A. Über den Einfluß von Wuchsstoffen auf Flechtenbildner* // *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* – 1949. – V. 56. – S. 201–267.

Конспект флоры наземных водорослей Карадагского природного заповедника. Войцехович А.А. Впервые приведен конспект флоры наземных водорослей Карадагского природного заповедника, который насчитывает 213 видов, которые по систематическому составу принадлежат к 96 родам из 6 отделов: Bacillariophyta – 10 (4,7 %), Chlorophyta – 116 (54,5 %), Cyanoprokaryota – 54 (25,4 %), Eustigmatophyta – 3 (1,4 %), Streptophyta – 15 (7,0 %) та Xanthophyta – 15 (7,0 %). 51 вид является новыми для территории заповедника, 13 видов являются редкими и интересными в флористическо-таксономическом аспекте и 3 вида – новые для науки.

Ключевые слова: наземные водоросли, Карадагский природный заповедник.

Compendium of terrestrial algae of the Karadag Nature Reserve. Voitsekhovich A.O.

Compendium of the terrestrial algae flora of the Karadag Nature Reserve that reaches 213 species belonging to 6 phylums: Bacillariophyta – 10 (4,7 %), Chlorophyta – 116 (54,5 %), Cyanoprokaryota – 54 (25,4 %), Eustigmatophyta – 3 (1,4 %), Streptophyta – 15 (7,0 %), and Xanthophyta – 15 (7,0 %). 51 species are new for the reserve territory, 13 species are rare and interesting under floristic and taxonomic aspect, and 3 species are new for science.

Key words: Terrestrial Algae, Karadag Nature Reserve.

А.О. Войцехович¹, канд. біол. наук, О.В. Надєїна¹,
С.Я. Кондратюк¹, д-р біол. наук, О.Є. Ходосовцев², д-р біол. наук
**ІЛЮСТРОВАННИЙ КОНСПЕКТ ЛИШАЙНИКІВ ТА ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ
КАРАДАЗЬКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА**

На території Карадазького природного заповідника зустрічаються 346 видів лишайників, які належать до 113 родів, 43 родин, 15 порядків та 5 класів: Arthoniomycetes, Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Lecanoromycetes та Lichinomycetes. 28 видів для заповідника наведено вперше.

Ключові слова: лишайники, ліхенофільні гриби, Карадазький природний заповідник

У рослинному покриві Карадазького природного заповідника (ПЗ) значну роль відіграють лишайники, які складаються з водоростевого та грибного компонентів, і утворюють строкаті розростання на різноманітних субстратах. Їх куцисті та листуваті форми зростають серед лісових, степових та чагарникових угруповань Карадагу, тоді як на скелях головним чином представлені накипні форми лишайників. Саме накипні лишайники, які вкривають прямовисні схили, кам'янисті вершини гір та маленькі камінці на схилах хребтів, виступають піонерами в процесі освоєння голих скель та подальшого ґрунтоутворення.

Вивчення лишайникової складової Карадазького природного заповідника було розпочате близько 60 років тому, і триває до цього часу (Окснер, 1956, 1968, 1993; Окснер, Копачевська, 1959; Тарасова, Толпишева, 1978; Безнис, Копачевская, 1982; Копачевская, 1984, 1986; Kondratyuk et al., 2001; Ходосовцев, 2003; Khodosovtsev et al., 2007; Vondrák et al., 2009, 2012). За даними останньої ревізії (Ходосовцев, 2003), різноманіття лишайників на території заповідника становить 312 видів, проте зміни у таксономічному розумінні деяких видів та помилки у їх цитуванні у попередніх роботах вимагають ревізії і уточнення конспекту лишайників та ліхенофільних грибів Карадазького ПЗ. Окрім того, за декілька останніх років на території заповідника були знайдені нові місцезростання рідкісних лишайників, занесених до Червоної книги України (Червона книга... 2009); описано чимало нових видів лишайників (Khodosovtsev et al., 2002; Vondrák et al., 2009, 2012). З іншого боку, поступова зміна кліматичних умов (Artrout, 2009; Insarov, 2010) та постійність сукцесійних процесів (Разумовский, 1981) неминуче призводять до появи нових видів на території заповідника, та зникнення деяких з тих, що раніше наводилися нашими попередниками. Все це спонукало нас до створення конспекту флори лишайників Карадазького природного заповідника, в основу якого покладено публікацію (Ходосовцев, 2003) з урахуванням нових знахідок (наприклад, Ходосовцев, 2005, Khodosovtsev et al., 2007 тощо) та змінами згідно сучасних поглядів на таксономію і філогенетичне положення лишайників (Fedorenko et al., 2012).

¹ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, м. Київ, Україна.

² Херсонський державний університет МОН України, м. Херсон, Україна.

Матеріали і методи. Відбір та вивчення зразків лишайників проводилися протягом 2004–2012 рр. у рамках теми дисертаційної роботи А.О. Войцехович «Водоростевий компонент лишайників Карадазького природного заповідника», в рамках проекту INTAS YSF (Ref. Nr. 05 – 109 – 4888) за темою «Molecular and Morphological Characters of Lichens and Algae Active Biodestructors of Volcanic Rocks» (2006 – 2008 рр.), а також у рамках держбюджетної теми відділу ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України: № 369 «Критико-таксономічне, еколого-ценотичне та флористичне вивчення наземних криптогамних рослин України» (№0107U012419). Збір ліхенологічного матеріалу проводився за загальноприйнятою методикою (Окснер, 1956, 1974). Визначення лишайників проводили у відділі ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Визначення проведене проф., д.б.н. Кондратюком С.Я., проф., д.б.н. Ходосовцевим О.Є., к.б.н. Надеїною О.В., к.б.н. Димитровою Л.В., к.б.н. А.О. Войцехович, а також к.б.н. Я. Вондраком (Чехія), та д.б.н. К. Шейдеггером (Швейцарія). Зібрані зразки лишайників зберігаються у паперових гербарних пакетах. Кожний зразок має етикетку, дані якої продубльовано у комп'ютерній базі даних, створеній у MS EXCEL.

Автори і назви видів подані за Index Fungorum (www.indexfungorum.org) з деякими уточненнями згідно сучасних уявлень про систематичне положення таксонів порядку Teloschistales (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003; Fedorenko et al., 2012).

Результати. За нашими підсумками кількість лишайників у Карадазькому природному заповіднику становить 346 видів з 113 родів, 43 родин, 15 порядків та 5 класів: Arthoniomycetes, Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Lecanoromycetes та Lichinomycetes. 28 видів ми наводимо вперше для заповідника (позначено «*»). Види, що наводяться за літературними джерелами, але не були виявлені нами в період досліджень, позначені «#». Ми не виключили ці види зі списку, оскільки допускаємо, що вони могли бути пропущені нами під час досліджень. Найчисельнішими за кількістю видів на досліджуваній території виявилися порядки Lecanorales (122 види, 35,3 % від загальної кількості видів) і Teloschistales (98 видів, 28,3 %).

Нижче ми наводимо дані щодо виду, його систематичного положення, деякі екологічні особливості та відносну частоту трапляння (за Ходосовцев, 2003) на території заповідника: дуже рідко – 1–3 місцезнаходження, зрідка – до 5 місцезнаходжень, спорадично – 7–15, часто – 16–50, звичайно – понад 50 місцезнаходжень.

ASCOMYCOTA

Arthoniomycetes

Arthoniales

Arthoniaceae

ARTHONIA calcicola Nyl. – на вапнякових поверхнях, збіднених на лишайники (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

A. lapidicola (Taylor) Branch & Rostr. [LF] – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

A. lecanorina (Almq.) R. Sant. (= *A. clemens* auct.) – в апотеціях *Lecanora crenulata* (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

A. nideri (J. Steiner) Clauzade, Diederich & Cl. Roux – на вапнякових відслоненнях та на слані *Caloplaca albopruinosa* (поблизу с. Курортне) (Khosovtsev et al., 2007). Трапляння не наводиться.

A. punctiformis Ach. [LF] – на гілочках *Pistacia mutica* та *Quercus pubescens* (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

***A. radiata** (Pers.) Ach. – на корі *Pyrus* (ур. Монастирчик). Дуже рідко.

A. varians (Davies) Nyl – в апотеціях *Lecanora rupicola*, що зростає поперх силікатних скель (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

Melaspileaceae

MELASPILEA urceolata (Fr.) Almb. – на корі *Quercus pubescens* (Туманова Балка) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

Roccellaceae

DIRINA stenhammari (Stenham.) Poelt & Follm. – на затінених прямо-висних вапняках та туфобрекчіях (хр. Карагач, Туманова балка), а також на вулканічних відслоненнях (г. Малий Карадаг). Зрідка.

LECANOGRAPHIA grumulosa (Dufour) Torrente & Egea – на затінених вапняках та вулканічних гірських породах (Туманова Балка – біля екологічної стежки) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

OPEGRAPHIA mougeotii A. Massal. – на затінених вапняках (Туманова Балка) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

O. rufescens Pers. – на корі *Quercus pubescens* (Туманова Балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

O. varia Pers. (рис. 2.4) – на корі *Juniperus*, *Pistacia*, *Pyrus* та *Quercus* (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

ROCCELLA phycopsis Ach. – на затінених, захищених від дощу силікатних скелях (хр. Карагач, Туманова Балка). Зрідка. Рідкісний вид, занесений до Червоної книги України (Червона книга... 2009).

Dothideomycetes

Dothideomycetidae

Dothideales

Dacampiaceae

POLYCOCCUM marmoratum (Krempelh.) D. Hawksw. [LF] – на сланях *Verrucaria* sp., *Bagliettoa* sp. (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Dothideomycetes families incertae sedis

Lichenotheliaceae

LICHENOTHELIA convexa Hanssen [LF] – на вулканічних гірських породах та сланях *Rhizocarpon geographicum* (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Часто.

Eurotiomycetes

Chaetothyriomycetidae

Pyrenulales

Monoblastiaceae

ACROCORDIA conoidea (Fr.) Körber – на затінених вапняках (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

A. gemmata (Ach.) A. Massal. – на корі широколистяних порід дерев (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.



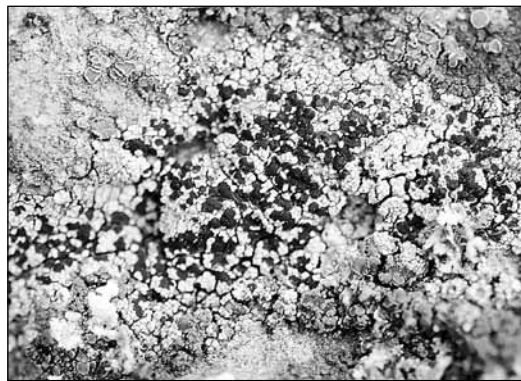
1



2



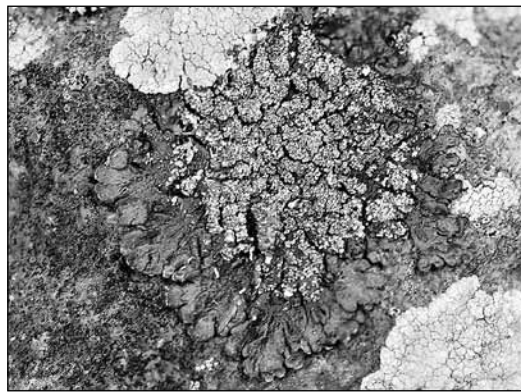
3



4



5



6

Рис. 1*. Деякі лишайники силікатних відслонень: 1 – *Acarospora heufleriana*; 2 – *Candelariella coralliza*; 3 – *Dermatocarpon miniatum*; 4 – *Lecidella carpathica* (новий для заповідника вид); 5 – *Leprocaulon microscopicum*; 6 – *Xanthoparmelia loxodes*

* Рисунки, помеченные звездочкой (*), включены в цветную вклейку.



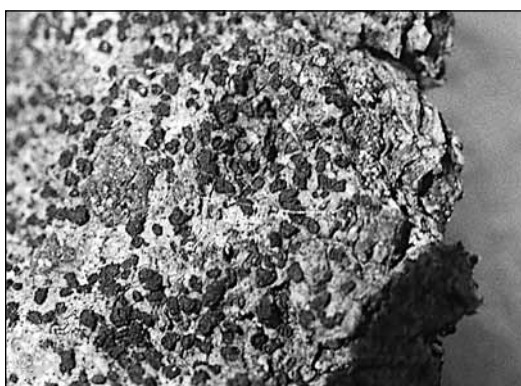
1



2



3



4



5



6

Рис. 2*. Деякі епіфітні лишайники Карадзького ПЗ: **1** – *Bacidia rubella*; **2** – *Evernia prunastri*; **3** – *Lecanora argentata*; **4** – *Opegrapha varia*; **5** – *Pleurosticta acetabulum*; **6** – *Ramalina farinacea*

Verrucariales
Verrucariaceae

AGONIMIA cfr. tristicula (Nyl.) Zahlbr. – на епіфітних мохах в більш-менш вологих умовах (Туманова Балка) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

BAGLIETTOA baldensis (A. Massal.) Vězda – на затінених вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

V. calciseda (DC.) Guedan & Cl. Roux (= *Verrucaria calciseda* DC). – на освітлених вапняках (хр. Сюрю-Кая, ск. Зуб, хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Часто.

V. parmigera (Steiner) Vězda & Poelt – на затінених вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

CATAPYRENIUM psoromoides (Borrer in Hook.) R.Sant. – на корі старих *Quercus pubescens* (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

DERMATOCARPON miniatum (L.) Mann. (рис. 1.3) – на затінених, прямовисних вапнякових та силікатних скелях (хр. Карагач, г. Малий Карадаг, г. Свята). Спорадично.

#D. vellereum Zsch. – на затінених та зволжених силікатних скелях (хр. Карагач, г. Свята). Рідко (Копачевская, 1984).

HETEROPLACIDIUM compactum (A. Massal.) Gueidan & Cl. Roux (*Verrucaria compacta* (A. Massal.) Jatta) – на вулканічних гірських породах в ксеротичних умовах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

H. fuscum (Nyl.) Gueidan & Cl. Roux (= *Verrucaria fuscula* Nyl.) – на слані *Aspicilia calcarea* (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

#PLACIDIUM rufescens (Ach.) Breuss (= *Endopyrenium rufescens* (Ach.) Koerber) – на вапнякових скелях (хр. Сюрю-Кая, ур. Монастирчик) (Копачевская, 1984, 1986).

P. squamulosum (Ach.) Breuss (= *Endopyrenium hepaticum* auct.) – на ґрунті та вапнякових відслоненнях (хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик, окол. джерела Лягушка). Спорадично.

PLACOCARPUS schaeferi (Fr.) Breuss – на освітлених вапняках в нітрофільних умовах (хр. Беш-Таш). Зрідка.

PLACOPYRENIUM bucekii (J. Nadv. & M. Servit) O. Breuss – на експонованих силікатних скелях в місцях тимчасових водостоків (хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

VERRUCARIA caerulea DC. – на вапняках та туфобрекчіях (хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

V. dolosa Нерр – на вапняках у зволжених умовах (Туманова Балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

V. macrostoma DC. – на вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

V. muralis Ach. – на вапняках та вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Беш-Таш). Звичайно.

V. murina Leight. – на затінених вапняках (хр. Беш-Таш, ск. Зуб). Дуже рідко.

V. nigrescens Pers. – на помірно затінених та освітлених вапняках (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая). Звичайно.

V. umbrinula Nyl. – на затінених силікатних скелях (Туманова Балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

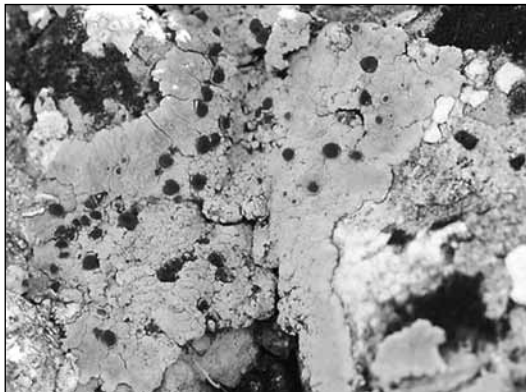
VERRUCULOPSIS lecideoides (A. Massal.) Gueidan & Cl. Roux (= *Verrucaria lecideoides* Trevis). (рис. 3.5) – на вапняках (хр. Беш-Таш, окол. джерела Лягушка). Зрідка.



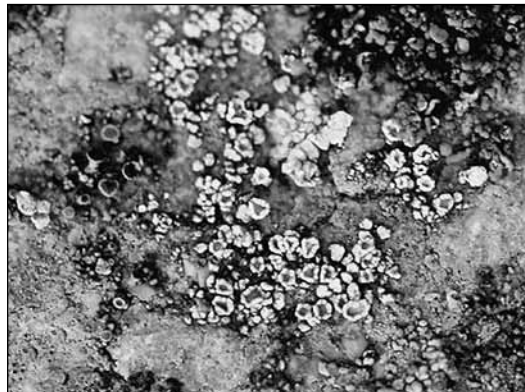
1



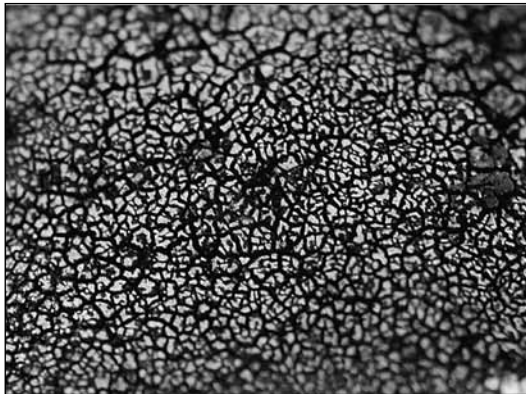
2



3



4



5



6

Рис. 3*. Деякі лишайники ґрунтів та вапнякових відслонень: 1 – *Cladonia rangiformis*; 2 – *Peltigera canina*; 3 – *Fulgensia* cf. *fulgida* (новий для заповідника вид); 4 – *Lecanora crenulata*; 5 – *Verruculopsis lecideoides*; 6 – *Synalysa ramulosa*

Mycocaliciomycetidae

Mycocaliciales

Mycocaliciaceae

***MYCOCALICIUM subtile** (Pers.) Szatala на трухлявому пні у затінку (г. Свята). Дуже рідко.

Sphinctrinaceae

SPHINCTRINA tubiformis A. Massal. – на сланях *Pertusaria australis*, на *Juniperus excelsa* (хр. Карагач). Зрідка.

Lecanoromycetes

Acarosporomycetidae

Acarosporales

Acarosporaceae

ACAROSPORA cervina A. Massal. – спорадично на освітлених вапнякових скелях, зрідка на вулканічних гірських породах (г. Свята, хр. Карагач, Кузьмичов камінь, хр. Хоба-Тепе, хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш).

A. heufleriana Körber (рис. 1.1) – на прямовисних експонованих силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Зрідка.

A. hospitans H. Magn. – на сланях епілітних накипних лишайників, що зростають на експонованих скелях, рідкісний вид (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

A. impressula Th. Fr. – на силікатних скелях в зоні ксеричної супраліторалі (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

***A. macrospora** (Norr) A. Massal ex Bagl. – на освітлених вапнякових скелях (хр. Беш-Таш, ск. Зуб). Дуже рідко.

***A. oligospora** (Nyl.) Arnold – на освітлених вапнякових скелях (хр. Беш-Таш, ск. Зуб). Дуже рідко.

A. smaragdula (Wahlenb.) A. Massal. – на силікатних скелях (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

A. veronensis A. Massal. – на силікатних скелях та камінцях (г. Свята). Часто.
POLYSPORINA simplex (Davies) Vězda – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Часто.

SARCOGYNE privigna (Ach.) A. Massal. – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

S. regularis Körber – на освітлених вапняках та вапнякових камінцях (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая). Часто.

SILOBIA smaragdula (Wahlenb.) M. Westb. & Wedin (= *Acarospora strigata* (Nyl.) Jatta) – на вулканічних гірських породах в зоні ксеричної супраліторалі (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

Ostropomycetidae

Agyriales

Agyriaceae

***PLACYNTHIELLA icmalea** (Ach.) Coppins & P. James – на трухлявому пні (г. Свята). Дуже рідко.

***P. uliginosa** (Schrad.) Coppins & P. James – на ґрунті (г. Свята). Дуже рідко.

RIMULARIA insularis (Nyl.) Rambold & Hertel – на сланях *L. rupicola*, що зростають поверх силікатних скель (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

TRAPELIA placodioides Coppins & P. James – при основі силікатних скель у затінених умовах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

Ostropales
Phlyctidaceae

PHLYCTIS argena (Spreng.) Flot. – на корі *Quercus*, *Fraxinus*, *Acer* (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Часто.

Porinaceae

PORINA aenea (Wallr.) Zahlbr. (= *Pseudosagedia aenea* (Wall.) Hafellner & Kalb) – на корі *Pistacia* (Туманова Балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Telotremataceae

DIPLOSCHISTES actinostomus (Ach.) Zahlbr. – на приморських вулканічних скелях (хр. Карагач). Спорадично.

D. candidissimus (Krempelh.) Zahlbr. – на вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

D. euganeus (A. Massal.) J. Steiner – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

D. ocellatus (Vill.) Norman – на добре освітлених вапняках (хр. Сюрю-Кая, ур. Монастирчик) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

D. scruposus (Schreb.) Norman – при основі силікатних скель (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Часто.

Pertusariales

Megasporaceae

ASPICILIA cinerea (L.) Koeber. – на силікатних гірських породах (хр. Карагач, хр. Кок-Кая, Лягушача бухта, хр. Хоба-Тепе). Дуже рідко.

A. desertorum (Krempelh.) Mereschk. – на освітлених вапняках, туфобрекчіях та лавах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая). Спорадично.

A. intermutans (Nyl.) Arnold – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

A. maculata (H. Magn.) Oхпег – на вапнякових відслоненнях (г. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

A. pavimentas (Nyl.) Hue – на вулканічних гірських породах в освітлених умовах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

LOBOTHALLIA alphoplaca (Wahlenb.) Hafellner – на силікатних скелях (хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. radiosa (Hoffm.) Hafellner – на освітлених вапняках та туфобрекчіях (окол. джерела Лягушка, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

Ochrolechiaceae

OSCHROLECHIA parella (L.) A. Massal. – на прямовисних силікатних скелях (хр. Карагач). Зрідка.

Pertusariaceae

PERTUSARIA albescens (Huds.) Choisy & Werner (= *P. discoidea* (Pers.) Malme, *P. globulifera* (Turn.) A. Massal.) – на корі *Quercus pubescens* та *Juniperus exselsa* (хр. Карагач, г. Свята). Часто.

P. amara (Ach.) Nyl. – на корі *Quercus pubescens* та *Juniperus exselsa* (хр. Карагач). Часто.

P. australis Vainio – на корі *Juniperus exselsa* (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

P. flavicans Lamy – на прямовисних силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

P. pluripuncta Nyl. (= *Pertusaria gallica* B. de Lesd). – на силікатних скелях (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

P. lactea (L.) Arnold – на силікатних скелях (хр. Карагач) (Окснер, 1968).

P. leioplaca (Ach.) DC. – на корі *Carpinus* (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Ostropomycetidae, families incertae sedis

Hymeneliaceae

HYMENELIA prevostii (Duby) Krepplh. – на помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Lecanoromycetidae

Lecanorales

Catillariaceae

CATILLARIA detractula (Nyl.) H. Olivier (= *Lecania detractula* Nyl.) – на вапняках (хр. Сюрю-Кая) (Копачевская, 1984).

C. chalybaea (Borrer) A. Massal. – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Часто.

C. lenticularis (Ach.) Th. Fr. – на помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

SOLENOPSIS candicans (Dicks.) J. Steiner – на помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш). Зрідка.

S. cesatii (A. Massal.) Zahlbr. – на помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш). Зрідка.

Cladoniaceae

CLADONIA coniocrea (Flörke) Vainio – при основі стовбура *Quercus pubescens* (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Часто.

C. convoluta (Lam.) Anders – на вапняковому ґрунті (хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая, ск. Зуб, г. Малий Карадаг, хр. Беш-Таш, хр. Лобовий, хр. Кок-Кая, ур. Монастирчик, окол. джерела Лягушка, г. Свята). Звичайно.

C. fimbriata (L.) Fr. – на ґрунті та гнилій деревині (хр. Кок-Кая, Туманова Балка) (Копачевская, 1984, 1986; Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. foliacea (Huds.) Willd – на ґрунті із незначним вмістом карбонатів (хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая, ск. Зуб, хр. Кок-Кая, хр. Балали-Кая, ур. Монастирчик, окол. заповідника поблизу с. Щебетівка, г. Свята). Спорадично.

C. furcata (Huds.) Schrad. – на ґрунті (хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик). Часто.

***C. mitis** Sandst. – на ґрунті (уздовж екологічної тропи, хр. Карагач). Спорадично.

C. pyxidata (L.) Hoffm. s.lat. (Incl. *C. pocillum* (Ach.) Dahl) – на ґрунті між вапняковими скелями (хр. Сюрю-Кая, ск. Зуб, хр. Карагач, г. Свята). Спорадично.

C. rangiferina (L.) Nagm. – на ґрунті (хр. Сюрю-Кая, хр. Карагач) (Копачевская, 1984, 1986; Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. rangiformis Hoffm. (рис. 3.1) – на ґрунті (ск. Зуб, хр. Карагач, г. Малий Карадаг, хр. Хоба-Тепе, г. Свята). Звичайно.

C. subrangiformis Sandst. – на ґрунті (хр. Карагач, ск. Зуб, хр. Сюрю-Кая, ур. Монастирчик, хр. Балали-Кая, окол. заповідника поблизу с. Щебетівка, г. Свята). Часто.

Dactylosporaceae

DACTYLOSPORA saxatilis (Schaer) Hafellner [LF] – ліхенофільний гриб, трапляється на сланях лишайників з роду *Pertusaria*, що зростають на силікатних скелях (Ходосовцев, 2003).

Haematommaceae

НАЕМАТОММА ochroleucum (Neck.) J.R. Laundon (= *H. coccineum* (Pers.) Koerb.) – на прямовисних силікатних скелях в затінених та більш-менш зволужених умовах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Наводився для хр. Карагач (Копачевская, 1984, 1986; Окснер, 1993). Спорадично.

Lecanoraceae

CIRCINARIA caesiocinerea (Nyl. ex Malbr.) A. Nordin, S. Savić et Tibell (= *Aspicilia caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) Arnold) – на силікатних відслоненнях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Часто.

C. contorta (Hoffm.) A. Nordin, Savić & Tibell – на силікатних гірських породах (хр. Карагач, Кузьмичов камінь, хр. Кок-Кая, Лягушача бухта, г. Малий Карадаг, хр. Хоба-Тепе) та помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая). Часто.

C. calcarea (L.) A. Nordin, S. Savić et Tibell (= *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd) – на освітлених та помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая, ск. Зуб, г. Верблюди). Звичайно.

C. leproscens (Sandst.) A. Nordin, S. Savić et Tibell (= *Aspicilia leproscens* (Sandst.) Navaas) – на вулканічних гірських породах в зоні ксеричної супраліторалі (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

#LECANORA albella (Pers.) Ach. (= *L. pallida* (Schreb.) Rabenh) – на корі *Quercus* (хр. Кок-Кая, хр. Карагач) (Копачевская, 1984, 1986).

L. albescens (Hoffm.) Vranth & Rostr. – на вапняках та туфобрекчіях в нітрофільних умовах (ск. Левінсона-Лесінга, Туманова Балка, хр. Беш-Таш, окол. заповідника г. Чукур-Кая). Спорадично.

L. agardhiana Ach. – на освітлених вапнякових поверхнях (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. agropholis (Ach.) Ach. (= *L. frustulosa* (Dicks.) Ach. s.l.) – на вулканічних гірських породах та вапняках (хр. Карагач, г. Малий Карадаг). Зрідка.

L. argentata (Ach.) Malme (= *L. subfuscata* auct.) (рис. 2.3) – на корі *Quercus*, *Pistacia*, *Carpinus* (г. Верблюди, хр. Кок-Кая, хр. Сюрю-Кая, Туманова Балка) (Копачевская, 1984, 1986; Ходосовцев, 2003). Звичайно.

L. bicincta Ram. – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. bolcana Pollini – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Зрідка.

L. campestris (Schaer.) Hue – на прямовисних поверхнях вулканічних скель (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

L. carpinea (L.) Vainio – на корі *Quercus*, *Acer* (хр. Кок-Кая, г. Свята, Туманова Балка). Звичайно.

L. crenulata Hook (рис. 3.4) – на освітлених вапнякових та вулканічних відслоненнях (хр. Беш-Таш, г. Свята). Спорадично.

L. dispersa (Pers.) Sommerf. – на вапняках та антропогенних кам'янистих субстратах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Беш-Таш, хр. Балали-Кая, хр. Карагач, г. Свята). Часто.

L. elenkinii Mereschk. – на освітлених вапнякових та вулканічних відслоненнях (ск. Зуб, хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая, г. Малий Карадаг) (Копачевская, 1984, 1986; Ходосовцев, 2003). Часто.

L. expalens Ach. – на корі *Quercus* (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

L. fugiens Nyl. – на силікатних скелях в супраліторальній зоні (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. gangaleoides Nyl. – на затінених прямовисних силікатних скелях (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

#**L. glabrata** (Ach.) Malme – на корі *Paliurus* (хр. Карагач) (Копачевская, 1984, 1986).

L. hagenii (Ach.) Ach. – на рослинних рештках та корі запиленних дерев (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

L. muralis (Schreb.) Rabenh. (= *Placolecnora muralis* (Schreb.) Räs.) – на вапняках, туфобрекчіях та лавах. Звичайно.

L. polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh. – на силікатних камінцях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Часто.

L. pruinosa Chaub. – на затінених прямовисних вапнякових поверхнях (хр. Сюрю-Кая). Зрідка.

L. pulcaris (Pers.) Ach. (= *L. chlarona* (Ach.) Nyl.) – на корі *Quercus pubescens* (хр. Кок-Кая, Туманова Балка) (Копачевская, 1984, 1986; Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. rupicola (L.) Zahlbr. – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Часто.

L. semipallida H. Magn (= *L. xanthostoma* Cl. Roux & Fröberg) – на слані *Placocarpus schaeerei*, що зростає поверх вапняків (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. subcarnea (Lilj.) Ach. – на вулканічних гірських породах (хр. Хоба-Тепе). Зрідка.

L. sulphurea (Hoffm.) Ach. – на вапнякових та вулканічних відслоненнях (г. Карагач, хр. Беш-Таш, г. Малий Карадаг). Спорадично.

L. swartzii ssp. **caulescens** (J. Steiner) Leuck. & Poelt (= *L. subradiosa* H. Magn.) – на прямовисних затінених силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, г. Малий Карадаг). Спорадично.

L. umbrina (Ach.) A. Massal. – на силікатних камінцях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Часто.

***LECIDELLA asema** (Nyl.) Knoch & Hertel (= *L. elaeochromoides* (Nyl.) Knoch & Hertel) – на вулканічних гірських породах в ксеротичних умовах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. carpathica Körb. (рис. 1.4) – на осадових та вулканічних породах (хр. Карагач, хр. Кок-Кая, ур. Монастирчик). Дуже рідко.

L. elaeochroma (Ach.) Choisy (= *Lecidea olivacea* (Hoffm.) A. Massal., *L. glomerulosa* (DC.) Steud.) – на корі *Quercus pubescens* та *Juniperus exselsa* (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, г. Свята, Туманова балка) (Тарасова, Толпышева, 1978; Копачевская, 1984, 1986; Ходосовцев, 2003). Звичайно.

Mycoblastaceae

TEPHROMELA atra (Huds.) Hafellner (= *Lecanora atra* (Huds.) Ach.) – на вапняках та вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, хр. Сюрю-Кая). Часто.

Parmeliaceae

CETRARIA aculeata (Schreb.) Th. Fr. – на щербенистому ґрунті (хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая, хр. Хоба-Тепе, хр. Кок-Кая, окол. заповідника поблизу с. Щербетівка, г. Свята). Спорадично.

C. steppae (Savicz) Cogt (рис. 4.2) – на степових ділянках між дернинками злаків (хр. Лобовий, хр. Карагач, хр. Балали-Кая, хр. Кок-Кая, г. Свята). Спорадично. Вразливий аридний вид, занесений до Червоної книги України (Червона книга... 2009).

EVERNIA prunastri (L.) Ach. (рис. 2.2) – на корі різноманітних порід дерев. Звичайно.

FLAVOPARMELIA caperata (L.) Hale (= *Parmelia caperata* (L.) Ach., *Pseudoparmelia caperata* (L.) Hale) – на корі *Quercus pubescens* та вкритих мохом скелях (Копачевская, 1984; Окснер, 1993; Ходосовцев, 2003). Зрідка.

HYPOGYMNIA physodes (L.) Nyl. – на корі *Quercus*, *Pistacia*, *Carpinus*, *Acer*, *Pinus* (хр. Хоба-Тепе, хр. Карагач, г. Свята, Туманова балка, хр. Сюрю-Кая). Часто.

H. tubulosa (Schaer.) Nav. – на корі *Quercus pubescens* (Туманова балка) (Копачевская, 1984; Ходосовцев, 2003). Зрідка.

#LETHARIELLA intricata (Moris) Krog – на гілочках *Juniperus excelsa* (Копачевская, 1984, 1986; Окснер, 1993). Зникаючий реліктовий вид, занесений до Червоної книги України (Червона книга... 2009).

MELANELIXIA glabratula (Lamy) Sandler, Berlin & Arup (= *Parmelia fuliginosa* (Fr.) Nyl.) – на корі *Quercus*, *Acer* (Туманова балка, г. Свята, хр. Кок-Кая). Часто.

MELANOHALEA exasperata (De Not.) O. Blanco et al. (= *Parmelia exasperata* (Ach.) De Not.) – на корі *Pyrus* (г. Свята) (Копачевская, 1984, 1986; Окснер, 1993; Ходосовцев, 2003). Зрідка.

M. exasperatula (Nyl.) O. Blanco et al. (= *Parmelia exasperatula* Nyl.) – на корі *Carpinus* (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

M. infumata (Nyl.) O. Blanco et al. – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

***PARMELIA koflerae** Clauzade et Poelt – на вулканічних гірських породах (хр. Хоба-Тепе). Дуже рідко.

P. saxatilis (L.) Ach. – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

P. sulcata Taylor – на корі *Quercus*, *Acer*, *Pistacia*, *Carpinus*, *Pyrus*. Звичайно.

PARMELINA quercina (Willd.) Hale (= *Parmelia quercina* (Willd.) Hale) – на корі *Quercus pubescens*. Зрідка.

P. tiliacea (Hoffm.) Hale (= *Parmelia tiliacea* (Hoffm.) Ach.) – на корі *Quercus*, *Pyrus*, зрідка на вулканічних відслоненнях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Звичайно.

PARMELIOPSIS ambigua (Wulf.) Nyl. – на корі *Pyrus*, *Juniperus*. Зрідка.

PLATISMATIA glauca (L.) W.L. Culb & C.F. Culb. – на корі *Carpinus* та силікатних скелях (г. Свята, хр. Хоба-Тепе, хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая). Зрідка.

PLEUROSTICTA acetabulum (Neck.) Elix & Lumbsch (= *Parmelia acetabulum* (Neck.) Duby) (рис. 2.5) – на корі *Quercus pubescens* та чагарниках (хр. Сюрю-Кая, хр. Кок-Кая, Туманова балка), але трапляється також і на кам'янистому субстраті (окол. джерела Лягушка). Звичайно.

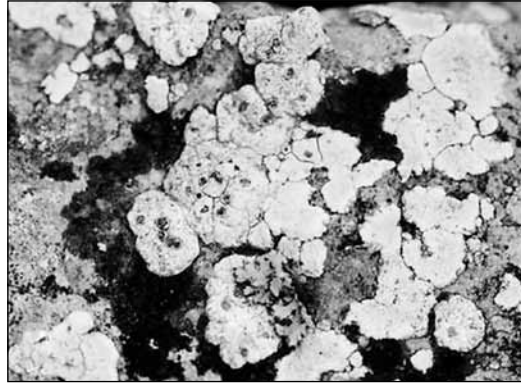
PROTOPARMELIA badia (Hoffm.) Hafellner – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Копачевська, Безніс, цит. по: Окснер, 2010). Зрідка.



1



2



3



4



5



6



7

Рис. 4*. Нові для заповідника (1, 3, 5) та рідкісні (2, 4, 6, 7) лишайники: 1 – *Calicium salicinum*; 2 – *Cetraria steppae*; 3 – *Diploptoma venustum*; 4 – *Psora testacea*; 5 – *Rinodina lecanorina*; 6 – *Squamarina cartilaginea*; 7 – *Tornabea scutellifera*

P. psarophana (Nyl.) Sancho & Crespo – на силікатних скелях (хр. Хоба-Тепе, хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Звичайно.

PSEUDEVERNIA furfuracea (L.) Zopf – на корі *Quercus*, *Juniperus*, *Pyrus* (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, г. Свята, Туманова балка, хр. Сюрю-Кая, хр. Кок-Кая). Звичайно.

XANTHOPARMELIA loxodes (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch (рис. 1.6) – на освітлених силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, г. Свята). Звичайно.

X. pulla (Ach.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch – на силікатних скелях (хр. Карагач, ск. Левінсона-Лесінга, хр. Хоба-Тепе, г. Свята). Звичайно.

X. pokornyi (Körb.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch – на ґрунті та силікатних скелях (хр. Хоба-Тепе, г. Свята, хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш). Часто.

X. ryssolea (Ach.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch – на ґрунті (хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая, г. Свята) (Копачевская, 1984, 1986; Окснер, 1993; Ходосовцев, 2003). Зрідка. Вразливий аридний вид з євразійським типом ареалу, занесений до Червоної книги України (Червона книга ..., 2009).

X. stenophylla (Ach.) Ahti & D. Hawksw. (= *X. somloensis* (Gyeln.) Hale) – на силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, ур. Монастирчик, окол. заповідника поблизу с. Щебетівка). Звичайно.

X. tinctina (Mahen & Gillet) Hale – на силікатних скелях (Ходосовцев, 2003). Звичайно.

Pilocarpaceae

***MICAREA prasina** Fr. – на трухлявому пні у затінку (г. Свята). Дуже рідко.

Psoraceae

PROTOBLASTENIA incrustans (DC.) J. Steiner – на помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

P. rupestris (Scop.) J. Steiner – на помірно затінених вапняках (хр. Сюрю-Кая, ур. Монастирчик, окол. джерела Лягушка) (Ходосовцев, 2003). Часто.

PSORA decipiens (Hedw.) Hoffm. – на ґрунті між вапняковими скелями (хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик). Зрідка.

***P. testacea** Hoffm. (рис. 4.4) на вапнякових відслоненнях (хр. Беш-Таш). Зрідка.

Ramalinaceae

BACIDIA fraxinea Lönnr – на корі широколистяних порід дерев (*Carpinus*) в лісових угрупованнях на г. Свята (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

B. fuscoviridis (Anzi) Lettau – на затінених вапняках у вологих умовах (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

B. rosella (Pers.) De Not. – відомий з кори широколистяних порід дерев родів *Acer*, *Quercus* (хр. Кок-Кая та в околицях заповідника г. Чукур-Кая) на корі *Quercus*. Дуже рідко.

B. rubella (Hoffm.) A. Massal. (рис. 2.1) – на корі широколистяних порід дерев (хр. Кок-Кая, г. Свята). Спорадично.

LECANIA aff. **atrynoides** Knowles – на лавах та туфобрекчіях в супралітторальній зоні (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

#**L. erysibe** (Ach.) Mudd. – на вапняках (хр. Сюрю-Кая) (Копачевская, 1984, 1986).

L. inundata (Hepp ex Körber) M. Mayrhofer – на помірно затінених вапняках (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

***L. fuscella** (Schaer.) A. Massal. – на корі *Pyrus* (окол. заповідника г. Чукур-Кая). Дуже рідко.

L. nylanderiana A. Massal. – на затінених прямовисних вапнякових поверхнях (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

L. turicensis (Hepp.) Müll. Arg. – на освітлених вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

#**RAMALINA baltica** Lettau – на корі *Juniperus excelsa* (хр. Карагач) (Копачевская, 1984).

R. calicaris (L.) Fr. – на корі *Quercus* та *Pyrus* (хр. Кок-Кая, Туманова Балка, хр. Хоба-Тепе, г. Свята). Спорадично.

R. canariensis Steiner – на корі хвойних порід дерев (Червона книга, 2009; Окснер, 2010). Зрідка.

***R. capitata** (Ach.) Nyl. – на силікатних породах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, хр. Кок-Кая, г. Малий Карадаг). Спорадично.

R. farinacea (L.) Ach. (рис. 2.6) – на корі *Quercus* та *Pyrus* (хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая, хр. Кок-Кая, Туманова Балка, г. Свята). Часто.

R. fastigiata (Pers.) Ach. – на корі *Quercus*, *Malus* (г. Верблюд, Туманова Балка, окол. джерела Лягушка). Зрідка.

R. fraxinea (L.) Ach. – на корі *Crataegus*, *Pistacia*, *Pyrus*, *Quercus* (г. Верблюд, г. Свята, хр. Хоба-Тепе, ур. Монастирчик). Спорадично.

R. pollinaria (Westr.) Ach. – на корі *Acer* та чагарниках (г. Свята, хр. Сюрю-Кая, хр. Кок-Кая, Туманова балка), а також на силікатних відслоненнях (хр. Карагач, хр. Кок-Кая, г. Малий Карадаг). Часто.

R. polymorpha (Liljebl.) Ach. s.l. – на силікатних скелях (г. Свята, ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, Кузьмичов камінь). Часто.

R. pontica Vezda – на прямовисних силікатних скелях (хр. Карагач, г. Малий Карадаг). Зрідка. Зникаючий ендемічний вид, занесений до Червоної книги України (Червона книга ..., 2009).

R. subfarinacea (Cromb.) Nyl. – на прямовисних силікатних скелях (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

TONINIA episema (Nyl.) Timdal – на сланях *Aspicila calcarea*, що зростають на вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

T. mesoidea (Nyl.) Zahlbr. – на експонованих силікатних скелях (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

T. cinereovirens (Schaer.) A. Massal. – на силікатних скелях в ксеротичних умовах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

T. sedifolia (Scop.) Timdal (= *T. coeruleonigricans* (Lightf.) Th. Fr.) – на ґрунті між вапняковими поверхнями (хр. Карагач, г. Свята, хр. Беш-Таш, ск. Зуб, г. Малий Карадаг, хр. Балали-Кая, ур. Монастирчик). Спорадично.

T. tristis (Th. Fr.) Th. Fr. – на прямовисних вапнякових поверхнях (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

T. tumidula (Sm.) Zahlbr. – в тріщинах вапнякових скель (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Scoliciosporaceae

SCOLICIOSPORUM chlorococcum (Stenh.) Vezda – на корі *Fraxinus*, *Malus* (г. Свята, окол. джерела Лягушка). Зрідка.

S. umbrinum (Ach.) Arnold – на силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, г. Свята). Часто.

Stereocaulaceae

LEPRARIA diffusa (J.R. Laundon) Kukwa (= *Leproloma diffusum* J.R. Laundon) – в тріщинах вапнякових та силікатних скель з вмістом карбонатів (хр. Карагач). Зрідка.

L. incana (L.) Ach. – при основі силікатних скель в затінених умовах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

L. lobificans Nyl. – на епіфітних мохах (г. Свята), а також на вапняках та силікатних скелях (хр. Беш-Таш, хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

***L. membranacea** (Dicks.) Vain. (= *Leproloma membranaceum* (Dicks.) Vain.) – на щербенистому ґрунті (окол. джерела Лягушка) та на силікатних породах у затінку (хр. Хоба-тепе). Дуже рідко.

L. nivalis Laundon – в тріщинах вапнякових та силікатних скель з вмістом карбонатів (хр. Карагач, хр. Беш-Таш). Часто.

L. vouauxii (Hue) R.C. Harris (= *Leproloma vouauxii* (Hue) J.R. Laundon) – на корі дерев – *Carpinus* (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

SQUAMARINA cartilaginea (With.) P. James (рис. 4.6) – в тріщинах вапнякових скель (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая, ур. Монастирчик, окол. джерела Лягушка). Спорадично. Рідкісний вид, занесений до Червоної книги України (Червона книга ..., 2009).

S. gypsacea (Sm.) Poelt – в тріщинах вапнякових скель (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

S. stella-petrea Poelt – на освітлених вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

Peltigerales

Collemataceae

COLLEMA cristatum (L.) F. Weber ex F.H. Wigg. – на освітлених вапняках (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая). Часто.

***C. flaccidum** (Ach.) Ach. (= *C. rupestre* (Sw.) Rabenh.) – при основі скель та в їх тріщинах (хр. Карагач), а також на щербенистому ґрунті (окол. джерела Лягушка). Дуже рідко.

C. subflaccidum Degel. – на корі *Quercus pubescens* (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. tenax (Swartz) Ach. em. Degel. – на ґрунті (хр. Беш-Таш, хр. Балали-Кая). Часто.

C. undulatum Laurer ex Flot. – на вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Рідко.

***LEPTOGIUM teretiusculum** (Flörke) Arnold – на вапнякових відслоненнях (хр. Беш-Таш, ск. Зуб). Спорадично.

Lobariaceae

#**LOBARIA pulmonaria** (L.) Hoffm. – на *Quercus* (г. Свята) (Копачевская, 1984). Знахідка Є.Г. Копачевської є єдиною для заповідника. Можливо, вид пропускається дослідниками. Під час наших досліджень також виявлений не був. Дуже вразливий гірський вид, занесений до Червоної книги України (Червона книга... 2009).

Peltigeraceae

PELTIGERA canina (L.) Willd. (рис. 3.2) – на ґрунті (г. Свята, хр. Карагач).

P. rufescens (Weis) Humb. – на ґрунті (хр. Карагач, хр. Лобовий, хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

P. praetextata (Florke ex Sommerf.) Zopf – на ґрунті (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Placynthiaceae

PLACYNTHIUM nigrum (Huds.) S.O. Gray – на помірно затінених вапняках (хр. Беш-Таш, окол. джерела Лягушка). Зрідка.

Teloschistales

Physciaceae (syn. Caliciaceae)

AMANDINEA punctata (Hoffm.) Coppins & Scheid. (= *Betulus punctata* (Hoffm.) A. Massal.) – на корі молодих дерев *Quercus pubescens*, *Carpinus*, *Pistacia* та ін. (в межах хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Звичайно.

ANAPTYCHIA ciliaris (L.) Körber ex A. Massal. – в лісових угрупованнях на корі *Acer*, *Juniperus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Pistacia*. Звичайно. На затінених силікатних та вапнякових скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, г. Свята). Зрідка.

A. mereschkowskii (Tomin) Kulakov (= *Anaptychia desertorum* auct.) – на експонованих силікатних та вапнякових скелях (хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая, Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

A. setifera (Mereschk.) Rasanen – на силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Дуже рідко.

ANEMA sp. – на вапнякових камінцях (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

BUELLIA badia (Fr.) A. Massal. – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач). Зрідка. На осадових породах з наносами ґрунту (окол. джерела Лягушка). Дуже рідко.

B. griseovirens (Turner & Borrer ex Sm.) Almb. – на корі широколистяних порід дерев (*Carpinus*) (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

B. nivalis (Bagl. & Carestia) Hertel – на сланях *Xanthoria* та *Caloplaca*, що зростають поверх вапнякових скель (г. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

B. porphyrica (Arnold) Mong – на силікатних відслоненнях в зоні ксеричної супраліторалі (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Наводився для г. Верблюд (Копачевская, 1984, 1986). Спорадично.

B. sequax (Nyl.) Zahlbr. – на силікатних камінцях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

B. stellulata (Taylor) Mudd – на вулканічних гірських породах в освітлених умовах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

B. subdisciformis (Leighton) Vainio – на вулканічних гірських породах в ксеротичних умовах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

#**CALICIUM abietinum** Pers. – на сухому пні (г. Свята) (Копачевская, 1984, 1986).

***C. salicinum** Pers. (рис. 4.1) – на трухлявому пні (г. Свята). Дуже рідко.

DIPLOICIA canescens (Dicks.) A. Massal. – на затінених вапняках та корі *Juniperus excelsa* (Туманова балка), а також вулканічних відслоненнях (хр. Магнітний). Спорадично.

DIPLOTOMMA alboatrum (Hoffm.) Flot. – на корі *Juniperus excelsa* (хр. Карагач, Кузьмичов камінь). Звичайно.

D. hedinii (H. Magn.) P. Clerc & Cl. Roux. (= *D. epipolium* auct.) – на освітлених вапняках, рідше на вулканічних гірських породах з вмістом карбонатів (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, г. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Звичайно. Наводився для г. Верблюд (Копачевская, 1984, 1986).

- ***D. venustum** (Körb.) Körb. (рис. 4.3) – на вапняках (хр. Беш-Таш, ск. Зуб). Дуже рідко.
- HYPERPHYSCIA adglutinata** (Flörke) H. Mayrhofer & Poelt – на затінених вапняках та корі *Juniperus*, *Quercus*, *Pistacia* (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.
- PHAEOPHYSCIA orbicularis** (Neck.) Moberg – на помірно затінених вапняках та корі (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Часто.
- Ph. endococcina** (Koeber) Moberg – на силікатних скелях (хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.
- Ph. sciastra** (Ach.) Moberg – на чагарниках (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.
- PHYSCIA adscendens** (Fr.) H. Olivier – на вапняках та корі листяних дерев (хр. Беш-Таш). Звичайно.
- Ph. aipolia** (Ehrh. ex Humb.) Furnr. – на корі *Pistacia*, *Quercus*, *Acer* (г. Свята, хр. Карагач). Зрідка.
- Ph. caesia** (Hoffm.) Furnr. – на вапнякових скелях (хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш) та вулканічних відслоненнях (хр. Хоба-Тепе). Зрідка.
- Ph. dimidiata** (Arnold) Nyl. – на силікатних скелях в нітрофільних умовах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Часто.
- Ph. semipinnata** (J.F. Gmel.) Moberg – на гілочках чагарників (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.
- P. tenella** (Scop.) DC. – на корі *Pistacia mutica*, а також на вулканічних відслоненнях. Зрідка.
- PHYSCONIA distorta** (With.) J.R. Laundon (= *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Hampe, *Physconia pulverulacea* Moberg) – на корі *Quercus* та *Pistacia* (хр. Карагач, Туманова балка, хр. Сюрю-Кая). Звичайно.
- P. enteroxantha** (Nyl.) Poelt – на корі *Quercus pubescens* (Ходосовцев, 2003). Часто.
- P. grisea** (Lam.) Poelt – на помірно затінених осадових породах та корі *Quercus pubescens* (хр. Кок-Кая, хр. Беш-Таш). Дуже рідко.
- P. peresidiosa** (Erischsen) Moberg – на корі *Acer*, *Carpinus* (г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Часто.
- RINODINA bischoffii** (Hepp) A. Massal. – на помірно затінених вапняках та вапнякових камінцях (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая). Зрідка.
- R. calcarea** (Arnold) Arnold – на освітлених вапняках (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.
- ***R. exigua** (Ach.) Gray – на корі *Pistacia* (хр. Карагач). Дуже рідко.
- R. gennarii** Bagl. – на силікатних скелях (ск. Левінсона-Лесінга), а також на корі *Pistacia* (хр. Любовий). Часто.
- R. immersa** (Körber) Zahlbr. – на освітлених вапняках у збіднених на лишайники угрупованнях (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Часто.
- ***R. lecanorina** (A. Massal.) A. Massal. (рис. 4.5) – на вапняках (хр. Беш-Таш). Зрідка.
- R. milvina** (Wahlenb.) Th. Fr. – на затінених силікатних скелях (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.
- R. oxydata** (A. Massal.) A. Massal. – на зволжених силікатних скелях (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.
- R. pyrina** (Ach.) Arnold – на гілочках *Pistacia*, *Malus*, *Rosa* (окол. джерела Лягушка, хр. Магнітний, г. Свята, хр. Любовий). Спорадично.
- ***R. sophodes** (Ach.) A. Massal. – на гілочках *Pistacia*, *Malus*, *Rosa* (окол. джерела Лягушка, хр. Магнітний, г. Свята, хр. Любовий). Зрідка.

R. teichophila (Nyl.) Arnold – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

RINODINELLA controversa (A. Massal.) H. Mayrhofer & Poelt – на помірно затінених вапняках (г. Сюрю-Кая) (Копачевская, 1984, 1986; Ходосовцев, 2003). Зрідка.

TORNABEA scutellifera (With.) J.R. Laundon (= *Tornabenia atlantica* (Ach.) Kurok.) (рис. 4.7) – на корі *Juniperus*, гілках *Pistacia* та вулканічних породах (хр. Карагач, хр. Беш-Таш, ск. Зуб). Спорадично. Рідкісний вид, занесений до Червоної книги України (Червона книга... 2009).

Teloschistaceae

CALOPLACA aegatica Giralt, Nimis & Poelt – на корі *Juniperus excelsa* (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2002). Спорадично.

C. alociza (A. Massal.) Mig. – на освітлених вапняках, в бідних лишайниками угрупованнях (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Часто.

C. aractina (Fr.) Nägérn (= *C. viridirufa* (Ach.) Zahlbr.) – на вулканічних гірських породах поблизу узбережжя (хр. Карагач, ск. Левінсона-Лесінга, хр. Хоба-Тепе). Часто.

C. atroflava (Turner) Mong. – при основі силікатних скель та камінцях (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2002). Зрідка.

C. aurantia (Pers.) J. Steiner – на помірно затінених та освітлених вапняках, в нітрофільних умовах (хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик, окол. заповідника г. Чукур-Кая). Звичайно.

***C. biatorina** (Trevis.) J. Steiner – на помірно затінених та освітлених вапняках (ур. Монастирчик, окол. заповідника г. Чукур-Кая). Дуже рідко.

C. cerinella (Nyl.) Flagey – на тонких гілочках широколистяних порід дерев (*Acer*, *Pistacia*), іноді (хр. Сюрю-Кая, біля будівлі адміністрації заповідника) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. cerinoides (Anzi) Jatta – на туфобрекчіях (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2002). Дуже рідко.

C. chalybaea (Fr.) Müll. Arg. – на освітлених вапняках (хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. chlorina (Flot.) H. Olivier – на вулканічних гірських породах (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003; Šoun et al., 2011). Зрідка.

C. chrysodeta (Vain. ex Räsänen) Domdr. (= *Leproplaca chrysodeta* (Vain. ex Räsänen) J.R. Laundon) – на затінених та зволжених прямовисних вапнякових та слабокарбонатних силікатних скелях (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

C. citrina (Hoffm.) Th. Fr. s. lat. – на затінених вапняках та антропогенних кам'янистих субстратах (хр. Карагач, Туманова балка). Часто.

C. communis Vondrák, Říha, Arup & Söchting (= *C. microthallina* auct.) – на силікатних скелях поблизу моря (Vondrák et al., 2009).

C. coronata (Krempelh. ex Körber) J. Steiner – на сланях епілітних кальцефільних лишайників (хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш, окол. джерела Лягушка). Зрідка.

C. crenularia (With.) J.R. Laundon (= *C. festiva* (Th. Fr.) Zw.) – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, Кузьмичов камінь, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Спорадично. Наводився з Карагача та хр. Малий Карадаг (Копачевская, 1984, 1986; Оксер, Кондратюк, 1993).

C. crenulatella (Nyl.) H. Olivier – на вапнякових та силікатних скелях (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Беш-Таш, ск. Зуб, хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

C. dichroa Arup – на вапнякових відслоненнях (заповідник та його околиці поблизу Коктебеля) (Vondrák et al., 2009). Трапляння не наводиться.

C. ferruginea (Huds.) Th. Fr. – на корі *Quercus* та *Pistacia* в ксеротичних умовах (наприклад, хр. Балали-Кая). Часто.

C. ferrari (Bagl.) Jatta – на слабо-карбонатних скелях та вапняках (хр. Карагач, Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. flavescens (Huds.) J. R. Laundon – часто на помірно затінених та освітлених вапняках (хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик, хр. Балали-Кая), зрідка на вулканічних гірських породах (г. Свята, хр. Карагач).

C. fuscoatroides J. Steiner – на експонованих вулканічних гірських породах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе) та осадових породах (хр. Кок-Кая). Зрідка.

C. haematites (Chaub. ex St.-Amans) Zwackh – на корі *Juniperus* (г. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка. Також наводився з окол. Коктебеля (Окснер, Кондратюк, 1993).

C. glomerata Arup – на вапняках (г. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. grimmiae (Nyl.) H. Olivier – на сланях *Candelariella vitellina*, що зростають на силікатних скелях (Малий Карадаг, хр. Хоба-Тепе, хр. Карагач, Кузьмичове каміння). Зрідка.

C. inconnexa (Nyl.) Zahlbr. – на сланях *Acarospora cervina*, *Circinaria calcarea*, *C. caesiocinera* (хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш, хр. Балали-Кая, хр. Магнітний, ур. Монастирчик, окол. заповідника г. Чукур-Кая). Спорадично.

C. karadagensis Khodos. & S. Kondr. – на вулканічних скелях (Khodosovtsev et al., 2002). Дуже рідко.

C. lactea (A. Massal.) Zahlbr. s. lat. – на помірно затінених вапняках (г. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. holocarpa (Ach.) A.E. Wade s. str. (= *C. lithophila* H. Magn.) – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

C. lobulata (Florke) Hellbom – на гілочках *Pistacia*, *Quercus*, *Acer* (поряд з будівлею адміністрації заповідника) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. lacteoides Nav.-Ros. & Hladun – на вапняках (г. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

C. marmorata (Bagl.) Jatta – на освітлених вапняках (г. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003; Vondrak et al., 2011). Часто.

C. neotaurica Vondrák, Khodosovtsev, Arup & Søchting (= *Caloplaca scotoplaca* auct.) на силікатних відслоненнях (Vondrák et al., 2012). Трапляння не наводиться.

C. polycarpa (A. Massal.) Zahlbr. – на сланях *Verrucaria* sp., *Bagliettoa* sp. (хр. Беш-Таш, г. Свята). Зрідка.

C. pyracea (Ach.) Th. Fr. (= *C. holocarpa* auct., *C. cerinelloides* auct. pro parte) – на корі запиленних дерев (поряд з будівлею дирекції заповідника, хр. Карагач, Чортові сходи, хр. Хоба-Тепе, г. Свята). Спорадично.

C. saxicola (Hoffm.) Nordin s. lat. (= *C. tegularis* auct.) – на помірно затінених та освітлених вапняках (хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик, хр. Сюрю-Кая, Туманова балка) та породах вулканічного походження (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Магнітний, г. Малий Карадаг, хр. Кок-Кая, г. Свята). Звичайно.

C. subochracea (Wedd.) Werner – на затінених прямовисних вапнякових скелях (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. teicholyta (Ach.) J. Steiner – на вулканічних та осадових гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Сюрю-Кая). Спорадично.

C. thallincola (Wedd.) Du Rietz – на приморських силікатних скелях (ск. Левінсона-Лесінга) (Окснер, Кондратюк, 1993; Ходосовцев, 2002, 2003). Зрідка.

C. transcaspica (Nyl.) Zahlbr. – на експонованих вапнякових скелях (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. variabilis (Pers.) Müll. Arg. – на освітлених вапняках (хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш, ск. Зуб) (Ходосовцев, 2003). Звичайно. Наводився для хр. Сюрю-Кая (Копачевская, 1984, 1986; Окснер, Кондратюк, 1993).

C. velana (A. Massal) Du Rietz (= *C. dolomiticola* (Arnold) Blomb. & Forssell.) – на освітлених вапняках (хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

C. xantholyta (Nyl.) Jatta (= *Leproplaca xantholyta* (Nyl.) Nyl.) – на затієних прямовисних вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

C. xerica Poelt & Vežda – на експонованих силікатних скелях (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2002, 2003). Зрідка.

C. ulcerosa Soppins & James – на корі *Quercus pubescens* (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

***FULGENSIA bracteata** (Hoffm.) Räsänen – на вапнякових відслоненнях (хр. Балали-Кая, хр. Беш-Таш, ск. Зуб). Дуже рідко.

F. fulgens (Sw.) Elenkin – на прошарках ґрунту між вапняками (г. Свята, хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик). Зрідка.

***F. cf. fulgida** (Nyl.) Szatala (рис. 3.3) – на прошарках ґрунту між вапняками (ур. Монастирчик). Дуже рідко.

F. subbracteata (Nyl.) Poelt – на ґрунті на епігейних мохах (хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик). Зрідка.

MASSJUKIELLA polycarpa (Hoffm.) N.M. Fedorenko, S. Stenroos, A. Thell, I. Kärnefelt, J.A. Elix, J.-S. Hur, S.Y. Kondratyuk – на корі *Pistacia mutica*, *Malus domestica*, *Rosa canina* (Туманова балка, хр. Магнітний, хр. Любовий). Спорадично.

RUSAVSKIA papillifera (Vain.) S.Y. Kondr. & Kärnefelt – на вапняках (хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш, окол. джерела Лягушка). Зрідка.

XANTHORIA calcicola Oxner – на освітлених скелях вулканічного та осадового походження (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, хр. Кок-Кая, г. Малий Крадаг, окол. джерела Лягушка, хр. Балали-Кая, хр. Сюрю-Кая). Звичайно.

X. mediterranea Giralt, Nimis & Poelt – на експонованих вапняках (хр. Беш-Таш) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

X. parietina (L.) Th. Fr. – на корі *Quercus*, *Pistacia*, *Prunus* та *Juniperus* (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе, г. Свята, хр. Беш-Таш, г. Верблюд, Туманова балка, хр. Любовий, Біостанція). Звичайно.

Lecanoromycetidae families incertae sedis

Fuscideaceae

FUSCIDEA lygaea (Ach.) V. Wirth & Vežda – при основі силікатних скель у затієних умовах (хр. Карагач). Дуже рідко.

Lecideaceae (= Porpidiaceae)

BELLEMEREIA cupreolata (Nyl.) Clauzade & Cl. Roux. – на експонованих вулканічних гірських породах (хр. Хоба-Тепе) (Ходосовцев, 2003). Спорадично.

***CLAUZADEA** sp. – на щєбеністому ґрунті (ур. Монастирчик). Дуже рідко.

LECIDEA cf. **confluens** (F. Weber.) Ach. – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга). Зрідка.

***L. crustulata** (Ach.) Hertel et Knoph – на вулканічних відслоненнях (хр. Карагач). Дуже рідко.

L. fuscoatra (L.) Ach. – на вулканічних гірських породах в освітлених умовах (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Звичайно.

ROMJULARIA lurida (Ach.) Timdal (= *Psora lurida* (Dill.) DC.) – в тріщинах вапнякових скель (г. Зуб, хр. Беш-Таш), г. Сюрю-Кая, г. Свята) (Окснер, 1968; Копачевская, 1984, 1986). Спорадично.

Ophioparmaceae

HYPOCENOMYCE prestabilis (Nyl.) Timdal – на корі *Pinus* (Туманова балка) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

Rhizocarpaceae

RHIZOCARPON distinctum Th. Fr. – на силікатних скелях (хр. Карагач, хр. Хоба-Тепе). Звичайно.

R. geographicum (L.) DC. Ar. Lam. & DC. – на силікатних скелях (хр. Хоба-Тепе, хр. Карагач, г. Малий Карадаг, Кузьмичов камінь, хр. Кок-Кая, г. Свята). Звичайно.

R. reductum Th. Fr. (= *R. obscuratum* auct.) – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003) та вапняках (хр. Беш-Таш). Зрідка.

R. polycarpon (Неер) Th. Fr. – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Lecanoromycetes orders incertae sedis

Candelariales

Candelariaceae

CANDELARIELLA aurella (Hoffm.) Zahlbr. – на вапняках та туфобрекчіях (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, хр. Беш-Таш, хр. Сюрю-Кая, ск. Зуб). Звичайно.

C. coralliza (Nyl.) H. Magn. (рис. 1.2) – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач, г. Малий Карадаг). Зрідка.

C. medians (Nyl.) A.L. Sm. – на експонованих вапняках в нітрофільних умовах (хр. Беш-Таш) та на вулканічних породах (хр. Магнітний, г. Малий Карадаг, хр. Хоба-Тепе). Зрідка.

C. oleaginescens Rondon – на бетонованих спорудах в зоні ксеричної супраліторалі (Ходосовцев, 2003, 2005). Зрідка.

***C. efflorescens** R.C. Harris & W.R. Buck – на корі *Malus* (окол. джерела Лягушка). Зрідка.

C. rhodax Poelt & Vězda – на помірно затінених вапняках та слабо-карбонатних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Сюрю-Кая, хр. Беш-Таш). Зрідка.

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. – на вулканічних гірських породах (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Карагач, Кузьмичов камінь, хр. Хоба-Тепе, г. Свята) та на осадових породах (хр. Кок-Кая, хр. Беш-Таш, ур. Монастирчик). Звичайно.

C. xanthostigma (Ach.) Lettau – на корі *Quercus*, *Acer*, *Fraxinus*, *Carpinus* (Туманова балка, хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2003, 2005). Часто.

Umbilicariales

Umbilicariaceae

#**LASALLIA pustulata** (L.) Hoffm. (= *Umbilicaria pustulata* (L.) Merat.) – на вулканічних гірських породах (на вершині г. Свята) (Ходосовцев, 2003). Лишайник занесений до Червоної книги України, III категорія охорони (Червона книга...

2009). Зрідка. Під час наших досліджень виявлений не був, можливо пропущений.

UMBILICARIA grisea Hoffm. (= *U. murina* (Ach.) DC.) – на вулканічних гірських породах (хр. Карагач, г. Свята, хр. Кок-Кая, г. Малий Карадаг). Спорадично.

***U. hirsuta** (Sw. ex Westr.) Ach. – на силікатних скелях (хр. Карагач, поряд із ск. Іван-Розбійник). Дуже рідко.

U. polyphylla (L.) Baumg. – на силікатних скелях (хр. Карагач, г. Свята, хр. Кок-Кая, хр. Хоба-Тепе). Зрідка.

Lecanoromycetes genera incertae sedis

LEPROCAULON microscopicum (Vill.) Gams ex D. Hawksw. (рис. 1.5) – на сухій деревині *Juniperus excelsa*, *Quercus pubescens* та в тріщинах силікатних скель (хр. Хоба-Тепе). Спорадично.

Lichinomycetes

Lichinales

Lichinaceae

THALLINOCARPON nigritellum (Lettau) P.M. Jørg. (= *Gonohymenia nigrithella* (Lettau) Henssen) – на вулканічних гірських породах, в місцях з тимчасовими водостоками (ск. Левінсона-Лесінга, хр. Сюрю-Кая) (Ходосовцев, 2002, 2003). Спорадично.

LICHINELLA cribellifera P.P. Moreno & Egea на кам'янистих відслоненнях (г. Свята) (Khodosovtsev et al., 2007). Трапляння не наводиться.

L. stipatula Nyl. – в тріщинах силікатних скель в ксеротичних умовах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

***PECCANIA coralloides** (A. Massal.) A. Massal. – на вапнякових відслоненнях (хр. Беш-Таш, хр. Балали-Кая, ур. Монастирчик). Зрідка.

PSOROTICHIA taurica (Nyl.) Vainio – на вулканічних гірських породах в місцях тимчасових водостоків в зоні ксеричної супраліторалі (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

SYNALISSA ramulosa (Bernh.) Körb. (= *S. symphorea* auct.) (рис. 3.6) – на прямовисних вапнякових скелях та як виключення на вулканічних (г. Малий Карадаг, хр. Беш-Таш, ск. Зуб, хр. Сюрю-Кая). Зрідка.

#**THYREA confusa** Henssen (= *T. pulvinata* (Schaer.) A. Massal.) – на вапняках (Копачевская, 1984, 1986).

Peltulaceae

PELTULA euploca (Ach.) Poelt – на вулканічних гірських породах в ксеротичних умовах (ск. Левінсона-Лесінга) (Ходосовцев, 2003). Дуже рідко.

Ascomycota, families incertae sedis

Xanthopyreniaceae

COLLEMOPSISIDIUM halodytes (Nyl.) Grube & B.D. Ryan (= *Pyrenocollema halodytes* (Nyl.) R.C. Harris) – у нижній частині пірсу (супраліторальна зона) (Ходосовцев, 2003). Зрідка.

Література

- Безнис Н.Г., Копачевская Е.Г. Лишайники Карадагского государственного заповедника // Труды V съезда Укр. ботан. об-ва. – Киев. – 1982. – С. 333.
- Заповідники і національні природні парки України / [Т. Андрієнко та ін.]. Мінекобезпеки України. К:Вища шк., 1999. – 232 с.
- Копачевская Е.Г. Лишайники // Летопись природы. – Карадаг. – 1984. – Т. 1. – С. 165 – 174.
- Копачевская Е.Г. Лихенофлора Крыма и ее анализ. – К.: Наук. думка, 1986. – 296 с.
- Окснер А.М. Флора лишайников Украины. – К.: Вид-во АН УРСР. – 1956. – Т. 1. – 495 с.
- Окснер А.М. Флора лишайников Украины. – К.: Вид-во АН УРСР. – 1968. – Т. 2, вып. 1. – 500 с.
- Окснер А.М. Определитель лишайников СССР. Вып. 2: Морфология, систематика и географическое распространение. – Л.: Наука. – 1974. – 284 с.
- Окснер А.М. Флора лишайников Украины. – К.: Наук. думка. – 1993. – Т. 2, вып. 2. – 544 с.
- Окснер А.М. Флора лишайников Украины. – К.: Наук. думка. – 2010. – Т. 2, вып. 3. – 662 с.
- Окснер А.М., Кондратюк С.Я. Рід *Caloplaca* Th. Fr. // Флора лишайников Украины. – К.: Наук. думка. – 1993. – Т. 2, вып. 2. – С. 390 – 490.
- Окснер А.М. Копачевська Е.Г. Про *Roccella fucoides* (Neck.) Vain., знайдену у Криму // Укр. ботан. журн. – 1959. – Т. 16. – № 1. – С. 101 – 105.
- Разумовский С.Н. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. – 1981. – 231 с.
- Тарасова О.Д., Толтышева Т.Ю. К изучению лишайников можжевеловых лесов Крыма // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. – 1978. – № 4. – С. 27 – 31.
- Ходосовцев О.Е. Нові та маловідомі в Україні види лишайників // Укр. ботан. журн. – 1995. – Т. 52. – № 4. – С. 501 – 505.
- Ходосовцев О.Е. Нові для України види роду *Caloplaca* Th.Fr. (Teloschistaceae) // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58. – № 4. – С. 460 – 465.
- Ходосовцев О.Е. Нові та рідкісні для України види роду *Caloplaca* Th. Fr. (Teloschistaceae) // Укр. ботан. журн. – 2002. – Т. 59. – № 3. – С. 321 – 329.
- Ходосовцев О.Е. *Absconditella* Vezda (*Ostropales*) та *Gonohymenia* J. Steiner (*Lichinales*) – нові роди для ліхенофлори Кримського півострова // Укр. ботан. журн. – 2002. – Т. 59. – № 5. – С. 612 – 615.
- Ходосовцев О.Е. Анотований список лишайників Карадазького природного заповідника // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». – 2003. – Т. 5. – С. 31 – 43.
- Ходосовцев О.Е. Нові для України та Криму види лишайників з силікатних відслонень // Укр. ботан. журн. – 2003. – Т. 60. – № 1. – С. 70 – 78.
- Ходосовцев А.Е. Род *Candelariella* (Candelariaceae, Lecanorales) юга Украины // Новости систематики низших растений. – 2005. – Т. 39. – С. 82 – 96.
- Ходосовцев О.Е. Різноманіття лишайників природних заповідників Кримського півострова // Заповідники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование. Мат-лы III научной конф. (22 апреля 2005 г., Симферополь, Крым). Ч.1. География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. – Симферополь: КРА «Экология и мир», 2005. – С. 285 – 292.
- Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
- Aptroot A. Lichens as an indicator of climate and global change // Climate change: observed impacts on planet Earth (Ed. by T.M. Letcher). – Amsterdam: Elsevier Publ., 2009. – P. 401 – 408.
- Insarov G.E. Epiphytic Montane Lichens Exposed to Background Air Pollution and Climate Change: Monitoring and Conservation Aspects // International Journal of Ecology and Environmental Sciences. – 2010. – V. 36. – № 1. – P. 29 – 35.
- Fedorenko N.M., Stenroos S., Thell A., Kärnefelt I., Elix J.A., Hur J.-S., Kondratyuk S.Y. Molecular phylogeny of xanthoroid lichens (Teloschistaceae, Ascomycota), with notes on their morphology // Bibliotheca Lichenologica. – 2012. – V. 108. – P. 45 – 64.
- Khodosovtsev A., Kondratyuk S. Ya., Kärnefelt I. Two new species *Caloplaca* from Crimean peninsula // Укр. ботан. журн. – 2003. – Т. 60. – № 3. – С. 293 – 297.

Khodosovtsev A., Vondrák J., Šoun J. New lichenized and lichenicolous fungi for the Crimean peninsula (Ukraine) // *Chornomors'k. bot. z.* – 2007. – V. 3. – № 2. – P. 109–118.

Kondratyuk S. Ya., Kärnefelt I. Revision of three natural groups of xanthorioid lichens (Teloschistaceae, Ascomycota) // *Укр. ботан. журн.* – 2003. – Т. 60. – № 4. – С. 427–437.

Kondratyuk S. Ya., Coppins B., Khodosovtsev A. Ye., Wolseley P., Zelenko S. D. New for Crimea and Ukraine species of the lichens // *Укр. ботан. журн.* – 2001. – Т. 58. – № 6. – С. 716–722.

Kondratyuk S. Ya., Khodosovtsev A. Ye., Zelenko S. D. The second checklist of lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. – Kiev: Phytosociocentre. – 1998. – 180 p.

Vondrák J., Řiha P., Arup U., Šochting U. The taxonomy of the *Caloplaca citrina* group (Teloschistaceae) in the Black Sea region; with contributions to the cryptic species concept in lichenology // *The Lichenologist.* – 2009. – V. 41. – № 6. – P. 571–604.

Vondrák J., Šoun J., Vondráková O., Fryday A. M., Khodosovtsev A., Davydov E. A. Absence of anthraquinone pigments is paraphyletic and a phylogenetically unreliable character in the Teloschistaceae // *The Lichenologist.* – 2012. – V. 44. – № 3. – P. 401–418.

Vondrák J., Řiha P., Redchenko O., Vondráková O., Hrouzek P., Khodosovtsev A. The *Caloplaca crenulatella* species complex; its intricate taxonomy and description of a new species // *The Lichenologist.* – 2011. – V. 43. – № 5. – P. 467–481.

Ілюстрований конспект лишайників и ліхенофільних грибів Карадагського природного заповідника. Войцехович А.А., Надеина О.В., Кондратюк С.Я., Ходосовцев А.Е. На території Карадагського природного заповідника зустрічаються 346 видів лишайників, належачих к 113 родам, 43 семействам, 15 порядкам и 5 класам: Arthoniomycetes, Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Lecanoromycetes и Lichinomycetes. 28 видів для заповідника приводяться вперше .

Ключевые слова: лишайники, ліхенофільные гриби, Карадагский природный заповедник.

Illustrated compendium of lichens and lichenophylic fungi of the Karadag Nature Reserve. Voitsekhovych A.O., Nadeina O.V., Kondratyuk S.Ya., Khodosovtsev A.Ye. At the territory of the Karadag Nature Reserve there are 346 species of lichens belonging to 113 genera, 43 families, 15 orders and 5 classes: Arthoniomycetes, Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Lecanoromycetes, and Lichinomycetes. 28 species are found at the reserve for the first time.

Key words: Lichens, Lichenophylic Fungi, Karadag Nature Reserve.

*Л.П. Миронова*¹, канд. биол. наук, зав. лаб.; *В.В. Фатерыга*¹, канд. биол. наук, науч. сотр.
**ФЛОРА КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА
(СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ)**

Охарактеризовано современное состояние флоры Карадагского природного заповедника. Представлен список сосудистых растений, отражающий номенклатурно-таксономические изменения и новые данные, полученные за 10-летний период (2003–2013 гг.). В настоящее время список флоры заповедника насчитывает 1165 видов и подвидов, относящихся к 478 родам и 95 семействам, в их числе 49 интродуцентов и адвентивных видов. С учётом последних сводок о раритетности видов на Карадаге зарегистрировано 230 таксонов редких и особо охраняемых сосудистых растений крымской флоры, т. е. около 20% всего флористического разнообразия заповедника, большинство из которых имеют одновременно несколько статусов охраны. Во флоре заповедника выявлено 31 вид и подвид эндемичных растений, что составляет 29% от числа эндемов Крыма и около 3% флоры заповедника. Обозначены перспективы проведения флористических исследований на территории Карадагского природного заповедника.

Ключевые слова: флористический список, сосудистые растения, флора, таксон, редкие виды, эндемы, Карадагский природный заповедник, Крым.

Изучение разнообразия сосудистых растений, главнейших продуцентов органического вещества и основы пирамиды жизни на нашей планете, традиционно входит в число наиболее приоритетных исследований в заповедниках. Полный конспект флоры заповедника является, как правило, начальной базой для проведения различных ботанических исследований, постановки флористического мониторинга, оптимизации режима охраны на заповедной территории. Состав флоры, будучи весьма информативным компонентом растительного покрова, динамичен, поэтому любой, даже самый полный флористический список требует периодической ревизии, т. е. пересмотра в соответствии с результатами инвентаризационных работ и данными, полученными в свете новейших исследований в области флористики и систематики. С признанием молекулярно-филогенетических методов систематики, основанных на применении ПЦР и новых подходах в оценке родства таксонов, преимущественно описательный и частично интуитивный характер исследований ботаников в прошлом становится в настоящее время более объективным и приближает систематику к точным наукам (Ена, 2012).

Растительный покров Карадагского природного заповедника (КаПриЗ) характеризуется высокой фитоценотической и флористической насыщенностью, что обусловлено спецификой и разнообразием природных условий, наличием широкого спектра экосистем на сравнительно небольшой территории (Миронова, Нухимовская, 2001). Согласно физико-географическому районированию, территория заповедника относится к горной стране Крымские горы, областям Главной горно-лугово-лесной гряды и Крымской южнобережной субсредиземноморской (Миронова та ін., 2012).

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

Информация о сосудистых растениях Карадага и его окрестностей появилась в литературе ещё в первой половине прошлого века (Миронова, Каменских, 1995). До организации заповедника этот регион посещался ботаниками периодически, в результате чего появлялись публикации о находках новых видов, составлялись списки цветковых растений, а гербарные коллекции различных научных учреждений пополнялись образцами, собранными на ныне заповедной территории.

Организация заповедника активизировала флористические исследования не только на заповедной территории, но и во всём Юго-Восточном Крыму. Первый после создания заповедника наиболее полный список сосудистых растений, опубликованный в 1982 г., включал 1023 вида, относящихся к 430 родам и 92 семействам (Дидух, Шеляг-Сосонко, 1982). Последующие флористические исследования и анализ первичных материалов показали, что ранее опубликованные и рукописные списки содержали часть информации, полученной до организации заповедника и определения его границ, а также ряд видов, включённых в них по аналогии с флорой прилегающих территорий. Поэтому потребовалось проведение инвентаризационных работ уже в пределах окружной межи созданного заповедника. При подведении итогов исследований были учтены промежуточные материалы изучения разнообразия растений в этом регионе и сведения, имеющиеся в публикациях.

Результаты исследований 1979–1990 гг. зафиксировали флористическую ситуацию в первое десятилетие после создания заповедника. Был составлен аннотированный список сосудистых растений с указанием мест произрастания видов на его территории и их обилия (Миронова, Каменских, 1995). При идентификации собранного гербарного материала использовались различные источники: «Флора Крыма» (1927–1969 гг.), «Флора Европейской части СССР» (1974–2004 гг.), «Флора СССР» (1934–1964 гг.), определители растений Крыма и Украины, а также, при затруднении в определении таксономической принадлежности некоторых видов, классические издания, включающие обработку отдельных семейств и родов. По тем или иным группам проводились консультации у систематиков или опытных флористов. Номенклатура таксонов была представлена в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1981), но с некоторой корректировкой на основании указанных выше источников. В аннотации к каждому виду приводились данные по жизненной форме и типу ареала, заимствованные из «Биологической флоры Крыма» (Голубев, 1984).

В основной список под номерами вошло 1172 вида, относящихся к 103 семействам, включая 31 вид интродуцентов и адвентивных растений. В этом списке содержалось 68 видов, впервые приведённых для флоры Карадагского природного заповедника. В дополнительном списке значился 191 вид растений, не обнаруженных по разным причинам в период инвентаризации на территории созданного заповедника, но присутствующих в опубликованном (Дидух, Шеляг-Сосонко, 1982) или рукописных списках разных авторов (В.Н. Голубева, В.М. Косых и др.). Материалы этой публикации (Миронова, Каменских, 1995) послужили основой для организации многолетних ботанических исследований и мониторинга состояния флоры заповедной территории в последующие годы, а также дали начало углублённому изучению экологии и биологии не только редких растений, но и флористических комплексов (Миронова, Нухимовская, 2001; Миронова, Шатко, 2004).

Следующая работа отражала изменения, отмеченные во флористическом составе сосудистых растений за четырнадцатилетний период наблюдений (1990–2003 гг.). В результате было подтверждено присутствие в заповеднике 12 видов,

которые в предыдущей публикации значились в дополнительном списке как сомнительные для Карадага (Каменских, Миронова, 2004). В категорию сомнительных для заповедника было переведено 26 видов, но в списке они остались без номеров. Список пополнился также еще 13 видами, по разным причинам отсутствовавшими в предыдущей публикации. В качестве самостоятельных таксонов в основной список включили также 4 природных гибрида, описанных ранее в разных флористических сводках. Еще 6 видов и 1 гибрид приводились впервые, но без номеров, поскольку имелись сомнения в верности их определения. Таким образом, во флоре заповедника после повторной инвентаризации насчитывалось 1175 видов, относящихся к 103 семействам и 477 родам; в их числе значилось 32 интродуцента и адвентивных вида, а также 6 гибридов. Таксоны в этой публикации были детерминированы на основании источников, используемых в период предыдущей инвентаризации, и приведены в соответствии со сводкой «Сосудистые растения России и сопредельных государств» С.К. Черепанова (1995). В аннотации к каждому виду приводились данные по жизненной форме согласно «Биологической флоры Крыма» (Голубев, 1996) и типу ареала, заимствованные как из работы В.Н. Голубева (1996), так и работ А. В. Ены, посвящённых ревизии крымского эндемизма (Ена, 2001, 2002).

Настоящая работа отражает как изменения, отмеченные в видовом составе флоры заповедника за десятилетний период (2003–2013 гг.), так и номенклатурные изменения значительной части таксонов в соответствии с данными новейших исследований, изложенными в современных флористических публикациях.

Материал и методы. При изучении флоры использовались традиционные маршрутные методы. При уточнении видового состава флоры, наряду с полевыми работами, в необходимых случаях просматривались старые гербарные сборы, послужившие основой для предыдущих списков, использовались данные современных публикаций по флористике и систематике. В результате были выявлены ошибочные определения ряда видов в связи с их недостаточно чёткой диагностической характеристикой в определителях, с изменением понимания объёмов ряда таксонов, а также разночтениями в таксономических тенденциях и номенклатурных решениях в нашей стране и за рубежом. Учтены гербарные фонды не только Гербария Карадагского природного заповедника (*PHEO*), но и сборы Гербария Никитского ботанического сада – Национального научного центра (*YALT*), Национального гербария Украины – Гербария Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (*KW*).

В предлагаемом ниже списке флоры КаПриЗ латинские названия и объёмы таксонов приводятся согласно чеклисту А.В. Ены (2012). В ряде случаев при идентификации видов учитывались данные последних публикаций иных авторов: *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* в Крыму замещает *Anacamptis morio* subsp. *picta* (= *Orchis picta*) (Куропаткин, Ефимов, 2014; Fateryga, Kreutz, 2014); *Orobanchе kochii* в Крыму замещает *Orobanchе elatior* (Zazvorka, 2010); *Marrubium anisodon* обнаружен в Крыму Г.А. Лазьковым (2011) и добавлен в список на основании переопределения гербарных образцов очень близкого вида *Marrubium vulgare*; *Allium rupestre* нами не объединён с *Allium paniculatum* (World Checklist... 2005); *Crataegus tournefortii*, по нашему мнению, необоснованно объединён с *Crataegus orientalis* subsp. *orientalis*; для таксона, к которому мы применяли названия *Tulipa schrenkii* и *Tulipa gesneriana*, правильным является название *Tulipa suaveolens* (Christenhusz et al., 2013).

В настоящем списке отделы растений перечислены в порядке высшие споровые – семенные. Таксоны ранга семейства и ниже (роды и виды в пределах

семейств) расположены по алфавиту. В скобках указаны названия, под которыми таксоны приводились для территории заповедника в предыдущем конспекте флоры (Каменских, Миронова, 2004). Кроме основного списка приводится дополнительный, в котором отмечены гибриды и таксоны, исключённые из основного списка, с комментариями.

В аннотации к каждому виду указаны данные по жизненной форме, которые заимствованы из «Биологической флоры Крыма» (Голубев, 1996), при этом использованы следующие условные обозначения: Д – дерево, К – кустарник, Кч – кустарничек, Пк – полукустарник, Пкч – полукустарничек, Пол – поликарпическая трава, Мон – двулетний или многолетний монокарпик, Оз. одн. – озимый однолетник, Яр. одн. – яровой однолетник. К некоторым жизненным формам указаны дополнительные характеристики: (э) – с плавающими на воде листьями, (и) – погружённое в воду растение, (л) – лиана или лиановидное, (р) – рыхлоподушечное, (ш) – перекасти-поле, (с) – стелющееся, (у) – ползучее, т. е. укореняющееся, (м) – суккулент, (г) – гемипаразит, (п) – паразит, (т) – сапрофит, (к) – корнеотпрысковое, (н) – с наземными выводковыми клубеньками, (в) – в подземной части с выводковыми луковичками, клубеньками или клубнелуковичками. Эндемичные для флоры Крыма виды (по А. В. Ене, 2012) обозначены буквой Э, адвентивные (по В.Н. Голубеву, 1996) – буквой А (один из видов – *Malus sylvestris*, отмеченный в цитированной книге как адвентивный, мы относим к аборигенным, согласно чеклисту А.В. Ены (2012). Знаком * отмечены интродуценты, высаженные до организации заповедника или явно заносные виды. Виды, приводимые для заповедника впервые, выделены подчеркнутым шрифтом, для каждого из них приводится краткий комментарий. Созологический статус видов имеет следующие буквенные обозначения: ККУ – виды Красной книги Украины (Червона книга України, 2009); МСОП – Международная Красная книга; СИТЕС – Конвенция по международной торговле видами дикой флоры и фауны (СІТЕС); БК – Бернская конвенция (Мосякін, 1999); ДБК – Исправленные дополнения... к Бернской конвенции (Revised Annex I...to the Bern Convention, 2011); ЕКС₁₉₉₈ – Европейский красный список 1998 г. (Мосякін, 1999); ЕКС₂₀₁₁ – Европейский красный список 2011 г. (Bilz et al., 2011); ККЧМ – Красная книга Черного моря (Black Sea Red Data Book, 1999).

Результаты. По итогам флористических исследований в настоящее время флора Карадагского природного заповедника насчитывает 1165 видов и подвигов сосудистых растений, относящихся к 478 родам и 95 семействам. В их числе 49 интродуцентов и адвентивных видов.

КОНСПЕКТ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ КАРАДАГА

Отдел Equisetophyta – Хвощеобразные

Сем. Equisetaceae Michx. ex DC – Хвощевые

1. *Equisetum arvense* L. – Хвощ полевой. Пол. ЕКС₂₀₁₁
2. *Equisetum ramosissimum* Desf. – Хвощ ветвистый. Пол.

Отдел Polypodiophyta – Папоротниковидные

Сем. Aspleniaceae Newman – Костенцовые

3. *Asplenium ruta-muraria* L. – Костенец постенный. Пол.
4. *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. – Костенец северный. Пол.
5. *Asplenium trichomanes* L. – Костенец волосовидный. Пол.
6. *Asplenium viride* Huds. – Костенец зелёный. Пол.
7. *Ceterach officinarum* Willd. – Скребница лекарственная. Пол.

Сем. Cystopteridaceae Shmakov – Пузырниковые

8. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. – Пузырник ломкий. Пол.

Сем. Polypodiaceae J. Presl – Многоножковые

9. *Polypodium vulgare* L. – Многоножка обыкновенная. Пол.

Сем. Sinopteridaceae Koidz. – Синоптерисовые

10. *Notholaena marantae* (L.) Desv. (*Cheilanthes marantae* (L.) Domin.) – Ложнопокровница марантовая. Пол. ККУ.

Отдел PINOPHYTA (GYMNOSPERMAE) – ГОЛОСЕМЕННЫЕ**Сем. Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi – Сосновые**

11. *Cedrus deodara* (D. Don) G. Don f.* – Кедр гималайский. Д. А.

12. *Pinus nigra* J. F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (*Pinus pallasiana* D. Don)* – Сосна крымская. Д.

13. *Pinus brutia* Ten. var. *pityusa* (Steven) Silba (*Pinus pityusa* Steven)* – Сосна пицундская. Д. ККУ, МСОП.

Сем. Cupressaceae s. f. Gray – Кипарисовые

14. *Juniperus excelsa* M. Bieb. – Можжевельник высокий. Д. ККУ.

15. *Juniperus deltoides* R. P. Adams (*Juniperus oxycedrus* auct. non L.) – Можжевельник дельтовидный. Д, К.

16. *Platycladus orientalis* (L.) Franco* – Широкоцветочник восточный. Д, К. А.

Сем. Ephedraceae Dumort. – Эфедровые

17. *Ephedra distachya* L. – Эфедра двухколосковая. К (с). ККЧМ.

Отдел MAGNOLIOPHYTA (ANGIOSPERMAE) – ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ**Сем. Adoxaceae E. Mey. – Адоксовые**

18. *Sambucus ebulus* L. – Бузина травянистая. Пол.

19. *Sambucus nigra* L. – Бузина чёрная. К.

Сем. Amaranthaceae Juss. (частично включая Chenopodiaceae) – Щирицевые

20. *Amaranthus albus* L. – Щирица белая. Яр. одн. А.

21. *Amaranthus blitoides* S. Watson – Щирица жминдовидная. Яр. одн. А.

22. *Amaranthus retroflexus* L. – Щирица запрокинутая. Яр. одн. А.

23. *Polycnemum majus* R. Braun – Хрущевник большой. Яр. одн (с).

Сем. Amaryllidaceae J. St.-Hil. (включая Alliaceae Batsch ex Borkh.) – Амариллисовые

24. *Allium atroviolaceum* Boiss. (*Allium firmotunicatum* Fomin) – Лук чёрнофиолетовый. Пол (в). ЕКС₂₀₁₁

25. *Allium cyrillii* Ten. (*Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f. p. p.) – Лук Кирилла. Пол. Типовой экземпляр *Allium auctum* Omelczuk, собранный на Карадаге относится к *Allium cyrillii* (Seregin, 2007). ЕКС₂₀₁₁.

26. *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f. subsp. *quercetorum* Seregin (*Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f. p. p.) – Лук дубравный. Пол. Этот подвид впервые описан А. П. Серёгиным (Seregin, 2007). Номинативный подвид (*Allium decipiens* subsp. *decipiens*) в Крыму не встречается. ЕКС₂₀₁₁.

27. *Allium marschallianum* Vved. (*Allium saxatile* M. Bieb. p. p.) – Лук Маршалла. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

28. *Allium moschatum* L. – Лук мускусный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

29. *Allium nathaliae* Seregin (*Allium erubescens* auct. non K. Koch) – Лук Натальи. Пол. Э. В предыдущих списках приводился ошибочно как *Allium erubescens* K. Koch (Seregin, 2004).

30. *Allium paczoskianum* Tuzcz. – Лук Пачоского. Пол.

31. *Allium paniculatum* L. – Лук метельчатый. Пол (в). ЕКС₂₀₁₁.
32. *Allium rotundum* L. – Лук круглый. Пол (в). ККУ.
33. *Allium rupestre* Steven – Лук скальный. Пол (в). ЕКС₂₀₁₁.
34. *Allium siculum* (Ucria) Lindl. subsp. *dioscoridis* (Sm.) K. Richt. (*Nectaroscordum meliophilum* Juz.) – Лук Диоскорида. Пол (в). ККУ, ЕКС₁₉₉₈, МСОП.
35. *Galanthus plicatus* M. Bieb. – Подснежник складчатый. Пол. ККУ, ЕКС_{1998, 2011}, СИТЕС.
- Сем. Anacardiaceae R. Br. – Сумаховые**
36. *Cotinus coggygria* Scop. – Скумпия кожевенная. К (с).
37. *Pistacia mutica* Fisch. et C. A. Mey. – Фисташка туполистная. Д. ККУ.
38. *Rhus coriaria* L. – Сумах дубильный. К (к).
- Сем. Apiaceae Lindl. (Umbelliferae Juss.) – Зонтичные**
39. *Anthriscus caucalis* M. Bieb. – Купырь прицепниковый. Оз. одн. Случайно пропущен в предыдущем списке.
40. *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm. – Купырь бутенелистный. Оз. одн.
41. *Anthriscus nemorosa* (M. Bieb.) Spreng. – Купырь дубравный. Пол. Обнаружен А. В. Фатерыгой в 2013 г.
42. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. – Купырь лесной. Пол.
43. *Astrodaucus littoralis* (M. Bieb.) Drude – Морковница прибрежная. Мон. ККУ, ККЧМ.
44. *Astrodaucus orientalis* (L.) Drude – Морковница восточная. Мон.
45. *Bifora radians* M. Bieb. – Бифора лучистая. Оз. одн.
46. *Bunium ferulaceum* Smith – Буниум феруловый. Пол.
47. *Vupleurum affine* Sadler. – Володушка родственная. Яр. одн.
48. *Vupleurum asperuloides* Heldr. ex Boiss. – Володушка ясенниковая. Яр. одн.
49. *Vupleurum brachiatum* K. Koch – Володушка ветвистая. Яр. одн.
50. *Vupleurum exaltatum* M. Bieb. (*Vupleurum woronowii* Manden.) – Володушка высокая. Пол, Мон.
51. *Vupleurum gerardii* All. – Володушка Жерара. Яр. одн.
52. *Vupleurum marschallianum* C. A. Mey. – Володушка Маршалла. Одн. Случайно пропущен в предыдущем списке.
53. *Vupleurum rotundifolium* L. – Володушка круглолистная. Яр. одн.
54. *Vupleurum tenuissimum* L. – Володушка тончайшая. Яр. одн. ККУ.
55. *Caucalis platycarpus* L. – Прицепник плоскоплодный. Мон.
56. *Chaerophyllum bulbosum* L. – Бутень клубненосный. Мон.
57. *Conium maculatum* L. – Болиголов пятнистый. Мон, Оз. одн.
58. *Coriandrum sativum* L. – Кориандр, кишнец посевной. Оз. одн. А. Оди-чавшее.
59. *Daucus carota* L. – Морковь дикая. Мон. ЕКС₂₀₁₁.
60. *Eryngium campestre* L. – Синеголовник полевой. Мон (ш).
61. *Eryngium maritimum* L. – Синеголовник приморский. Пол (ш). ККЧМ.
62. *Falcaria vulgaris* Bernh. – Резак обыкновенный. Пол (ш, к).
63. *Laser trilobum* (L.) Borkh. – Лазурник трехлопастный. Пол.
64. *Laserpitium hispidum* M. Bieb. – Гладыш щетинистоволосистый. Пол, Мон.
65. *Malabaila graveolens* (Spreng.) Hoffm. – Малабайла пахучая. Пол.
66. *Orlaya daucoides* (L.) Greuter. – Орлайя морковная. Оз. одн.
67. *Orlaya grandiflora* (L.) Hoffm. – Орлайя крупноцветковая. Оз. одн.
68. *Peucedanum alsaticum* L. (*Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur) – Златогоричник эльзасский. Пол.

69. *Palimbia salsa* (L. f.) Besser – Палимбия солончаковая. Пол (ш). ККУ.
 70. *Physocaulis nodosus* (L.) W. D. J. Koch. – Вздутостебельник узловатый.
 Оз. одн.
 71. *Physospermum cornubiense* (L.) DC. – Вздутосемянник корнубийский. Пол.
 72. *Pimpinella tragium* Vill. – Бедренец камнелюбивый. Пол.
 73. *Rumia crithmifolia* (Willd.) Koso-Pol. – Румия критмолистная. Мон. Э.
 ЕКС¹⁹⁹⁸, МСОП.
 74. *Scandix australis* L. – Скандикс южный. Оз. одн.
 75. *Scandix pecten-veneris* L. – Скандикс гребенчатый. Оз. одн.
 76. *Scandix stellata* Banks et Sol. – Скандикс звездчатый. Оз. одн.
 77. *Seseli gummiferum* Pall. ex Smith. – Жабрица камеденосная. Мон.
 78. *Seseli tortuosum* L. – Жабрица извилистая. Пол (ш).
 79. *Smyrniium perfoliatum* L. – Смирния пронзеннолистная. Мон.
 80. *Tordylium maximum* L. – Тордилиум крупный. Мон, Оз. одн.
 81. *Torilis arvensis* (Huds.) Link – Торилис полевой. Оз. одн.
 82. *Torilis heterophylla* Guss. – Торилис разнолистный. Оз. одн.
 83. *Torilis japonica* (Houtt.) DC. – Торилис японский. Мон, Оз. одн.
 84. *Torilis leptophylla* (L.) Rchb. – Торилис тонколистный. Оз. одн.
 85. *Trinia glauca* (L.) Dumort. – Триния сизая. Мон (ш).
 86. *Trinia hispida* Hoffm. – Триния щетинистоволосая. Мон (ш).
 87. *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. – Тургения широколистная. Оз. одн.
Сем. Аросунные Juss. (включая Asclepiadaceae R. Br.) – Кутровые
 88. *Cynanchum acutum* L. – Цинанхум острый. Пол (к, л).
 89. *Vinca herbacea* Waldst. et Kit. – Барвинок травянистый. Пол (с).
 90. *Vincetoxicum fuscatum* (Hornem.) Endl. (*Vincetoxicum minus* (K. Koch) K. Koch) – Ластовень малый. Пол.
 91. *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. s. l. (*Vincetoxicum laxum* (Bartl.) Gren. et Godr., *Vincetoxicum tauricum* Pobed.) – Ластовень лекарственный. Пол. ЕКС¹⁹⁹⁸.
 92. *Vincetoxicum rehmannii* Boiss. (*Vincetoxicum juzepczukii* (Pobed.) Privalova ex Wissjul.) – Ластовень Ремана. Пол.
 93. *Vincetoxicum scandens* Somm. et Levier – Ластовень лазающий. Пол (л).
 94. *Vincetoxicum schmalhauseni* (Kusn.) Stank. – Ластовень Шмальгаузена. Пол.
Сем. Арасеы Juss. (включая Lemnaceae) – Ароидные
 95. *Arum elongatum* Steven – Аронник удлинённый. Пол.
 96. *Lemna minor* L. – Ряска малая. Пол (э). ЕКС²⁰¹¹.
Сем. Аралиевые Juss. – Аралиевые
 97. *Hedera helix* L. – Плющ обыкновенный. К (у, л).
Сем. Аспарагевые Juss. (частично включая Liliaceae Juss.) – Спаржевые
 98. *Asparagus officinalis* L. (*Asparagus litoralis* Steven, *Asparagus polyphyllus* Steven) – Спаржа лекарственная. Пол. ККУ, ЕКС^{1998, 2011}, ККЧМ.
 99. *Asparagus verticillatus* L. – Спаржа мутовчатая. Пол (л). ЕКС²⁰¹¹.
 100. *Bellevalia speciosa* Woronow ex Grossh. (*Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronow) – Бельвалия великолепная. Пол.
 101. *Leopoldia comosa* (L.) Parl. – Леопольдия хохолковая. Пол.
 102. *Leopoldia tenuiflora* (Tausch) Heldr. – Леопольдия тонкоцветковая. Пол.
 103. *Muscari neglectum* Guss. ex Ten. – Гадючий лук незамеченный. Пол.
 104. *Ornithogalum fimbriatum* Willd. – Птицемлечник бахромчатый. Пол.
 105. *Ornithogalum orthophyllum* Ten. subsp. *kochii* (Parl.) Maire et Weiller (*Ornithogalum kochii* Parl.) – Птицемлечник Коха. Пол.

106. *Ornithogalum ponticum* Zahar. – Птицемлечник понтийский. Пол.
 107. *Ornithogalum pyrenaicum* L. (*Ornithogalum flavescens* Lam.) – Птицемлечник желтоватый. Пол.
 108. *Ornithogalum woronowii* Krasch. – Птицемлечник Воронова. Пол.
 109. *Polygonatum hirtum* (Vocs ex Poir.) Pursh (*Polygonatum latifolium* Desf.) – Купена волосистая. Пол.
 110. *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce. – Купена душистая. Пол.
 111. *Polygonatum orientale* Desf. (*Polygonatum polyanthum* (M. Bieb.) A. Dietr.) – Купена восточная. Пол.
 112. *Prospero autumnale* (L.) Speta (*Scilla autumnalis* L.) – Пролеска осенняя. Пол.
 113. *Scilla bifolia* L. – Пролеска двулистная. Пол.
- Сем. Asteraceae Martinov – Сложноцветные**
114. *Achillea nobilis* L. – Тысячелистник благородный. Пол, Мон (к).
 115. *Achillea seidlii* J. Presl et C. Presl (*Achillea pannonica* Scheele) – Тысячелистник паннонский. Пол.
 116. *Achillea setacea* Waldst. et Kit. – Тысячелистник щетинистый. Пол.
 117. *Ambrosia artemisiifolia* L. – Амброзия полыннолистная. Яр. одн. А. За-носное.
 118. *Anthemis cotula* L. – Пупавка собачья. Оз. одн.
 119. *Anthemis ruthenica* M. Bieb. – Пупавка русская. Оз. одн.
 120. *Anthemis sterilis* Steven. – Пупавка бесплодная. Пкч. Э. ЕКС₁₉₉₈. МСОП.
 121. *Anthemis tranzscheliana* Fed. – Пупавка Траншеля. Пол. Э. ЕКС₁₉₉₈.
 122. *Arctium lappa* L. – Лопух большой. Мон.
 123. *Arctium nemorosum* Lej. – Лопух дубравный. Мон.
 124. *Artemisia absinthium* L. – Полынь горькая. Пол.
 125. *Artemisia alpina* Willd. – Полынь альпийская. Пкч (с).
 126. *Artemisia austriaca* Jacq. – Полынь австрийская. Пол (к).
 127. *Artemisia lerchiana* Stechm. – Полынь Лерхе. Пкч.
 128. *Artemisia pontica* L. – Полынь понтийская. Пол.
 129. *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. – Полынь веничная. Мон, Оз. одн.
 130. *Artemisia taurica* Willd. – Полынь крымская. Пкч.
 131. *Artemisia vulgaris* L. – Полынь обыкновенная. Пол.
 132. *Bidens tripartitus* L. – Черда трёхраздельная. Яр. одн. ЕКС₂₀₁₁.
 133. *Bombycilaena erecta* (L.) Smoljjan. – Бомбицилена прямостоячая. Оз. одн.
 134. *Carduus acanthoides* L. – Чертополох колючий. Пол, Мон.
 135. *Carduus hamulosus* Ehrh. – Чертополох крючковый. Пол, Мон.
 136. *Carduus nutans* subsp. *leiophyllus* (Petrovic) Stoj. et Stef. (*Carduus nutans* L. p. p.) – Чертополох поникший. Мон.
 137. *Carduus pycnocephalus* L. subsp. *albidus* (M. Bieb.) Kazmi (*Carduus albidus* M. Bieb.) – Чертополох беловатый. Оз. одн.
 138. *Carduus pycnocephalus* L. subsp. *cinereus* (M. Bieb.) P. H. Davis (*Carduus cinereus* M. Bieb.) – Чертополох сероватый. Оз. одн.
 139. *Carduus uncinatus* subsp. *davisii* Kazmi (*Carduus uncinatus* M. Bieb. p. p.) – Чертополох крючковатый. Мон.
 140. *Carlina vulgaris* L. – Колючник обыкновенный. Мон.
 141. *Carthamus lanatus* L. – Сафлор шерстистый. Мон, Оз. одн.
 142. *Centaurea caprina* Steven. – Василек козий. Мон. Э. ККУ.
 143. *Centaurea diffusa* Lam. – Василек раскидистый. Мон, Оз. одн (ш).
 144. *Centaurea orientalis* L. – Василек восточный. Пол.

145. *Centaurea salonitana* Vis. (*Centaurea rubriflora* Illar.) – Василек салонский. Пол.
146. *Centaurea sarandinakiae* N. B. Illar. – Василек Сарандинаки. Пол, Мон. ККУ.
147. *Centaurea scabiosa* subsp. *adpressa* (Ledeb.) Gugler (*Centaurea adpressa* Ledeb.) – Василек прижаточешуйный. Пол.
148. *Centaurea scabiosa* subsp. *apiculata* (Ledeb.) Mikheev (*Centaurea apiculata* Ledeb.) – Василек шипиконосный. Пол.
149. *Centaurea solstitialis* subsp. *adamii* (Willd.) Nyman (*Centaurea solstitialis* L. p. p.) – Василек Адама. Оз. одн, Яр. одн.
150. *Centaurea sterilis* Steven. – Василек бесплодный. Пол, Мон. Э.
151. *Chondrilla juncea* L. (*Chondrilla latifolia* M. Bieb.) – Хондрилла ситниковидная. Пол (к).
152. *Cichorium intybus* L. – Цикорий обыкновенный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
153. *Cirsium arvense* (L.) Scop. (*Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch.) – Бодяк полевой. Пол (к).
154. *Cirsium laniflorum* (M. Bieb.) M. Bieb. (*Cirsium sublaniflorum* Soják) – Бодяк шерстистоцветковый. Пол.
155. *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. – Бодяк обыкновенный. Мон.
156. *Cota altissima* (L.) J. Gay (*Anthemis altissima* L.) – Пупавка высочайшая. Оз. одн.
157. *Cota austriaca* (Jacq.) Sch. Bip. (*Anthemis austriaca* Jacq.) – Пупавка австрийская. Оз. одн.
158. *Cota tinctoria* (L.) J. Gay (*Anthemis tinctoria* L., *Anthemis zephyrovii* Dobrosz.) – Пупавка красильная. Пол.
159. *Crepis alpina* L. – Скерда альпийская. Оз. одн.
160. *Crepis foetida* L. (*Crepis rhoeadifolia* M. Bieb.) – Скерда вонючая. Мон, Оз. одн.
161. *Crepis micrantha* Czerep. – Скерда мелкоцветковая. Оз. одн.
162. *Crepis pulchra* L. – Скерда красивая. Оз. одн.
163. *Crepis sancta* (L.) Bornm. (*Lagoseris sancta* (L.) K. Maly) – Скерда палестинская. Оз. одн.
164. *Crepis zacintha* (L.) Loisel. (*Zacintha verrucosa* Gaertn.) – Скерда зацинтовая. Оз. одн.
165. *Crupina vulgaris* Cass. – Крупина обыкновенная. Оз. одн.
166. *Echinops armatus* Steven (*Echinops bannaticus* Rochel ex Schrad.) – Мордовник вооружённый. Пол.
167. *Echinops ritro* L. subsp. *ruthenicus* (M. Bieb.) Nyman (*Echinops ritro* L. p. p.) – Мордовник русский. Пол.
168. *Echinops sphaerocephalus* L. – Мордовник шароголовый. Пол. ЕС.
169. *Erigeron canadensis* L. – Мелколепестник канадский. Яр. одн. А.
170. *Eupatorium cannabinum* L. – Посконник конопляный. Оз. одн.
171. *Filago arvensis* L. – Жабник полевой. Оз. одн.
172. *Galatella linosyris* (L.) Rchb. f. (*Crinitaria linosyris* (L.) Less.) – Солонечник обыкновенный, грудница. Пол.
173. *Galatella sedifolia* (L.) Greuter subsp. *biflora* (L.) Sennikov (*Galatella biflora* (L.) Nees) – Солонечник двуцветковый. Пол.
174. *Galatella sedifolia* (L.) Greuter subsp. *dracunculoides* (Lam.) Greuter (*Galatella dracunculoides* (Lam.) Nees) – Солонечник эстрагоновидный. Пол.
175. *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. (*Crinitaria villosa* (L.) Grossh.) – Солонечник мохнатый, грудница мохнатая. Пол.

176. *Galinsoga parviflora* Cav. – Галинсога мелкоцветковая. Яр. одн. А.
177. *Helichrysum arenarium* (L.) Moench – Цмин песчаный. Пол (к).
178. *Helichrysum graveolens* (M. Bieb.) Sweet – Цмин сильнопахнущий. Пол.
179. *Hieracium sabaudum* L. subsp. *vagum* (Jord.) Zahn (*Hieracium vagum* Jord.) – Ястребинка блуждающая. Пол.
180. *Hieracium sabaudum* L. subsp. *virgultorum* (Jord.) Zahn (*Hieracium virgultorum* Jord.) – Ястребинка ветвистая. Пол.
181. *Hieracium virosum* Pall. – Ястребинка ядовитая. Пол.
182. *Hieracium umbellatum* L. – Ястребинка зонтичная. Пол.
183. *Inula aspera* Poit. – Девясил шероховатый. Пол.
184. *Inula britannica* L. – Девясил британский. Пол (к).
185. *Inula conyzae* (Greiss.) DC. – Девясил растопыренный. Пол, Мон.
186. *Inula ensifolia* L. – Девясил мечелистный. Пол.
187. *Inula germanica* L. – Девясил германский. Пол.
188. *Inula oculus-christi* L. – Девясил глазковый. Пол.
189. *Jacobaea erucifolia* (L.) G. Graertn. subsp. *arenaria* (Soó) B. Nord. et Greuter (*Senecio grandidentatus* Ledeb.) – Якобея песчаная. Пол.
190. *Jacobaea vulgaris* Graertn. (*Senecio jacobaea* L.) – Якобея обыкновенная. Пол.
191. *Jurinea roegneri* K. Koch (*Jurinea sordida* Steven) – Наголоватка Рогнера. Пол, Мон.
192. *Jurinea stoechadifolia* (M. Bieb.) DC. – Наголоватка лавандолистная. Пкч (к).
193. *Klasea erucifolia* (L.) Greuter et Wagenitz (*Serratula erucifolia* (L.) Boriss.) – Класея эруколистная. Пол (ш).
194. *Lactuca hispida* DC. (*Cephalorrhynchus tuberosus* (Steven) Schchian) – Латук щетинистый. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
195. *Lactuca quercina* L. (*Lactuca chaixii* Vill.) – Латук дубравный. Мон.
196. *Lactuca saligna* L. – Латук солончаковый. Мон. ЕКС₂₀₁₁.
197. *Lactuca serriola* L. – Латук дикий, латук компасный. Мон. ЕКС₂₀₁₁.
198. *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. – Латук татарский. Пол (к). ЕКС₂₀₁₁.
199. *Lactuca tuberosa* Jacq. (*Steptorhamphus tuberosus* (Jacq.) Grossh.) – Латук клубненосный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
200. *Lactuca viminea* (L.) J. Presl et C. Presl (*Scariola viminea* (L.) F. W. Schmidt) – Латук прутьевидный, скариола прутьевидная. Пол (к). ЕКС₂₀₁₁.
201. *Lapsana communis* (L.) subsp. *intermedia* (M. Bieb.) Hayek (*Lapsana intermedia* M. Bieb.) – Бородавник средний. Пол.
202. *Leontodon biscutellifolius* D. C. (*Leontodon crispus* auct. non Vill.) – Кульбаба шероховатая. Пол.
203. *Leontodon hispidus* L. – Кульбаба щетинистая. Пол.
204. *Matricaria chamomilla* L. (*Chamomilla recutita* (L.) Rauschert) – Ромашка ободранная. Оз. одн.
205. *Matricaria tzvelevii* Pobed. (*Chamomilla tzvelevii* (Pobed.) Rauschert) – Ромашка Цвелёва. Оз. одн.
206. *Onopordum acanthium* L. – Татарник колючий. Мон.
207. *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey. et Scherb. – Белокопытник гибридный. Пол.
208. *Picnomon acarna* (L.) Cass. – Пикномон колючий. Оз. одн.
209. *Picris pauciflora* Willd. – Горлюха малоцветковая. Оз. одн.

210. *Picris hieracioides* L. (*Picris rigida* Ledeb. ex Spreng.) – Горлюха ястребинковая. Пол (к).
211. *Pilosella echioides* (Lumn.) F. W. Schultz et Sch. Bip. (*Hieracium echioides* Lumn.) – Ястребиночка румяноквая. Пол.
212. *Pilosella piloselloides* (Vill.) Soják subsp. *bauhinii* (Schult.) S. Braut. et Greuter (*Hieracium bauhinii* Besser) – Ястребиночка Богена. Пол.
213. *Pilosella piloselloides* (Vill.) Soják subsp. *magyarica* (Peter) S. Braut. et Greuter (*Hieracium glaucescens* Besser) – Ястребиночка маджарская. Пол.
214. *Pilosella procera* (Fr.) F. Schultz et Sch. Bip. (*Hieracium procerum* Fries) – Ястребиночка видная. Пол.
215. *Podospermum canum* C. A. Mey. (*Scorzonera cana* (C. A. Mey.) O. Hoffm.) – Ножкосемянник седой. Пол.
216. *Podospermum laciniatum* (L.) DC. (*Scorzonera laciniata* L.) – Ножкосемянник разрезной. Пол.
217. *Psephellus trinervius* (Willd.) Wagenitz (*Centaurea trinervia* Stephan) – Псефеллюс трёхжилковый. Пкч.
218. *Ptilostemon echinocephalus* (Willd.) Greuter – Птилостеомон ежеголовый. Пкч.
219. *Pulicaria dysenterica* (L.) Bernh. subsp. *uliginosa* Nyman (*Pulicaria uliginosa* Steven ex DC.) – Блошница болотная. Пол.
220. *Rhaponticum repens* (L.) Hidalgo (*Acroptylon repens* (L.) DC.) – Рапунтикум ползучий. Пол (к).
221. *Scolymus hispanicus* L. – Сколимус испанский. Мон.
222. *Scorzonera austriaca* Willd. subsp. *crispa* (M. Bieb.) Nyman (*Scorzonera crispa* M. Bieb.) – Козелец курчавый. Пол.
223. *Scorzonera hispanica* L. subsp. *asphodeloides* (Wallr.) Arcang. (*Scorzonera hispanica* L. p. p.) – Козелец асфоделевидный. Пол.
224. *Scorzonera mollis* M. Bieb. – Козелец мягкий. Пол.
225. *Senecio leucanthemifolius* Poir. subsp. *vernalis* (Waldst. et Kit.) Greuter (*Senecio vernalis* Waldst. et Kit.) – Крестовник весенний. Оз. одн.
226. *Senecio vulgaris* L. – Крестовник обыкновенный. Оз. одн.
227. *Sonchus asper* (L.) Hill – Осот шероховатый. Оз. одн.
228. *Sonchus oleraceus* L. – Осот огородный. Мон, Оз. одн.
229. *Tanacetum balsamita* L. (*Pyrethrum majus* (Desf.) Tzvelev) – Поповник бальзамитовый. Пол. А.
230. *Tanacetum corymbosum* (L.) Sch. Bip. (*Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop.) – Поповник щитковый. Пол.
231. *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvelev – Пижма тысячелистная. Пкч.
232. *Tanacetum parthenifolium* (Willd.) Sch. Bip. (*Pyrethrum parthenifolium* Willd.) – Поповник девичьелистный. Пол.
233. *Tanacetum vulgare* L. – Пижма обыкновенная. Пол.
234. *Taraxacum erythrospermum* Besser – Одуванчик красnoseмянный. Пол.
235. *Taraxacum gibbiferum* (Brenner) Brenner (*Taraxacum reflexilobum* Lindb. f.) – Одуванчик отогнутолопастный. Пол. Обнаружен Е. В. Лапченко в 2003 г.
236. *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Fisch. – Одуванчик поздний. Пол.
237. *Taraxacum thracicum* Soest – Одуванчик фракийский. Пол. Обнаружен Л. Н. Каменских (Каменских, 2007).
238. *Tragopogon dasyrhynchus* Artemczuk – Козлобородник опушенноносый. Мон.

239. *Tragopogon dubius* Scop. subsp. *major* (Jacq.) Vollm. – Козлобородник большой. Мон.

240. *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. (*Tripolium vulgare* auct. non Nees) – Триполиум венгерский. Мон, Оз. одн.

241. *Tussilago farfara* L. – Мать-и-мачеха обыкновенная. Пол.

242. *Xanthium orientale* L. subsp. *riparium* (Celak.) Greuter (*Xanthium albinum* (Widder.) H. Scholz) – Дурнишник эльбский. Яр. одн.

243. *Xanthium pungens* Wallr. (*Xanthium pennsylvanicum* Wallr.) – Дурнишник колючий. Яр. одн. А. Заносное.

244. *Xanthium spinosum* L. – Дурнишник колючий. Яр. одн. А.

245. *Xeranthemum annuum* L. – Сухоцвет однолетний. Оз. одн.

246. *Xeranthemum cylindraceum* Sm. – Сухоцвет цилиндрический. Оз. одн.

Сем. Berberidaceae Juss. – Барбарисовые

247. *Berberis vulgaris* L. – Барбарис обыкновенный. К.

Сем. Betulaceae Gray (включая Corylaceae Mirbel) – Березовые

248. *Carpinus betulus* L. – Граб обыкновенный. Д.

249. *Carpinus orientalis* Mill. – Граб восточный, грабинник. Д, К.

250. *Corylus avellana* L. – Лещина обыкновенная. К.

Сем. Boraginaceae Juss. – Бурчанниковые

251. *Aegonychon purpureo-caeruleum* (L.) Holub. – Эгонихон пурпурно-синий. Пол.

252. *Anchusa azurea* Mill. – Анхуза ажурная, воловик ажурный. Пол.

253. *Anchusa leptophylla* Roem. et Schult. – Анхуза узколистная, воловик узколистный. Пол.

254. *Asperugo procumbens* L. – Острица простертая. Оз. одн (с).

255. *Buglossoides arvensis* (L.) I. M. Johnst. – Буглоссоидес полевой. Оз. одн.

256. *Cerinthe minor* L. – Восковник малый. Пол.

257. *Cynoglossum creticum* Mill. – Чернокорень критский. Мон.

258. *Cynoglossum officinale* L. – Чернокорень лекарственный. Мон.

259. *Echium italicum* L. subsp. *biebersteinii* (Lacaita) Greuter et Burdet (*Echium biebersteinii* Lacaita) – Синяк Биберштейна. Мон.

260. *Echium russicum* J.F. Gmel. (*Echium maculatum* auct. non L.) – Синяк русский. Пол, Мон. ДБК, ЕКС₂₀₁₁.

261. *Echium vulgare* L. – Синяк обыкновенный. Мон.

262. *Lappula barbata* (M. Bieb.) Guerke – Липучка бородатая. Оз. одн.

263. *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. – Липучка метельчатая. Оз. одн.

264. *Lithospermum officinale* L. – Воробейник лекарственный. Пол.

265. *Lycopsis arvensis* L. – Кривоцвет полевой. Оз. одн.

266. *Lycopsis orientalis* L. – Кривоцвет восточный. Оз. одн.

267. *Myosotis arvensis* (L.) Hill – Незабудка полевая. Оз. одн.

268. *Myosotis incrassata* Guss. – Незабудка утолщённая. Оз. одн.

269. *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm. – Незабудка мелкоцветковая. Оз. одн.

270. *Myosotis ramosissima* Rochel ex Schult. – Незабудка ветвистая. Оз. одн.

271. *Nonea rossica* Steven (*Nonea pulla* DC. p. p.) – Ноня русская. Пол. Пропущен, так как в предыдущем списке отмечался как *Nonea pulla* DC. в широком понимании и не выделялся в качестве самостоятельного вида.

272. *Nonea taurica* (Ledeb.) Ledeb. (*Nonea pulla* DC. p. p.) – Ноня крымская. Пол. Пропущен, так как в предыдущем списке отмечался как *Nonea pulla* DC. в широком понимании и не выделялся в качестве самостоятельного вида.

273. *Onosma polyphylla* Ledeb. – Оносма многолистная. Пкч. ККУ, ЕКС₁₉₉₈, БК, МСОП.
274. *Onosma rigida* Ledeb. – Оносма жёсткая. Пкч.
275. *Onosma taurica* Pall. – Оносма крымская. Пкч.
276. *Onosma visianii* Clementi – Оносма Визиани. Мон.
277. *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky – Рохелия согнутая. Оз. одн.
278. *Symphytum tauricum* Willd. – Окопник крымский. Пол.
- Сем. Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – Крестоцветные**
279. *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara et Grande – Чесночница черешковая. Мон, Оз. одн.
280. *Alyssum alyssoides* (L.) L. (*Alyssum calycinum* L.) – Бурачок чашечный. Оз. одн.
281. *Alyssum calycocarpum* Rupr. – Бурачок чашечкоплодный. Пкч. Гербарные образцы обнаружены в КВ (А. Якименко, 1972 и О.Н. Дубовик, 1974).
282. *Alyssum desertorum* Stapf (*Alyssum turkestanicum* Regel et Schmalh.) – Бурачок пустынный. Оз. одн.
283. *Alyssum hirsutum* M. Bieb. – Бурачок шершавый. Оз. одн.
284. *Alyssum minutum* Schlecht. ex DC. – Бурачок маленький. Оз. одн.
285. *Alyssum murale* Waldst. et Kit. (*Alyssum obtusifolium* Steven ex DC.) – Бурачок туполистный. Пкч.
286. *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd. – Бурачок извилистый. Пкч.
287. *Alyssum trichostachyum* Rupr. – Бурачок пушистый. Пкч.
288. *Alyssum umbellatum* Desv. – Бурачок зонтичный. Оз. одн.
289. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – Резушка Таля. Оз. одн.
290. *Arabis caucasica* Schlechtend – Резуха кавказская. Пкч (р).
291. *Arabis recta* Vill. (*Arabis auriculata* auct. non Lam.) – Резуха ушастая. Оз. одн.
292. *Arabis sagittata* (Bertol.) DC. – Резуха стреловидная. Мон, Оз. одн.
293. *Berberoa incana* (L.) DC. – Икотник серый. Мон.
294. *Brassica armoracioides* Czern. ex Turcz. (*Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet) – Капуста хреновидная. Пол, Мон.
295. *Brassica juncea* (L.) Czern. – Горчица сарептская. Оз. одн.
296. *Cakile maritima* Scop. subsp. *euxina* (Pobed.) E. I. Nyarady (*Cakile euxina* Pobed.) – Морская горчица эвксинская. Яр. одн (м).
297. *Calepina irregularis* (Asso) Thell. – Калепина неравномерная. Мон, Оз. одн.
298. *Camelina microcarpa* Andrz. – Рыжик мелкоплодный. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
299. *Camelina rumelica* Velen. – Рыжик румелийский. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
300. *Camelina sativa* (L.) Crantz. – Рыжик посевной. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
301. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. – Пастушья сумка обыкновенная. Оз. одн.
302. *Cardamine hirsuta* L. – Сердечник шершавый. Оз. одн.
303. *Chorispora tenella* (Pall.) DC. – Хориспора нежная. Оз. одн.
304. *Clypeola jonthlaspi* L. – Щитница ярутковая. Оз. одн.
305. *Conringia orientalis* (L.) Andrz. – Конрингия восточная. Оз. одн.
306. *Crambe aspera* M. Bieb. – Катран шершавый. Пол (ш). ККУ, ЕКС_{1998, 2011}.
307. *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch – Катран коктебельский. Мон. ККУ, БК, ККЧМ, ЕКС₂₀₁₁.
308. *Crambe pinnatifida* W. T. Aiton – Катран перистый. Пол (ш).
309. *Crambe maritima* L. (*Crambe pontica* Steven ex Rupr.) – Катран приморский. Пол (ш). ККУ, ЕКС₂₀₁₁, ККЧМ.

310. *Crambe steveniana* Rurp. – Катран Стевена. Пол (ш). ККУ, МСОП, ЕКС₂₀₁₁.
311. *Crambe tataria* Sebeok – Катран татарский. Пол (ш). ККУ, ДБК, ЕКС₂₀₁₁.
312. *Dentaria quinquefolia* M. Bieb. – Зубянка пятилистная. Пол.
313. *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl – Дескурайния Софии. Оз. одн.
314. *Diplotaxis muralis* (L.) DC. – Двурядка стенная. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
315. *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC. – Двурядка тонколистная. Пкч. ЕКС₂₀₁₁.
316. *Draba muralis* L. – Крупка стенная. Оз. одн.
317. *Draba nemorosa* L. – Крупка дубравная. Оз. одн.
318. *Draba verna* L. (*Erophila verna* (L.) Bess., *Erophila praecox* (Steven) DC.) – Крупка весенняя. Оз. одн.
319. *Erysimum cuspidatum* (M. Bieb.) DC. (*Acachmena cuspidata* (M. Bieb.) H. P. Fuchs) – Желтушник щитовидный. Пол.
320. *Euclidium syriacum* (L.) W. T. Aiton – Крепкоплодник сирийский. Оз. одн.
321. *Fibigia clypeata* (L.) Medik. – Фибигия щитовидная. Пол.
322. *Hesperis ruscotricha* Borbás et Degen – Вечерница густоволосистая, ночная фиалка. Пол, Мон.
323. *Hesperis steveniana* DC. – Вечерница Стевена. Мон.
324. *Hesperidium triste* (L.) G. Beck (*Hesperis tristis* L.) – Хесперидиум печальный. Пол, Мон.
325. *Hornungia petraea* (L.) Rchb. – Двусемянник каменистый. Оз. одн.
326. *Iberis simplex* DC. (*Iberis taurica* DC.) – Иберийка крымская. Мон.
327. *Isatis littoralis* Steven ex DC. (*Isatis tomentella* Boiss. et Balansa p. p.) – Вайда прибрежная. Мон. ККУ, ЕКС_{1998, 2011}.
328. *Isatis tinctoria* L. – Вайда красильная. Мон. ЕКС₂₀₁₁.
329. *Lepidium campestre* (L.) W.T. Aiton – Клоповник полевой. Мон, Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
330. *Lepidium draba* L. (*Cardaria draba* (L.) Desv.) – Клоповник крупковидный. Пол (к).
331. *Lepidium perfoliatum* L. – Клоповник пронзённолистный. Мон, Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
332. *Lepidium ruderale* L. – Клоповник мусорный. Мон, Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
333. *Matthiola odoratissima* (M. Bieb.) W.T. Aiton – Левкой душистый. Пкч.
334. *Meniocus linifolius* (Stephan) DC. – Плоскоплодник льнолистный. Оз. одн.
335. *Microthlaspi perfoliatum* (L.) F. K. Mey – Яруточка пронзённолистная. Оз. одн.
336. *Neotorularia torulosa* (Desf.) Hedge et J. Leonard (*Torularia torulosa* (Desf.) O. E. Schulz) – Четочник бугорчатый. Оз. одн.
337. *Noccaea macrantha* (Lipsky) F.K. Mey. – Нокцея крупноцветковая. Пол.
338. *Noccaea sarmatica* F.K. Mey. (*Noccaea praecox* auct. non (Wulf) F.K. Mey) – Нокцея ранняя. Пол.
339. *Pseudoturritis turrita* (L.) Al-Shehbaz (*Arabis turrita* L.) – Резуха башенная. Мон, Оз. одн.
340. *Raphanus odessanus* (Andrz.) Spreng. (*Raphanus maritimus* auct. non Smith) – Редька приморская. Пол. Обнаружен в 2005 г. ККУ.
341. *Rapistrum rugosum* (L.) All. – Репник морщинистый. Оз. одн.
342. *Rorippa austriaca* (Crantz) Besser – Жерушник австрийский. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

343. *Sinapis arvensis* L. – Горчица полевая. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
344. *Sisymbrium loeselii* L. – Гулявник Лёзеля. Оз. одн.
345. *Sisymbrium orientale* L. – Гулявник восточный. Оз. одн.
346. *Teesdalia coronopifolia* (J.P. Bergeret) Thell. – Тисдайлия коронополистная. Оз. Одн. Обнаружен в КВ, собран Я.П. Дидуком в 2007 г.
347. *Thlaspi arvense* L. – Ярутка полевая. Оз. одн.
348. *Turritis glabra* L. – Башенница гладкая. Мон.
- Сем. Сactaceae Juss. – Кактусовые**
349. *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf.* – Опунция распростертая. Пол (с, м). А.
350. *Opuntia phaeacantha* Engelm. var. *camanchica* Engelm. et J.M. Bigelow (*Opuntia camanchica* Engelm. et J. M. Bigelow var. *rubra* Späth)* – Опунция каманчская красная. Пол (м). А. Представлен красноцветковым культиваром, привоженным ранее как «var. *rubra* Späth», однако происхождение этого названия нам не известно, возможно это *pomen nudum*.
- Сем. Campanulaceae Juss. – Колокольчиковые**
351. *Campanula bononiensis* L. – Колокольчик болонский. Пол (к).
352. *Campanula erinus* L. – Колокольчик однолетний. Оз. одн.
353. *Campanula sibirica* L. subsp. *taurica* (Juz.) Ap. Fed. (*Campanula taurica* Juz.) – Колокольчик крымский. Мон. Э.
354. *Legousia hybrida* (L.) Delarbre – Легузия гибридная. Оз. одн.
- Сем. Cannabaceae Martinov (включая Celtidaceae Gray) – Коноплевые**
355. *Celtis glabrata* Steven ex Planch. – Каркас голый. Д.
- Сем. Сapparaceae Juss. – Каперсовые**
356. *Capparis herbacea* Willd. – Каперсы травянистые. Пол (с).
- Сем. Сарifoliaceae Juss. (включая Dipsacaceae Juss. и Valerianaceae Batsch) – Жимолостные**
357. *Lonicera standishii* Jacq.* – Жимолость Стэндиша. К. А.
358. *Cephalaria coriacea* (Willd.) Steud. – Головчатка кожистая. Пкч.
359. *Cephalaria demetrii* Bobrov – Головчатка Дмитрия. Пкч. Э. ЕКС₁₉₉₈.
360. *Cephalaria transsylvanica* (L.) Roem. et Schult. – Головчатка трансильванская. Оз. одн.
361. *Cephalaria uralensis* (Murray) Roem. et Schult. – Головчатка уральская. Пкч.
362. *Dipsacus laciniatus* L. – Ворсянка разрезная. Мон.
363. *Knautia arvensis* (L.) Coult. – Короставник полевой. Пол.
364. *Scabiosa argentea* L. – Скабиоза серебристая. Пкч.
365. *Scabiosa columbaria* L. – Скабиоза голубиная. Мон.
366. *Scabiosa micrantha* Desf. – Скабиоза мелкоцветковая. Оз. одн.
367. *Scabiosa rotata* M. Bieb. – Скабиоза колесовидная. Оз. одн.
368. *Valerianella carinata* Loisel. – Валерианелла килеватая. Оз. одн.
369. *Valerianella coronata* (L.) DC. – Валерианелла увенчанная. Оз. одн.
370. *Valerianella costata* (Steven) Betcke – Валерианелла ребристая. Оз. одн.
371. *Valerianella dentata* (L.) Pollich – Валерианелла зубчатая. Оз. одн.
372. *Valerianella lasiocarpa* (Steven) Betcke – Валерианелла пушистоплодная. Оз. одн.
373. *Valerianella locusta* (L.) Laterr. – Валерианелла колосковая. Оз. одн.
374. *Valerianella muricata* (Steven ex M. Bieb.) J.W. Loudon – Валерианелла усечённая. Оз. одн.
375. *Valerianella pumila* (L.) DC. – Валерианелла маленькая. Оз. одн.

376. *Valerianella turgida* (Steven) Betscke – Валерианелла вздутая. Оз. одн.
Сем. Caryophyllaceae Juss. – Гвоздичные
377. *Agrostemma githago* L. – Куколь обыкновенный. Яр. одн.
378. *Alsine media* L. (*Stellaria media* (L.) Vill.) – Алсине средняя, звёздчатка средняя. Оз. одн.
379. *Alsine neglecta* (Weihe) A. Löve et D. Löve (*Stellaria neglecta* Weihe) – Алсине незамеченная, звёздчатка незамеченная. Оз. одн.
380. *Alsine pallida* Dumort. (*Stellaria pallida* (Dumort.) Среп.) – Алсине бледная, звёздчатка бледная. Пол, Мон.
381. *Arenaria leptocladus* (Rchb.) Guss. – Песчанка тонковетвистая. Оз. одн.
382. *Arenaria serpyllifolia* L. – Песчанка тимьянолистная. Оз. одн.
383. *Bufonia parviflora* Griseb. (*Bufonia tenuifolia* auct. non L.) – Бюфония тонколистная. Оз. одн.
384. *Cerastium biebersteinii* DC. – Ясколка Биберштейна. Пкч. Э. ККУ, ЕКС¹⁹⁹⁸
385. *Cerastium brachypetalum* Desp. ex Pers. (*Cerastium tauricum* Spreng.) – Ясколка крымская. Оз. одн.
386. *Cerastium bulgaricum* Uechtr. (*Cerastium schmalhauseni* Pacz.) – Ясколка болгарская. Оз. одн. ЕКС¹⁹⁹⁸
387. *Cerastium glomeratum* Thuill. – Ясколка скученноцветковая. Оз. одн.
388. *Cerastium glutinosum* Fries – Ясколка липкая. Оз. одн.
389. *Cerastium holosteoides* Fries – Ясколка костенецевидная. Оз. одн.
390. *Cerastium perfoliatum* L. – Ясколка пронзённолистная. Оз. одн.
391. *Cerastium pumilum* Curtis (*Cerastium crassiusculum* Klokov) – Ясколка низкая. Оз. одн. ЕКС¹⁹⁹⁸
392. *Cerastium semidecandrum* L. (*Cerastium balearicum* F. Herm.) – Ясколка балеарская. Оз. одн.
393. *Coronaria coriacea* (Moench) Schischk. et Gorschk. – Горицвет кожистый. Пол.
394. *Dianthus capitatus* Balb. ex DC. – Гвоздика головчатая. Пол.
395. *Dianthus humilis* Willd. ex Ledeb. – Гвоздика низкая. Пкч.
396. *Dianthus marschallii* Schischk. – Гвоздика Маршалла. Пол. Э.
397. *Dianthus pseudarmeria* M. Bieb. – Гвоздика ложноармериевидная. Мон.
398. *Elisante noctiflora* (L.) Rupr. (*Silene noctiflora* L.) – Элизанта ночецветная. Мон.
399. *Elisante viscosa* (L.) Rupr. (*Silene viscosa* (L.) Pers.) – Элизанта липкая. Мон.
400. *Gypsophila perfoliata* L. – Качим пронзённолистный. Пол.
401. *Herniaria besseri* Fisch. ex Hornem. – Грыжник Бессера. Пкч (с).
402. *Holosteum marginatum* Fisch. et C. A. Mey. – Костенец окаймленный. Оз. одн. Добавлен в список на основании литературного источника (Didukh, 2004).
403. *Holosteum umbellatum* L. (*Holosteum subglutinosum* Klokov) – Костенец зонтичный. Оз. одн.
404. *Kohltrauschia prolifera* (L.) Kunth – Кольраушия побегоносная. Оз. одн.
405. *Melandrium album* (Mill.) Garcke – Дрёма белая. Пол (к).
406. *Melandrium latifolium* (Poir.) Maire (*Melandrium divaricatum* (Rchb.) Fenzl) – Дрёма широколистная. Пол.
407. *Minuartia adenotricha* Schischk. – Минуарция железистая. Пкч. Э.
408. *Minuartia euxina* Klokov – Минуарция черноморская. Пкч. Э.

409. *Minuartia glomerata* (M. Bieb.) Degen – Минуарция скученная. Мон.
410. *Minuartia hypanica* Klokov – Минуарция бугская. Оз. одн. В предыдущих списках приводился как *Minuartia hybrida* (Vill.) Schischk.
411. *Minuartia taurica* (Steven) Graebn. – Минуарция крымская. Пкч. Э. МСОП. Случайно пропущен в предыдущем списке.
412. *Oberna commutata* (Guss.) Ikonn. – Хлопушка смешиваемая. Пол. Добавлен на основании литературного источника (Екофлора України, 2002).
413. *Oberna crispata* (Steven) Ikonn. (*Oberna cserei* auct. non (Baumg.) Ikonn.) – Хлопушка курчавая. Пол. – Переопределён на основании исследования новых сборов.
414. *Otites densiflora* (D'Urv.) Grossh. (*Silene densiflora* D'Urv.) – Смолёвка густоцветковая. Мон.
415. *Paronychia cephalotes* (M. Bieb.) Besser – Приноготовник головчатый. Пкч (с).
416. *Pleconax subconica* (Friv.) Šourková (*Pleconax conica* (L.) Šourková p. p.) – Плеконакс полуконическая. Оз. одн.
417. *Saponaria glutinosa* M. Bieb. – Мыльнянка клейкая. Мон.
418. *Scleranthus annuus* L. – Дивала однолетняя. Оз. одн.
419. *Scleranthus perennis* L. – Дивала многолетняя. Пол.
420. *Silene dichotoma* Ehrh. – Смолёвка вильчатая. Мон.
421. *Silene italica* (L.) Pers. – Смолёвка итальянская. Пол.
422. *Silene longiflora* Ehrh. – Смолёвка длинноцветковая. Пк, Пкч.
423. *Silene supina* M. Bieb. (*Silene syreitschikowii* P. Smirn.) – Смолёвка Сырейщикова. Пкч.
424. *Spergularia media* (L.) C. Presl (*Spergularia maritima* (All.) Chiov.) – Торичник приморский. Пол, Мон.
425. *Stellaria graminea* L. – Звёздчатка злаковая. Пол.
426. *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert – Тысячеголов испанский. Яр. одн.
427. *Velezia rigida* L. – Велеция жёсткая. Оз. одн.
- Сем. Celastraceae R. Br. – Бересклетовые**
428. *Euonymus europaea* L. – Бересклет европейский. К.
429. *Euonymus latifolia* (L.) Mill. – Бересклет широколистный. К.
430. *Euonymus verrucosa* Scop. – Бересклет бородавчатый. К.
- Сем. Chenopodiaceae Vent. – Маревые**
431. *Atriplex aucheri* Moq. – Лебеда Ошера, лебеда широкоплодная. Обнаружен С. А. Свириным в 2012 г.
432. *Atriplex hortensis* L. – Лебеда садовая. Яр. одн. А.
433. *Atriplex micrantha* С. А. Мей. – Лебеда мелкоцветная, лебеда разносемянная. Яр. одн. Обнаружен Л. Н. Каменских в 2005 г., С. А. Свириным в 2012 г.
434. *Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit. – Лебеда продолговатолистная. Яр. одн. Обнаружен С. А. Свириным в 2012 г.
435. *Atriplex patula* L. – Лебеда раскидистая. Яр. одн.
436. *Atriplex prostrata* DC. (*Atriplex calotheca* auct. non (Rafn) Fr.) – Лебеда простёртая. Яр. одн.
437. *Atriplex sagittata* Borkh. (*Atriplex nitens* Schkuhr) – Лебеда стреловидная. Яр. одн.
438. *Atriplex tatarica* L. – Лебеда татарская. Яр. одн.
439. *Bassia prostrata* (L.) Beck (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.) – Бассия стелющаяся. Пк.

440. *Bassia scoparia* (L.) A. J. Scott (*Kochia scoparia* (L.) Schrad.) – Бассия веничная. Яр. одн. А.
441. *Bassia sedoides* (Pall.) Asch. – Бассия очитковидная. Яр. одн.
442. *Beta trigyna* Waldst. et Kit. – Свёкла трёхстолбиковая. Пол. ЕКС²⁰¹¹.
443. *Camphorosma monspeliaca* L. – Камфоросма монпельйская. Пкч (с).
444. *Ceratocarpus arenarius* L. – Рогач песчаный. Яр. одн (ш).
445. *Chenopodium album* L. – Марь белая. Яр. одн.
446. *Chenopodium hybridum* L. – Марь гибридная. Яр. одн.
447. *Chenopodium opulifolium* W. D. J. Koch et Ziz – Марь калинолистная. Яр. одн. Обнаружен С. А. Свириным в 2012 г.
448. *Chenopodium murale* L. – Марь степная. Яр. одн. Обнаружен С.А. Свириным в 2012 г.
449. *Chenopodium vulvaria* L. – Марь вонючая. Яр. одн.
450. *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. – Климакоптера раскидистая. Яр. одн.
451. *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge – Петросимония раскидистая. Яр. одн.
452. *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. – Петросимония супротивнолистная. Яр. одн (м).
453. *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk. – Петросимония трёхтычинковая. Яр. одн.
454. *Salsola laricina* Pall. – Солянка лиственничная. Пкч.
455. *Salsola soda* L. – Солянка содоносная. Яр. одн (м).
456. *Salsola tragus* L. subsp. *pontica* (Pall.) Rilke – Солянка понтийская. Яр. одн (м, с). Обнаружен С.А. Свириным в 2012 г.
457. *Salsola tragus* L. subsp. *ragus* (*Salsola australis* R. Вг. р. р.) – Солянка сорная. Яр. одн (м, с).
458. *Suaeda altissima* (L.) Pall. – Сведа высокая. Яр. одн (м).
459. *Suaeda prostrata* Pall. – Сведа стелющаяся. Яр. одн (м, с).
- Сем. Cistaceae Juss. – Ладанниковые**
460. *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. – Фумана лежачая. Кч.
461. *Helianthemum canum* (L.) Hornem. – Солнцецвет седой. Пкч (с). ККУ.
462. *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) DC. – Солнцецвет крупноцветковый. Пкч.
463. *Helianthemum lasiocarpum* Willk. – Солнцецвет мохнатоплодный. Оз. одн.
464. *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. – Солнцецвет монетолистный. Пкч (с).
465. *Helianthemum salicifolium* (L.) Mill. – Солнцецвет иволистный. Оз. одн.
466. *Helianthemum stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozdeeva – Солнцецвет Стевена. Пкч (с). Э.
- Сем. Cleomaceae Bercht. et J. Presl – Клеомовые**
467. *Cleome ornithopodioides* L. subsp. *canescens* (DC.) Tzvelev (*Cleome canescens* Steven ex DC.) – Клеома сероватая. Яр. одн. Э. ККУ.
- Сем. Colchicaceae DC. – Безвременниковые**
468. *Colchicum ancycense* V. L. Burtt – Безвременник анкарский. Пол. ККУ.
469. *Colchicum umbrosum* Steven – Безвременник теневой. Пол. ККУ.
- Сем. Convolvulaceae Juss. (включая Cuscutaceae Bercht. et J. Presl.) – Вьюнковые**
470. *Convolvulus arvensis* L. – Вьюнок полевой. Пол (л, к).
471. *Convolvulus cantabrica* L. – Вьюнок кантабрийский. Пол.
472. *Convolvulus holosericeus* M. Vieb. – Вьюнок шелковистый. Пкч.

473. *Convolvulus lineatus* L. – Вьюнок узколистный. Пкч (к).
 474. *Cuscuta alba* J. Presl et C. Presl – Повилика белая. Яр. одн (п, л).
 475. *Cuscuta approximata* Bab. – Повилика сближенная. Яр. одн (п, л).
 476. *Cuscuta epithymum* (L.) L. – Повилика тимьянная. Яр. одн (п, л).
 477. *Cuscuta monogyna* Vahl – Повилика одностолбиковая. Яр. одн (п, л).
 478. *Cuscuta tinei* Insenga – Повилика Тинео. Яр. одн (п, л).
Сем. Cornaceae Dumort. – Кизилловые
 479. *Cornus mas* L. – Кизил обыкновенный. К.
 480. *Cornus sanguinea* L. subsp. *australis* (С.А. Мей.) Jav. (*Swida australis* (С.А. Мей.) Pojark. ex Grossh.) – Свидина южная. К.
Сем. Crassulaceae J. St.-Hil. – Толстянковые
 481. *Petrosedum reflexum* L. (*Sedum rupestre* L., *Sedum reflexum* L.) – Скальноочиток отогнутый. Пол. А. Обнаружен Л.Н. Каменских в 2005 г. (Каменских, 2007).
 482. *Sedum acre* L. – Очиток едкий. Пол (м, у).
 483. *Sedum album* L. – Очиток белый. Мон.
 484. *Sedum caespitosum* (Cav.) DC. – Очиток дернистый. Оз. одн (м).
 485. *Sedum hispanicum* L. – Очиток испанский. Мон, Оз. одн (м).
 486. *Sedum pallidum* M. Bieb. – Очиток бледный. Мон, Оз. одн (м).
 487. *Sedum rubens* L. – Очиток краснеющий. Оз. одн (м).
Сем. Cucurbitaceae Juss. – Тыквенные
 488. *Bryonia alba* L. – Переступень белый. Пол (л).
Сем. Cyperaceae Juss. – Осоковые
 489. *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (*Scirpus maritimus* L.) – Клубнекамыш морской. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 490. *Carex contigua* Норре – Осока соседняя. Пол.
 491. *Carex flaca* Schreb. subsp. *serrulata* (Biv.) Greuter (*Carex cuspidata* Host) – Осока заострённая. Пол.
 492. *Carex distans* L. – Осока расставленная. Пол.
 493. *Carex divisa* Huds. – Осока раздельная. Пол.
 494. *Carex divulsa* Stokes subsp. *divulsa* – Осока прерванная. Пол.
 495. *Carex divulsa* Stokes subsp. *leersii* (Кнеуцк.) W. Koch. (*Carex polyphylla* Kar. et Kir.) – Осока многолистная. Пол.
 496. *Carex halleriana* Asso – Осока Галлера. Пол.
 497. *Carex hordeistichos* Vill. – Осока ячменерядная. Пол.
 498. *Carex humilis* Leyss – Осока низкая. Пол.
 499. *Carex liparocarpos* Gaudin – Осока блестящеплодная. Пол. ККУ.
 500. *Carex melanostachya* M. Bieb. ex Willd. – Осока черноколосая. Пол.
 501. *Carex michelii* Host – Осока Микели. Пол.
 502. *Carex otrubae* Podr. – Осока Отрубь. Пол.
 503. *Carex pallescens* L. – Осока бледноватая. Пол.
 504. *Carex praecoх* Schreb. – Осока ранняя. Пол.
 505. *Carex tomentosa* L. – Осока шерстистая. Пол.
 506. *Carex vulpina* L. – Осока лисья. Пол.
 507. *Cyperus fuscus* L. – Сыть чёрно-бурая. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
 508. *Cyperus glaber* L. – Сыть гладкая. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
 509. *Cyperus longus* L. – Сыть длинная. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 510. *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. – Болотница болотная. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

Сем. Dioscoreaceae R. Br. – Диоскорейные

511. *Tamus communis* L. – Тамус обыкновенный. Пол (л).

Сем. Elaeagnaceae Juss. – Лоховые

512. *Elaeagnus angustifolia* L.* – Лох узколистный. Д, К, А.

Сем. Euphorbiaceae Juss. – Молочайные

513. *Andrachne telephioides* L. – Андрахна телефиевидная. Пкч.

514. *Euphorbia agraria* M. Bieb. – Молочай пашенный. Пол (к).

515. *Euphorbia amygdaloides* L. – Молочай миндалевидный. Пол (к).

516. *Euphorbia chamaesyce* L. – Молочай мелкосмоковник. Яр. одн (с).

517. *Euphorbia falcata* L. – Молочай серповидный. Яр. одн.

518. *Euphorbia helioscopia* L. – Молочай солнцегляд. Оз. одн.

519. *Euphorbia humifusa* Willd. ex Schlecht. – Молочай приземистый. Яр. одн (с). А.

520. *Euphorbia ledebourii* Boiss. – Молочай Ледебюра. Яр. одн.

521. *Euphorbia myrsinites* L. – Молочай миртолистный. Пол.

522. *Euphorbia paralias* L. – Молочай прибрежный. Пкч. ККЧМ.

523. *Euphorbia peplis* L. – Молочай бутерлак. Яр. одн (с). ККЧМ.

524. *Euphorbia petrophila* C. A. Mey. – Молочай камнелюбивый. Пкч.

525. *Euphorbia seguierana* Neck. – Молочай Сегиеров. Пол (к).

526. *Euphorbia stricta* L. – Молочай прямой. Оз. одн, Яр. одн.

527. *Euphorbia taurinensis* All. (*Euphorbia graeca* Boiss. et Sprun.) – Молочай туринский. Яр. одн.

528. *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit. (*Euphorbia waldsteinii* (Soják) Czer.) – Молочай Вальдштейна. Пол.

529. *Mercurialis annua* L. – Пролесник однолетний. Оз. одн.

530. *Mercurialis perennis* L. – Пролесник многолетний. Пол.

Сем. Fabaceae Lindl. (Papilionaceae, включая Caesalpinjiaceae) – Бобовые

531. *Anthyllis vulneraria* L. subsp. *boissieri* (Sagorski) Bornm. (*Anthyllis taurica* Juz.) – Язвенник Буасье. Пол, Мон.

532. *Astragalus albidus* Waldst. et Kit. (*Astragalus dealbatus* Pall., *Astragalus tarchancuticus* Boriss.) – Астрагал беловатый. Пкч. ККУ (в ККУ указывается под синонимом – *Astragalus glaucus* M. Bieb.).

533. *Astragalus amacantha* M. Bieb. – Астрагал колючковый. К, Кч. ККУ, МСОП, ЕКС_{1998, 2011}.

534. *Astragalus cicer* L. – Астрагал нутовый. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

535. *Astragalus corniculatus* M. Bieb. – Астрагал рожковый. Пкч.

536. *Astragalus dolichophyllus* Pall. – Астрагал длиннолистный. Пкч.

537. *Astragalus glycyphyllos* L. – Астрагал солодколистный. Пол.

538. *Astragalus guttatus* Banks et Sol. (*Astragalus striatellus* Pall. ex M. Bieb.) – Астрагал капельный. Оз. одн.

539. *Astragalus hamosus* L. (*Astragalus brachyceras* Ledeb.) – Астрагал крючковатый. Оз. одн.

540. *Astragalus onobrychis* L. – Астрагал эспарцетный. Пол.

541. *Astragalus oxyglottis* M. Bieb. – Астрагал остроплодный. Оз. одн.

542. *Astragalus ponticus* Pall. – Астрагал понтийский. Пол. ККУ.

543. *Astragalus reduncus* Pall. (*Astragalus similis* Boriss.) – Астрагал изогнутый. Пкч. ККУ, ЕКС₁₉₉₈, МСОП, БК.

544. *Astragalus rupifragus* Pall. – Астрагал камнеломный. Пкч.

545. *Astragalus subuliformis* DC. – Астрагал шиловидный. Пкч.

546. *Astragalus suprapilosus* Gontsch. – Астрагал сверхуволосясты. Пкч. Э.
ЕКС¹⁹⁹⁸.
547. *Astragalus tenuifolius* L. (*Astragalus tauricus* Pall.) – Астрагал тонколистный. Пкч.
548. *Astragalus testiculatus* Pall. – Астрагал яичкоплодный. Пкч. ККУ.
549. *Astragalus utriger* Pall. – Астрагал пузыристый. Пкч.
550. *Cercis siliquastrum* L.* – Церцис европейский, иудино дерево. А.
551. *Coronilla coronata* L. – Вязель увенчанный. Пол.
552. *Coronilla scorpioides* (L.) Koch – Вязель завитой. Оз. одн.
553. *Cytisus ruthenicus* Wol. (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova) – Ракитник русский. К.
554. *Dorycnium pentaphyllum* Scop. subsp. *herbaceum* (Vill.) Rouy (*Dorycnium herbaceum* Vill.) – Дорикниум травянистый. Пол.
555. *Genista albida* Willd. (*Genista godetii* Sprach) – Дрок беловатый. Кч (с).
556. *Genista depressa* M. Bieb. – Дрок прижатый. Кч (с).
557. *Genista juzepczukii* Tzvelev (*Genista pilosa* auct. non L.) – Дрок Юзепчука. Кч (с).
558. *Gleditsia triacanthos* L.* – Гледичия трёхколючковая. А.
559. *Hippocrepis emerus* (L.) Lassen subsp. *emeroides* (Boiss. et Sprun.) Lassen (*Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun.) – Вязель эмеровый. К.
560. *Hedysarum candidum* M. Bieb. – Копеечник бледный. Пкч.
561. *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. – Копеечник крымский. Пкч.
562. *Laburnum anagyroides* Medik.* – Бобовник обыкновенный, золотой дождь. К. А.
563. *Lathyrus aphaca* L. – Чина безлисточковая. Оз. одн.
564. *Lathyrus cicera* L. – Чина нутовая. Оз. одн. ЕКС²⁰¹¹.
565. *Lathyrus hirsutus* L. – Чина мохнатая. Оз. одн (л). ЕКС²⁰¹¹.
566. *Lathyrus niger* (L.) Bernh. (*Orobis niger* L.) – Чина чёрная. Пол.
567. *Lathyrus nissolia* L. – Чина злаколистная. Оз. одн.
568. *Lathyrus pallescens* (M. Bieb.) K. Koch – Чина бледнеющая. Пол.
569. *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke – Чина венгерская. Пол.
570. *Lathyrus pratensis* L. – Чина луговая. Пол (л).
571. *Lathyrus rotundifolius* Willd. – Чина круглолистная. Пол (л). ЕКС²⁰¹¹.
572. *Lathyrus sphaericus* Retz. – Чина шаровидная. Оз. одн.
573. *Lathyrus tuberosus* L. – Чина клубненосная. Пол (л). ЕКС²⁰¹¹.
574. *Lens ervoides* (Brign.) Grande – Чечевица ложная. Оз. одн. ЕКС²⁰¹¹.
575. *Lens nigricans* (M. Bieb.) Godr. – Чечевица черноватая. Оз. одн. ЕКС²⁰¹¹.
576. *Lotus corniculatus* L. – Лядвенец рогатый. Пол. ЕКС²⁰¹¹.
577. *Lotus glaber* Mill. (*Lotus tenuis* Waldst. et Kit. ex Willd.) – Лядвенец тонкий. Пол (с).
578. *Lotus maritimus* L. (*Tetragonolobus maritimus* (L.) Roth.) – Лядвенец приморский. Пол. ККЧМ.
579. *Medicago arabica* (L.) Huds. – Люцерна аравийская. Оз. одн (с). ЕКС²⁰¹¹.
580. *Medicago cretacea* M. Bieb. (*Melissitus cretaceus* (M. Bieb.) Latsch.) – Люцерна меловая. Пкч. ЕКС²⁰¹¹.
581. *Medicago falcata* L. (*Medicago glandulosa* (Mert. et Koch) David, *Medicago romanica* Prod.) – Люцерна серповидная. Пол (с).
582. *Medicago fischeriana* (Ser.) Trautv. (*Trigonella fischerana* Ser.) – Люцерна Фишера. Оз. одн. ЕКС²⁰¹¹.
583. *Medicago lupulina* L. – Люцерна хмелевидная. Мон, Оз. одн (с). ЕКС²⁰¹¹.

584. *Medicago medicaginoides* (Retz.) E. Small (*Trigonella striata* L. f.) – Па-
житник тонкий. Оз. одн. Случайно пропущен в предыдущем списке. Обнаружен
Л. Н. Каменских в 1992 г. ЕКС₂₀₁₁.
585. *Medicago minima* (L.) L. – Люцерна маленькая. Оз. одн (с). ЕКС₂₀₁₁.
586. *Medicago monspeliaca* L. Trautv. (*Trigonella monspeliaca* L.) – Па-
житник монпельский. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
587. *Medicago orbicularis* (L.) Bartal. – Люцерна округлая. Оз. одн (с).
ЕКС₂₀₁₁.
588. *Medicago rigidula* (L.) All. (*Medicago agrestis* Ten.) – Люцерна жестко-
ватая. Оз. одн (с). ЕКС₂₀₁₁.
589. *Medicago sativa* L. – Люцерна посевная. Пол. А. ЕКС₂₀₁₁.
590. *Melilotus albus* Medik. – Донник белый. Мон. ЕКС₂₀₁₁.
591. *Melilotus neapolitanus* Ten. – Донник неаполитанский. Оз. одн.
592. *Melilotus officinalis* (L.) Pall. – Донник лекарственный. Мон. ЕКС₂₀₁₁.
593. *Melilotus tauricus* (M. Bieb.) Ser. – Донник крымский. Мон, Оз. одн.
594. *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. subsp. *miniata* (Steven) P. W. Ball (*Ono-
brychis miniata* Steven) – Эспарцет киноварно-красный. Пол.
595. *Onobrychis gracilis* Besser – Эспарцет грациозный. Пол.
596. *Onobrychis pallasii* (Willd.) M. Bieb. – Эспарцет Палласа. Пол. Э. ККУ,
МСОП.
597. *Onobrychis transcaucasica* Grossh. – Эспарцет закавказский. Пол.
598. *Ononis spinosa* L. subsp. *hircina* (Jacq.) Gams (*Ononis arvensis* L.) –
Стальник козлиный. Пол.
599. *Ononis spinosa* L. subsp. *leiosperma* (Boiss.) Sirj. (*Ononis leiosperma*
Boiss.) – Стальник гладкосемянный. Пол.
600. *Ononis pusilla* L. – Стальник маленький. Пкч.
601. *Oxytropis pallasii* Pers. – Остролодочник Палласа. Пол.
602. *Oxytropis pilosa* (L.) DC. – Остролодочник волосистый. Пол.
603. *Pisum sativum* L. subsp. *elatius* (M. Bieb.) Asch. et Graebn. (*Pisum elatius*
M. Bieb.) – Горох высокий. Оз. одн (л). СП. ККУ, ЕКС₂₀₁₁.
604. *Securigera varia* (L.) Lassen (*Coronilla varia* L.) – Секироплодник пё-
стрый. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
605. *Trifolium alpestre* L. – Клевер альпийский. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
606. *Trifolium ambiguum* M. Bieb. – Клевер сходный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
607. *Trifolium angustifolium* L. – Клевер узколистный. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
608. *Trifolium arvense* L. – Клевер пашенный. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
609. *Trifolium campestre* Schreb. – Клевер полевой. Оз. одн.
610. *Trifolium caucasicum* Tausch – Клевер кавказский. Пол.
611. *Trifolium diffusum* Ehrh. – Клевер раскидистый. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
612. *Trifolium fragiferum* L. subsp. *bonannii* (C. Presl) Soják (*Trifolium bonan-
nii* C. Presl) – Клевер Бонанна. Пол (у).
613. *Trifolium fragiferum* L. subsp. *fragiferum* – Клевер земляничный. Пол (у).
614. *Trifolium hirtum* All. – Клевер мохнатый. Оз. одн.
615. *Trifolium hybridum* L. – Клевер гибридный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
616. *Trifolium leucanthum* M. Bieb. – Клевер бледноцветковый. Оз. одн.
617. *Trifolium medium* L. – Клевер средний. Пол.
618. *Trifolium pratense* L. – Клевер луговой. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
619. *Trifolium repens* L. – Клевер ползучий. Пол (у). ЕКС₂₀₁₁.
620. *Trifolium scabrum* L. – Клевер шершавый. Оз. одн.
621. *Trifolium striatum* L. – Клевер ребристый. Оз. одн.

622. *Trigonella coerulescens* (M. Bieb.) Halacsy – Пажитник голубоватый. Оз. одн.
623. *Trigonella gladiata* Steven et M. Bieb. – Пажитник мечевидный. Оз. одн.
624. *Vicia anatolica* Turrill – Вика азиатская. Оз. одн (л).
625. *Vicia bithynica* (L.) L. – Вика вифинская. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
626. *Vicia cracca* L. – Вика мышьяная. Пол (л).
627. *Vicia ervilia* (L.) Willd. – Вика чечевицеобразная. Оз. одн (л). А. ЕКС₂₀₁₁.
628. *Vicia grandiflora* Scop. – Вика крупноцветковая. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
629. *Vicia hirsuta* (L.) S. F. Gray – Вика волосистая. Оз. одн (л).
630. *Vicia hybrida* L. – Вика гибридная. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
631. *Vicia lathyroides* L. – Вика чиновидная. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
632. *Vicia narbonensis* L. – Вика нарбонская. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
633. *Vicia pannonica* Crantz subsp. *pannonica* – Вика паннонская. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
634. *Vicia pannonica* Crantz subsp. *striata* (M. Bieb.) Nyman (*Vicia striata* M. Bieb.) – Вика полосатая. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
635. *Vicia peregrina* L. – Вика иноземная. Оз. одн (л).
636. *Vicia sativa* L. subsp. *amphicarpa* (Dorthes.) Asch. (*Vicia amphicarpa* Dorthes) – Вика двоякоплодная. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
637. *Vicia sativa* L. subsp. *cordata* (Hoppe) Asch. et Graebn. (*Vicia cordata* Wulfen ex Hoppe) – Вика сердцевидная. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
638. *Vicia sativa* L. subsp. *nigra* (L.) Ehrh. (*Vicia angustifolia* Reichard, *Vicia pilosa* M. Bieb.) – Вика узколистная. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
639. *Vicia sativa* L. subsp. *sativa* – Вика посевная. Оз. одн (л). ЕКС₂₀₁₁.
640. *Vicia tenuifolia* Roth subsp. *dalmatica* (A. Kern.) Greuter (*Vicia asiatica* (Frey) Grossh., *Vicia dalmatica* A. Kerner) – Вика далматская. Пол (л).
641. *Vicia tenuifolia* Roth subsp. *tenuifolia* – Вика тонколистная. Пол (л).
642. *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. – Вика четырёхсемянная. Оз. одн (л).
- Сем. Fagaceae Dumort – Буковые**
643. *Quercus petraea* Liebl. – Дуб скальный. Д.
644. *Quercus pubescens* Willd. – Дуб пушистый. Д.
645. *Quercus robur* L. – Дуб черешчатый. Д.
- Сем. Gentianaceae Juss. – Горечавковые**
646. *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. – Блейкстония пронзённолистная. Оз. одн.
647. *Centaurium erythraea* subsp. *turcicum* (Velen.) Melderis (*Centaurium erythraea* Rafn p. p.) – Золототысячник турецкий. Оз. одн.
648. *Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce (*Centaurium meyeri* (Bunge) Druce) – Золототысячник красивый. Оз. одн.
649. *Centaurium spicatum* (L.) Fritsch – Золототысячник колосовидный. Яр. одн.
- Сем. Geraniaceae Juss. – Гераниевые**
650. *Erodium ciconium* (L.) L'Her. – Аистник длинноклювый. Оз. одн.
651. *Erodium cicutarium* (L.) L'Her – Аистник цикutowый. Оз. одн.
652. *Geranium columbinum* L. – Герань голубиная. Оз. одн.
653. *Geranium dissectum* L. – Герань рассечённая. Оз. одн.
654. *Geranium divaricatum* Ehrh. – Герань растопыренная. Оз. одн.
655. *Geranium lucidum* L. – Герань блестящая. Оз. одн.
656. *Geranium molle* L. – Герань мягкая. Оз. одн.
657. *Geranium purpureum* Vill. – Герань пурпурная. Оз. одн.
658. *Geranium pusillum* L. – Герань маленькая. Оз. одн.
659. *Geranium robertianum* L. – Герань Роберта. Оз. одн.

660. *Geranium rotundifolium* L. – Герань круглолистная. Оз. одн.
 661. *Geranium sanguineum* L. – Герань кроваво-красная. Пол.
 662. *Geranium tuberosum* L. – Герань клубненосная. Пол.
Сем. Heliotropiaceae Schrad. – Гелиотропные
 663. *Argusia sibirica* (L.) Dandy – Аргузия сибирская. Пол (к).
 664. *Heliotropium ellipticum* Ledeb. – Гелиотроп эллиптический. Яр. одн.
 665. *Heliotropium europaeum* L. – Гелиотроп европейский. Яр. одн.
 666. *Heliotropium suaveolens* M. Bieb. – Гелиотроп душистый. Яр. одн.
Сем. Hypericaceae Juss. (Guttiferae Juss.) – Зверобойные
 667. *Hypericum elongatum* Rchb. (*Hypericum hyssopifolium* Chaix p. p.) – Зверобой удлинённый. Пкч.
 668. *Hypericum perforatum* L. – Зверобой продырявленный. Пол.
Сем. Iridaceae Juss. – Касатиковые
 669. *Crocus angustifolius* Weston – Шафран узколистный. Пол (в). ККУ, МСОП.
 670. *Crocus pallasii* Goldb. – Шафран Палласа. Пол (в). ККУ.
 671. *Crocus speciosus* M. Bieb. – Шафран прекрасный. Пол (в). ККУ.
 672. *Iris pumila* L. – Касатик низкий, ирис низкий. Пол.
Сем. Juglandaceae Juss. – Ореховые
 673. *Juglans regia* L.* – Орех грецкий. Д. А.
Сем. Juncaceae Juss. – Ситниковые
 674. *Juncus articulatus* L. – Ситник членистый. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 675. *Juncus bufonius* L. – Ситник жабий. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
 676. *Juncus compressus* Jacq. – Ситник сплюснутый. Пол.
 677. *Juncus gerardii* Loisel. – Ситник Жерара. Пол.
 678. *Juncus inflexus* L. – Ситник склоняющийся. Пол.
 679. *Juncus maritimus* Lam. – Ситник морской. Пол.
 680. *Juncus ranarius* Songeon et E. P. Perrier – Ситник лягушачий. Обнаружен Л.Н. Каменских в 2004 г. (Каменских, 2007).
Сем. Lamiaceae Martinov (Labiatae Juss.) – Губоцветные
 681. *Ajuga chamaepitys* (L.) Schreb. subsp. *chia* (Schreb.) Arcang. (*Ajuga chia* Schreb.) – Живучка хиосская. Пол, Мон.
 682. *Ajuga laxmannii* (Murray) Benth. – Живучка Лаксмана. Пол.
 683. *Ajuga mollis* Gladkova – Живучка мягкая. Пол, Мон.
 684. *Ajuga orientalis* L. – Живучка восточная. Пол.
 685. *Ballota nigra* L. – Белокудренник чёрный. Пол.
 686. *Clinopodium acinos* (L.) Kuntze (*Acinos eglandulosus* Klokov) – Пахучка душевковая. Мон.
 687. *Clinopodium graveolens* (M. Bieb.) Kuntze subsp. *rotundifolium* (Pers.) Govaerts (*Acinos rotundifolius* Pers.) – Пахучка душистая. Оз. одн.
 688. *Clinopodium vulgare* L. – Пахучка обыкновенная. Пол.
 689. *Glechoma hederacea* L. – Будра плющевидная. Пол.
 690. *Lamium amplexicaule* L. – Яснотка стеблеобъемлющая. Оз. одн.
 691. *Lamium maculatum* (L.) L. – Яснотка крапчатая. Пол.
 692. *Lamium purpureum* L. – Яснотка пурпурная. Оз. одн.
 693. *Leonurus quinquelobatus* Gilib. – Пустырник пятилопастный. Пол.
 694. *Lycopus europaeus* L. – Зюзник европейский. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 695. *Marrubium anisodon* K. Koch (Лазьков, 2011) (*Marrubium vulgare* auct. non L.) – Шандра разнозубчатая. Пол. Ранее был ошибочно определён как *Marrubium vulgare* L.

696. *Marrubium peregrinum* L. (*Marrubium praesox* Janka) – Шандра чужеземная. Пол.
697. *Melissa officinalis* L. – Мелисса лекарственная. Пол.
698. *Mentha longifolia* (L.) L. – Мята длиннолистная. Пол.
699. *Mentha micrantha* (Fisch. ex Benth.) Heinr. Braun – Мята мелкоцветковая. Яр. одн. А.
700. *Mentha pulegium* L. – Мята блошиная. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
701. *Nepeta cataria* L. – Котовник кошачий. Пол.
702. *Nepeta nuda* L. (*Nepeta pannonica* L.) – Котовник голый. Пол.
703. *Nepeta ucranica* L. subsp. *parviflora* (M. Bieb.) M. Masclans de Bolos (*Nepeta parviflora* M. Bieb.) – Котовник мелкоцветковый. Пол.
704. *Origanum vulgare* L. – Душица обыкновенная. Пол.
705. *Phlomis herba-venti* L. subsp. *pungens* (Willd.) Maire ex De Filippis (*Phlomis taurica* Hartwiss ex Bunge) – Зопник колючий. Пол (ш).
706. *Phlomis tuberosa* L. – Зопник клубненосный. Пол.
707. *Prunella laciniata* (L.) L. – Черноголовка разрезная. Пол.
708. *Prunella vulgaris* L. – Черноголовка обыкновенная. Пол.
709. *Salvia aethiopsis* L. – Шалфей эфиопский. Пол, Мон (ш).
710. *Salvia nemorosa* L. subsp. *pseudosylvestris* (Stapf) Bornm. (*Salvia tesquicola* Klokov et Pobed.) – Шалфей ложнолесной. Пол.
711. *Salvia nutans* L. – Шалфей поникающий. Пол.
712. *Salvia scabiosifolia* Lam. s. l. – Шалфей скабиозолистный. Пк. ККУ, МСОП, ЕКС₁₉₉₈.
713. *Salvia sclarea* L. – Шалфей мускатный. Пол, Мон.
714. *Salvia tomentosa* Mill. – Шалфей шерстистый. Пк.
715. *Salvia verticillata* L. – Шалфей мутовчатый. Пол.
716. *Salvia viridis* L. (*Salvia horminum* L.) – Шалфей зелёный. Оз. одн.
717. *Scutellaria altissima* L. – Шлемник высочайший. Пол.
718. *Scutellaria orientalis* L. – Шлемник восточный. Пкч.
719. *Sideritis montana* L. – Железница горная. Оз. одн.
720. *Sideritis syriaca* L. subsp. *catillaris* (Juz.) Gladkova (*Sideritis catillaris* Juz.) – Железница блюдцевидная. Пк. Э.
721. *Stachys angustifolia* M. Bieb. – Чистец узколистый. Пол. ККУ.
722. *Stachys annua* (L.) L. – Чистец однолетний. Яр. одн.
723. *Stachys atherocalyx* K. Koch – Чистец остисточашечковый. Пол.
724. *Stachys cretica* L. – Чистец критский. Пол.
725. *Stachys palustris* L. – Чистец болотный. Пол.
726. *Stachys sylvatica* L. – Чистец лесной. Пол.
727. *Teucrium chamaedrys* L. – Дубровник обыкновенный. Пкч.
728. *Teucrium montanum* L. (*Teucrium jailae* Juz.) – Дубровник горный. Пкч (с).
729. *Teucrium polium* L. – Дубровник белый. Пкч.
730. *Teucrium scordium* L. subsp. *scordioides* (Schreb.) Arcang. (*Teucrium scordioides* Schreb.) – Дубровник скордиевидный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
731. *Thymus kosteleckyanus* Opiz (*Thymus dzevanovskyi* Klokov et Des.-Shost.) – Тимьян костелевский. Пкч (у). ЕКС₁₉₉₈.
732. *Thymus pulegioides* L. subsp. *pannonicus* (All.) Kerguelen (*Thymus marschallianus* Willd.) – Тимьян Маршаллов. Пкч (у). А.
733. *Thymus roegneri* K. Koch (*Thymus callieri* Borb. ex Velen., *Thymus hirsutus* M. Bieb.) – Тимьян Калье. Пкч (у).

734. *Thymus tauricus* Klokov et Des.-Shost. (*Thymus pseudohumillimus* Klokov et Des.-Shost.) – Тимьян крымский. Пкч (у).

735. *Ziziphora capitata* L. – Зизифора головчатая. Яр. одн.

736. *Ziziphora taurica* M. Bieb. – Зизифора крымская. Яр. одн.

Сем. Liliaceae Juss. – Лилейные

737. *Gagea bohémica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f. (*Gagea callieri* Pasch.) – Гусиный лук богемский. Пол (в). ЕКС₁₉₉₈.

738. *Gagea dubia* Terr. – Гусиный лук сомнительный. Пол (в).

739. *Gagea germaniae* Grossh. – Гусиный лук Жермены. Пол.

740. *Gagea taurica* Steven – Гусиный лук крымский. Пол (н).

741. *Gagea transversalis* Steven – Гусиный лук поперечный. Пол (в).

742. *Gagea villosa* (M. Bieb.) Sweet – Гусиный лук мохнатый. Пол (в).

743. *Tulipa suaveolens* Roth (*Tulipa schrenkii* Regel) – Тюльпан душистый. Пол. ККУ.

Сем. Linaceae DC. ex Perled – Льновые

744. *Linum austriacum* L. subsp. *austriacum* – Лен австрийский. Пол.

745. *Linum austriacum* L. subsp. *marschallianum* (Juz.) Greuter et Burdet (*Linum marschallianum* Juz.) – Лен Маршаллов. Пол.

746. *Linum corymbulosum* Rchb. – Лен щиточковый. Оз. одн.

747. *Linum hirsutum* L. subsp. *lanuginosum* (Juz.) Egor. (*Linum lanuginosum* Juz.) – Лен шерстистый. Мон.

748. *Linum nervosum* Waldst. et Kit. (*Linum aucheri* auct. non Planch.) – Лен жилковатый. Пол (к).

749. *Linum nodiflorum* L. – Лен узлоцветковый. Оз. одн.

750. *Linum pallasianum* Schult. – Лен Палласов. Пол (к). Э. ККУ.

751. *Linum squamulosum* Rudolphi (*Linum euxinum* Juz.) – Лен эвксинский. Пол.

752. *Linum tauricum* Willd. – Лен крымский. Пол (к).

753. *Linum tenuifolium* L. – Лен тонколистный. Пол.

Сем. Lythraceae J. St.-Hil. – Дербенниковые

754. *Lythrum hyssopifolia* L. – Дербенник иссополистный. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.

755. *Lythrum salicaria* L. – Дербенник иволистный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

756. *Lythrum tribracteatum* Salzm. ex Spreng. – Дербенник трехприцветниковый. Яр. одн. ЕКС₂₀₁₁.

757. *Lythrum virgatum* L. – Дербенник лозный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

Сем. Malvaceae Juss. (включая Tiliaceae Juss.) – Мальвовые

758. *Alcea taurica* Pjin – Шток-роза крымская. Пол.

759. *Althaea cannabina* L. – Алтей коноплевый. Пол.

760. *Althaea hirsuta* L. – Алтей жестковолосистый. Мон.

761. *Althaea narbonensis* Roug. ex Cav. – Алтей нарбонский. Пол.

762. *Hibiscus trionum* L. – Гибискус тройчатый. Яр. одн.

763. *Lavatera thuringiaca* L. – Хатьма тюрингенская. Пол.

764. *Malva erecta* J. Presl et C. Presl – Просвирник прямостоячий. Пол.

765. *Malva neglecta* Wallr. – Просвирник пренебреженный. Пол, Мон, Оз. одн.

766. *Malva sylvestris* L. – Просвирник лесной. Пол.

767. *Malvella sherardiana* (L.) Jaub. et Spach – Мальвочка Жерара. Пол.

768. *Tilia begoniifolia* Steven – Липа бегониелистная. Д.

769. *Tilia dasystyla* Steven – Липа пушистостолбиковая. Д. ККУ, ЕКС₁₉₉₈.

Сем. Moraceae Link. – Тутовые

770. *Ficus carica* L.* – Инжир, смоковница обыкновенная. Д. А.

771. *Maclura pomifera* (Rafin.) Schneid.* – Маклюра яблоконосная. Д. А.

772. *Morus alba* L.* – Шелковица белая. Д. А.

773. *Morus nigra* L.* – Шелковица чёрная. Д. А.

Сем. Nitrariaceae Lindl. (включая Peganaceae (Engl.) Tieghem ex Takht.) –

Селитрянковые

774. *Peganum harmala* L. – Гармала обыкновенная. Пол.

Сем. Oleaceae Hoffmanns. et Link – Маслиновые

775. *Fraxinus angustifolia* Vahl. subsp. *angustifolia* – Ясень узколистный. Д.

776. *Fraxinus angustifolia* Vahl. subsp. *oxycarpa* (Willd.) Franko et Rocha Afonso (*Fraxinus oxycarpa* Willd.) – Ясень остроплодный. Д.

777. *Fraxinus angustifolia* Vahl. subsp. *syriaca* (Boiss.) Yalt. (*Fraxinus syriaca* Boiss.) – Ясень сирийский. Д.

778. *Fraxinus excelsior* L. subsp. *coriariifolia* (Scheele) A. E. Murray (*Fraxinus coriariifolia* Scheele) – Ясень сумахолистный. Д.

779. *Fraxinus excelsior* L. subsp. *excelsior* – Ясень высокий. Д.

780. *Jasminum fruticans* L. – Жасмин кустарниковый. К.

781. *Ligustrum vulgare* L. – Бирючина обыкновенная. К.

Сем. Onagraceae Juss. – Кипрейные

782. *Epilobium hirsutum* L. – Кипрей мохнатый. Пол.

783. *Epilobium lamyi* F. Schultz – Кипрей Лами. Пол. Обнаружен С. А. Свириным в 2011 г.

784. *Epilobium roseum* Schreb. – Кипрей розовый. Пол.

785. *Epilobium tetragonum* L. – Кипрей четырёхгранный. Пол.

Сем. Orchidaceae Juss. – Орхидные

786. *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. – Анакамптис пирамидальный. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

787. *Anacamptis morio* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon et M. W. Chase subsp. *caucasica* (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr. (*Orchis morio* L. p. p., *Orchis picta* auct. non Loisel.) – Анакамптис кавказский. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

788. *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce – Пыльцеголовник крупноцветковый. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

789. *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch – Пыльцеголовник длиннолистный. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

790. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. – Пыльцеголовник красный. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

791. *Dactylorhiza romana* (Seb.) Soó – Пальчатокоренник римский. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

792. *Epipactis condensata* Boiss. (Efimov, 2008; Fateryga et al., 2014) – Дремлик уплотнённый. Пол. СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁. Идентифицирован П. Г. Ефимовым по старым гербарным сборам. Большая часть материала по этому виду из Крыма была переопределена нами как *Epipactis krymmontana* Kreutz, Fateryga et Efimov – новый вид, описанный из Белогорского района Крыма, близкий к *Epipactis condensata*. Материал из Карадагского природного заповедника не был переопределён, поскольку старые гербарные листы не позволяют с уверенностью отнести его ни к *Epipactis condensata*, ни к *Epipactis krymmontana* (Fateryga et al., 2014). В последней сводке орхидных Крыма (Fateryga, Kreutz, 2014) *Epipactis condensata* был провизорно исключён из флоры полуострова, поэтому произрастание его на Карадаге требует подтверждения.

793. *Epipactis helleborine* (L.) Crantz s. l. – Дремлик морозниковый, дремлик чемерицевидный. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁. Согласно последним данным

(Fateryga, Kreutz, 2014), этот полиморфный вид в Крыму представлен подвидами *Epipactis helleborine* (L.) Crantz subsp. *levantina* Kreutz, Óvári et Shifman и *Epipactis helleborine* (L.) Crantz subsp. *orbicularis* (K. Richt.) E. Klein, из которых на Карадаге отмечен только первый, однако, возможно, он идентичен *Epipactis turcica* Kreutz. Таксономия этой группы видов требует более детального изучения.

794. *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw. – Дремлик мелколистный. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

795. *Epipactis palustris* (L.) Crantz – Дремлик болотный. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

796. *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng. – Ремнелепестник козий. Пол. ККУ, ЕКС_{1998, 2011}, БК, СИТЕС.

797. *Limodorum abortivum* (L.) Sw. – Лимодорум недоразвитый. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

798. *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – Гнездовка настоящая. Пол (г). ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

799. *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman, Pridgeon et M. W. Chase (*Orchis tridentata* Scop.) – Неоттинея трёхзубчатая. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

800. *Ophrys oestriifera* M. Bieb. – Офрис оводоносная. Пол. ККУ, ЕКС_{1998, 2011}, БК, СИТЕС.

801. *Orchis mascula* (L.) L. – Ятрышник мужской. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

802. *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. – Ятрышник мелкоточечный. Пол. ККУ, БК, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

803. *Orchis purpurea* Huds. – Ятрышник пурпурный. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

804. *Orchis simia* Lam. – Ятрышник обезьяний. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

805. *Platanthera chlorantha* (Cust.) Rchb. – Любка зеленоцветковая. Пол. ККУ, СИТЕС, ЕКС₂₀₁₁.

Сем. Orobanchaceae Vent. – Заразиховые (частично включая Scrophulariaceae Juss.)

806. *Melampyrum arvense* L. (*Melampyrum argyrocotum* Steud.) – Марьяник полевой. Яр. одн (г).

807. *Odontites luteus* (L.) Clairv. (*Orphantha lutea* (L.) Kerner ex Wettst.) – Зубчатка жёлтая. Яр. одн (г).

808. *Odontites vulgaris* Moench – Зубчатка обыкновенная. Яр. одн (г).

809. *Orobanche alba* Willd. – Заразиха белая. Пол (п).

810. *Orobanche cernua* Loefl. – Заразиха поникшая. Пол (п). Обнаружен А.В. Фатерыгой в 2013 г.

811. *Orobanche lanuginosa* (C. A. Mey.) Greuter et Burdet (*Orobanche caesia* Rchb.) – Заразиха голубая. Пол (п).

812. *Orobanche cumanica* Wallr. – Заразиха подсолнечная. Пол (п).

813. *Orobanche kochii* F. W. Schultz (*Orobanche elatior* auct. non Sutton) – Заразиха Коха. Пол (п). Ранее был ошибочно определён как *Orobanche elatior* Sutton (см. Zazvorka, 2010).

814. *Orobanche lutea* Baumg. – Заразиха желтая. Пол (п).

815. *Orobanche mutelii* F. W. Schultz – Заразиха Мутеля. Пол (п).

816. *Orobanche oxyloba* (Reut.) Beck – Заразиха остролопастная. Пол, Мон (п).

817. *Orobanche pubescens* D'Urv. – Заразиха пушистая. Пол (п).

818. *Orobanche purpurea* Jacq. – Заразиха пурпурная. Пол (п).

819. *Orobanche ramosa* L. – Заразиха ветвистая. Пол (п).

820. *Pedicularis sibthorpii* Boiss. – Мытник Сибторпа. Пол.
Сем. Oxalidaceae R. Br. – Кисличные
821. *Xanthoxalis corniculata* (L.) Small – Ксантоксалис рогатая. Пол (у). А.
Сем. Paeoniaceae Raf. – Пионовые
822. *Paeonia daurica* Andrews – Пион крымский. Пол. ККУ.
 823. *Paeonia tenuifolia* L. – Пион тонколистный. Пол. ККУ, БК, ЕКС₂₀₁₁.
Сем. Papaveraceae Juss. (включая Fumariaceae Marquis и Нуресоасеae Willk. et Lange) – Маковые
824. *Chelidonium majus* L. – Чистотел большой. Пол.
 825. *Corydalis cava* (L.) subsp. *marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers. (*Corydalis marschalliana* Pers.) – Хохлатка Маршалла. Пол.
 826. *Corydalis paczoskii* N. Busch – Хохлатка Пачоского. Пол.
 827. *Fumaria officinalis* L. – Дымянка лекарственная. Оз. одн.
 828. *Fumaria schleicheri* Soy.-Willem. – Дымянка Шлейхера. Оз. одн.
 829. *Fumaria vaillantii* Loisel. – Дымянка Вайана. Оз. одн.
 830. *Glaucium corniculatum* (L.) J. Rudolph – Мачок рогатый. Оз. одн, Мон.
 831. *Glaucium flavum* Crantz – Мачок жёлтый. Пол, Мон, Оз. одн. ККУ, ККЧМ.
 832. *Hypseoicum pendulum* L. – Гипекоум вислоплодный. Оз. одн.
 833. *Papaver argemone* L. – Мак полевой. Оз. одн.
 834. *Papaver stevenianum* Mikheev (*Papaver dubium* L. p. p.) – Мак Стевена. Оз. одн. – Переопределён на основании исследования новых сборов.
 835. *Papaver hybridum* L. – Мак гибридный. Оз. одн.
 836. *Papaver rhoeas* L. – Мак самосейка. Оз. одн.
 837. *Roemeria hybrida* (L.) DC. – Рёмерия гибридная, рёмерия фиолетовая. Оз. одн.
- Сем. Plantaginaceae Juss. – Подорожниковые (частично включая Scrophulariaceae Juss.)**
838. *Kickxia spuria* (L.) Dumort. – Киксия ненастоящая. Яр. одн (с).
 839. *Linaria biebersteinii* Besser (*Linaria ruthenica* Blonski) – Льянка Биберштейна. Пол (к).
 840. *Linaria genistifolia* (L.) Mill. s. l. (*Linaria pontica* Kurgian.) – Льянка дроколистная. Пол.
 841. *Linaria macroura* (M. Bieb.) M. Bieb. – Льянка крупнохвостая. Пол (к). Обнаружен В. Ю. Летуховой в 2006 г.
 842. *Linaria simplex* (Willd.) DC. – Льянка простая. Оз. одн.
 843. *Plantago arenaria* Waldst. et Kit. (*Plantago scabra* Moench) – Подорожник шероховатый. Яр. одн.
 844. *Plantago lanceolata* L. – Подорожник ланцетолистный. Пол.
 845. *Plantago major* L. – Подорожник большой. Пол.
 846. *Plantago maritima* L. – Подорожник приморский. Пол (с).
 847. *Plantago media* L. (*Plantago urvillei* Oriz) – Подорожник средний. Пол.
 848. *Veronica anagallis-aquatica* L. – Вероника ключевая. Пол (у). ЕКС₂₀₁₁.
 849. *Veronica arvensis* L. – Вероника полевая. Оз. одн.
 850. *Veronica austriaca* L. subsp. *austriaca* – Вероника австрийская. Пол.
 851. *Veronica austriaca* L. subsp. *teucrium* (L.) D. A. Webb (*Veronica teucrium* L.) – Вероника широколистная. Пол.
 852. *Veronica barrelieri* Roem. et Schult. (*Veronica spicata* L. p. p.) – Вероника Баррелье. Пол.
 853. *Veronica beccabunga* L. – Вероника поточная. Пол (у). ЕКС₂₀₁₁.

854. *Veronica hederifolia* L. – Вероника плющелистная. Оз. одн (у).
855. *Veronica incana* L. subsp. *hololeuca* (Juz.) A. Jelen. – Вероника седая. Пол. **Э**.
856. *Veronica multifida* L. subsp. *capsellicarpa* (Dubovik) A. Jelen. (*Veronica multifida* L. р. р.) – Вероника многораздельная. Пол.
857. *Veronica peduncularis* M. Bieb. (*Veronica umbrosa* M. Bieb.) – Вероника тeneвая. Пол (у).
858. *Veronica persica* Poir. – Вероника персидская. Оз. одн (с).
859. *Veronica polita* Fr. – Вероника изящная. Оз. одн (с).
860. *Veronica praecox* All. – Вероника ранняя. Оз. одн.
861. *Veronica taurica* Willd. – Вероника крымская. Пол (у). **Э**.
862. *Veronica triphyllus* L. – Вероника трёхлистная. Оз. одн.
863. *Veronica verna* L. – Вероника весенняя. Оз. одн.
- Сем. Plumbaginaceae Juss. (включая Limoniaceae Ser.) – Свинчатковые**
864. *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss. (*Goniolimon tauricum* Klokov) – Гониолимон татарский. Пол.
865. *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze (*Limonium meyeri* (Boiss.) O. Kuntze) – Кермек Гмелина. Пол (ш).
866. *Limonium platyphyllum* Lincz. – Кермек широколистный. Пол (ш).
- Сем. Poaceae (R. Br.) Barnh. – Злаковые**
867. *Aegilops biuncialis* Vis. – Эгилопс двухдуюмовый. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
868. *Aegilops cylindrica* Host – Эгилопс цилиндрический. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
869. *Aegilops ovata* L. – Эгилопс яйцевидный. Оз. одн.
870. *Aegilops triuncialis* L. – Эгилопс трёхдуюмовый. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
871. *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. subsp. *pectinatum* (M. Bieb.) Tzvelev (*Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv.) – Житняк гребенчатый. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
872. *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. subsp. *ponticum* (Nevski) Tzvelev (*Agropyron ponticum* Nevski) – Житняк понтийский. Пол. **Э**. ЕКС₂₀₁₁.
873. *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. et Schult. f. – Житняк пустынный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
874. *Agrostis gigantea* Roth – Полевица гигантская. Пол.
875. *Alopecurus arundinaceus* Poir. – Лисохвост тростниковидный. Пол.
876. *Alopecurus myosuroides* Huds. – Лисохвост мышехвостниковый. Оз. одн.
877. *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth – Лисохвост влагалищный. Пол.
878. *Anisantha madritensis* (L.) Nevski – Неравноцветник мадридский. Оз. одн.
879. *Anisantha sterilis* (L.) Nevski – Неравноцветник бесплодный. Оз. одн.
880. *Anisantha tectorum* (L.) Nevski – Неравноцветник кровельный. Оз. одн.
881. *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv. subsp. *maritima* (Klokov) Tzvelev (*Apera maritima* Klokov) – Метлица приморская. Оз. одн.
882. *Apera spica-venti* (L.) P. Beauv. subsp. *spica-venti* – Метлица обыкновенная. Оз. одн.
883. *Avena sterilis* L. subsp. *ludoviciana* (Durieu) Nyman (*Avena persica* Steud.) – Овёс Людовика. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
884. *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng – Бородач кровоостанавливающий. Пол.
885. *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv. – Коротконожка перистая. Пол.
886. *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. – Коротконожка лесная. Пол.
887. *Brizochloa humilis* (M. Bieb.) Chrtek et Hadac – Трясунковидка низкая. Оз. одн.
888. *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub – Кострец Бенекена. Пол.

889. *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Balansa) Holub – Кострец каппадокийский. Пол.
890. *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub – Кострец безостый. Пол.
891. *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub – Кострец береговой. Пол.
892. *Bromus arvensis* L. – Костер полевой. Оз. одн.
893. *Bromus commutatus* Schrad. – Костер изменчивый. Оз. одн.
894. *Bromus japonicus* Thunb. – Костер японский. Оз. одн.
895. *Bromus hordeaceus* L. (*Bromus mollis* L.) – Костер ячменевидный. Оз. одн.
896. *Bromus squarrosus* L. – Костер растопыренный. Оз. одн.
897. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth – Вейник наземный. Пол.
898. *Cleistogenes serotina* (L.) Keng – Змеевка поздняя. Пол (у).
899. *Crypsis schoenoides* (L.) Lam. – Скрытница камышевидная. Яр. одн.
900. *Cynodon dactylon* (L.) Pers. – Свиной пальчатый. Пол (у).
901. *Dactylis glomerata* L. subsp. *glomerata* – Ежа сборная. Пол.
902. *Dactylis glomerata* L. subsp. *hispanica* Roth (*Dactylis hispanica* Roth) – Ежа испанская. Пол.
903. *Dasyphyrum villosum* (L.) Roth – Дазипирум мохнатый. Оз. одн.
904. *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. – Росичка кровавая. Яр. одн.
905. *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. – Ежовник обыкновенный. Яр. одн.
906. *Elytrigia caespitosa* (K. Koch) Nevski subsp. *nodosa* (Nevski) Tzvelev (*Elytrigia nodosa* (Nevski) Nevski) – Пырей узловатый. Пол. Э.
907. *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski subsp. *barbulata* (Schur) A. et D. Löve (*Elytrigia trichophora* (Link) Nevski) – Пырей волосоносный. Пол.
908. *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski subsp. *intermedia* – Пырей средний. Пол.
909. *Elytrigia maeotica* (Procud.) Procud. – Пырей азовский. Пол.
910. *Elytrigia obtusiflora* (DC.) Tzvelev (*Elytrigia elongata* auct. non (Host) Nevski) – Пырей тупоцветковый. Пол.
911. *Elytrigia repens* (L.) Nevski – Пырей ползучий. Пол.
912. *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski – Пырей ковылелистный. Пол. Собран Л. Н. Каменских в 1994 г. (Каменских, 2007). Случайно пропущен в предыдущем списке.
913. *Elytrigia strigosa* (M. Bieb.) Nevski (*Elytrigia scythica* (Nevski) Nevski) – Пырей щетинистый. Пол. Э.
914. *Eragrostis minor* Host – Полевичка малая. Яр. одн.
915. *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach – Мортук восточный. Оз. одн.
916. *Festuca arundinacea* Schreb. subsp. *orientalis* (Hack.) Tzvelev (*Festuca regeliana* Pavl.) – Овсяница восточная. Пол.
917. *Festuca callieri* (Hack.) Markgr. – Овсяница Калье. Пол.
918. *Festuca pratensis* Huds. – Овсяница луговая. Пол.
919. *Festuca valesiaca* Gaudin – Овсяница валисская. Пол.
920. *Gaudinopsis macra* (Steven ex M. Bieb.) Eig – Гаудинопсис тощий. Оз. одн.
921. *Hordeum bulbosum* L. – Ячмень луковичный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
922. *Hordeum geniculatum* All. – Ячмень коленчатый. Яр. одн.
923. *Hordeum murinum* L. subsp. *leporinum* (Link) Arcangeli (*Hordeum leporinum* Link) – Ячмень заячий. Яр. одн. ЕКС₂₀₁₁.
924. *Hordeum murinum* L. subsp. *murinum* – Ячмень мышинный. Яр. одн. ЕКС₂₀₁₁.
925. *Koeleria cristata* (L.) Pers. – Тонконог гребенчатый. Пол.

926. *Koeleria lobata* (M. Bieb.) Roem. et Schult. – Тонконог лопастной. Пол.
 927. *Lolium perenne* L. – Плевел многолетний. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 928. *Melica ciliata* L. subsp. *monticola* (Prokudin) Tzvelev. (*Melica monticola* Prokud.) – Перловник горный. Пол.
 929. *Melica ciliata* L. subsp. *taurica* (K. Koch) Tzvelev (*Melica taurica* K. Koch) – Перловник крымский. Пол.
 930. *Melica transsilvanica* Schur – Перловник трансильванский. Пол.
 931. *Milium effusum* L. – Бор развесистый. Пол.
 932. *Milium vernale* M. Bieb. – Бор весенний. Оз. одн.
 933. *Nardurus krausei* (Regel) V. Krecz. et Bobrov – Белоусник Краузе. Оз. одн.
 934. *Phleum paniculatum* Huds. – Тимофеевка метельчатая. Оз. одн.
 935. *Phleum phleoides* (L.) H. Karst. – Тимофеевка степная. Пол.
 936. *Phleum pratense* L. subsp. *pratense* – Тимофеевка луговая. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 937. *Phleum pratense* L. subsp. *nodosum* (L.) Arcang. (*Phleum nodosum* L.) – Тимофеевка узловатая. Пол.
 938. *Pholiurus pannonicus* (Host) Trin. – Чешухвостник паннонский. Оз. одн.
 939. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. – Тростник южный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 940. *Piptatherum holciforme* (M. Bieb.) Roem. et Schult. – Пиптатерум сухарниковый. Пол.
 941. *Piptatherum virescens* (Trin.) Voiss. – Пиптатерум зеленоватый. Пол.
 942. *Poa angustifolia* L. – Мятлик узколистный. Пол.
 943. *Poa bulbosa* L. – Мятлик луковичный. Пол (в).
 944. *Poa compressa* L. – Мятлик сплюснутый. Пол.
 945. *Poa nemoralis* L. – Мятлик дубравный. Пол.
 946. *Poa pratensis* L. – Мятлик луговой. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
 947. *Poa sterilis* M. Bieb. subsp. *biebersteinii* (H. Pojark.) Tzvelev (*Poa sterilis* M. Bieb. p. p.) – Мятлик бесплодный. Пол.
 948. *Poa trivialis* L. subsp. *sylvicola* (Guss.) Lindb. f. (*Poa sylvicola* Guss.) – Мятлик лесной. Пол.
 949. *Polypogon viridis* (Gouan) Breistr. (*Polypogon semiverticillatus* (Forssk.) Hul.) – Многобородник полумутовчатый. Пол (у).
 950. *Psilurus incurvus* (Gouan) Schinz et Thell. – Мелкохвостник остистый. Оз. одн.
 951. *Puccinellia fominii* Bilik. – Бескильница Фомина. Пол.
 952. *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh. – Бескильница гигантская. Пол.
 953. *Sclerochloa dura* (L.) Beauv. – Жесткоколосница твёрдая. Оз. одн.
 954. *Setaria verticillata* (L.) P. Beauv. – Щетинник мутовчатый. Оз. одн. А.
 955. *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. – Щетинник зелёный. Оз. одн.
 956. *Stipa capillata* L. – Ковыль волосатик. Пол. ККУ.
 957. *Stipa eriocaulis* Borb. subsp. *lithophila* (P. Smirn.) Tzvelev (*Stipa lithophila* P. Smirn.) – Ковыль камнелюбивый. Пол. Э. ККУ, МСОП, ЕКС₁₉₉₈.
 958. *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. subsp. *brauneri* Pacz. (*Stipa brauneri* (Pacz.) Klokov) – Ковыль Браунера. Пол. КК. ККУ.
 959. *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. subsp. *lessingiana* – Ковыль Лессинга. Пол. ККУ.
 960. *Stipa pontica* P. Smirn. (*Stipa poëtica* Klokov) – Ковыль понтийский. Пол. ККУ.
 961. *Stipa pulcherrima* K. Koch – Ковыль красивейший. Пол. ККУ.

962. *Stipa syreistschikowii* P. Smirn – Ковыль Сырейщикова. Пол. ККУ, МСОП, БК, ЕКС₂₀₁₁.
963. *Stipa tirsia* Steven – Ковыль узколистый. Пол. ККУ.
964. *Stipa ucrainica* P. Smirn. – Ковыль украинский. Пол. ККУ.
965. *Taeniatherum asperum* (Simonk.) Nevski – Лентоостник шероховатый. Оз. одн.
966. *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski – Лентоостник длинноволосый. Оз. одн.
967. *Tragus racemosus* (L.) All. – Козлец кистевидный. Яр. одн.
968. *Ventenata dubia* (Leers) Coss. – Вентената сомнительная. Оз. одн.
- Сем. Polygalaceae Hoffmanns. et Link – Истодовые**
969. *Polygala anatolica* Boiss. et Heldr. – Истод анатолийский. Пол. ВС.
970. *Polygala major* Jacq. – Истод большой. Пол.
- Сем. Polygonaceae Juss. – Гречишные**
971. *Atraphaxis replicata* Lam. – Курчавка отогнутая. К. ККУ.
972. *Fallopia convolvulus* (L.) A. Löve – Фаллопия вьюнковая. Яр. одн (л).
973. *Persicaria lapathifolia* (L.) Delabre (*Polygonum lapathifolium* L.) – Горец щавелелистый. Яр. одн. ЕКС₂₀₁₁.
974. *Persicaria maculosa* S.F. Gray (*Polygonum persicaria* L.) – Горец пятнистый. Яр. одн. ЕКС₂₀₁₁.
975. *Polygonum aviculare* L. – Горец птичий. Яр. одн (с).
976. *Polygonum maritimum* L. – Горец приморский. Пкч (с).
977. *Polygonum patulum* M. Bieb. – Горец отклонённый. Яр. одн., Оз. одн.
978. *Rumex confertus* Willd. – Щавель конский. Пол.
979. *Rumex conglomeratus* Murray – Щавель клубковатый. Пол.
980. *Rumex crispus* L. – Щавель курчавый. Пол.
981. *Rumex patientia* L. – Щавель шпинатный. Пол. А.
982. *Rumex pulcher* L. – Щавель красивый. Пол.
983. *Rumex scutatus* L. – Щавель щитковидный. Пол.
984. *Rumex stenophyllus* Ledeb. – Щавель узколистый. Пол.
985. *Rumex obtusifolius* L. subsp. *sylvestris* (Lam.) Celak. (*Rumex sylvestris* (Lam.) Wallr.) – Щавель лесной. Пол.
986. *Rumex tuberosus* L. subsp. *turcomanicus* Rech. f. (*Rumex tuberosus* L. p. p.) – Щавель клубненосный. Пол.
- Сем. Portulacaceae Juss. – Портулаковые**
987. *Portulaca oleracea* L. – Портулак огородный. Яр. одн (с). А.
- Сем. Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl – Рдестовые**
988. *Potamogeton lucens* L. – Рдест блестящий. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
- Сем. Primulaceae Batsch ex Borkh – Первоцветные**
989. *Anagallis arvensis* L. – Очный цвет пашенный. Оз. одн (с).
990. *Anagallis foemina* Mill. – Очный цвет женский. Оз. одн (с).
991. *Androsace elongata* L. – Проломник удлиненный. Оз. одн.
992. *Androsace maxima* L. subsp. *turczaninovi* (Frey) Fed. (*Androsace turczaninovi* Frey) – Проломник большой. Оз. одн.
993. *Cyclamen coum* Mill. (*Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova)* – Дряк-ва косская. ККУ, МСОП, ЕКС_{1998, 2011}, СИТЕС, БК.
994. *Lysimachia verticillaris* Spreng. – Вербейник мутовчатый. Пол.
995. *Primula acaulis* (L.) L. (*Primula vulgaris* Huds.) – Первоцвет обыкновенный. Пол.

Сем. Ranunculaceae Juss. – Лютиковые

996. *Adonis aestivalis* L. – Горицвет летний. Оз. одн.
 997. *Adonis flammea* Jacq. – Горицвет пламенный. Оз. одн.
 998. *Adonis vernalis* L. – Горицвет весенний. Пол. ККУ, ЕКС₂₀₁₁.
 999. *Ceratocephala falcata* (L.) Pers. – Рогоглавник серповидный. Оз. одн.
 1000. *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess. – Рогоглавник яичковидный. Оз. одн.
 1001. *Clematis vitalba* L. – Клематис (ломонос) виноградолистный. К (л).
 1002. *Consolida orientalis* (J. Gay ex Gren. et Godr.) Schroedinger – Сокирки восточные. Оз. одн.
 1003. *Consolida regalis* S. F. Gray subsp. *divaricata* (Ledeb.) Muntz (*Consolida divaricata* (Ledeb.) Schroding.) – Сокирки растопыренные. Оз. одн.
 1004. *Consolida regalis* S. F. Gray subsp. *paniculata* (Host) Soó (*Consolida paniculata* (Host) Schur) – Сокирки метельчатые. Оз. одн.
 1005. *Delphinium fissum* Waldst. et Kit. subsp. *pallasii* (Nevski) Greuter et Burdet (*Delphinium pallasii* Nevski) – Живокость расщеплённая. Пол. ККУ, МСОП.
 1006. *Ficaria verna* Huds. subsp. *calthifolia* (Rchb.) Velen. (*Ficaria calthifolia* Rchb.) – Чистяк калужницелистный. Пол.
 1007. *Ficaria verna* Huds. subsp. *verna* – Чистяк весенний. Пол (н).
 1008. *Garidella nigellastrum* L. – Гариделла чернушковидная. Оз. одн.
 1009. *Myosurus minimus* L. – Мышехвостник маленький. Оз. одн.
 1010. *Nigella arvensis* L. – Чернушка полевая. Оз. одн.
 1011. *Nigella damascena* L. subsp. *minor* (Boiss.) Terrac. (*Nigella damascena* L. p. p.) – Чернушка малая. Оз. одн. Переопределён на основании исследования новых сборов.
 1012. *Nigella segetalis* M. Bieb. – Чернушка пашенная. Оз. одн.
 1013. *Pulsatilla halleri* (All.) Willd. subsp. *taurica* (Juz.) K. Krause (*Pulsatilla taurica* Juz.) – Прострел крымский. Пол. Э. ККУ, ЕКС₁₉₉₈, ДБК.
 1014. *Ranunculus constantinopolitanus* (DC.) D'Urv. – Лютик константинопольский. Пол.
 1015. *Ranunculus illyricus* L. – Лютик иллирийский. Пол.
 1016. *Ranunculus oreophilus* M. Bieb. – Лютик горный. Пол.
 1017. *Ranunculus oxyspermus* Willd. – Лютик остроплодный.
 1018. *Ranunculus sceleratus* L. – Лютик ядовитый. Оз. одн. ЕКС₂₀₁₁.
 1019. *Thalictrum minus* L. – Василистник малый. Пол.
- Сем. Resedaceae Bercht. et J. Presl – Резедовые**
 1020. *Reseda lutea* L. – Резеда жёлтая. Пол.
 1021. *Reseda luteola* L. – Резеда жёлленькая. Мон.
- Сем. Rhamnaceae Juss. – Крушиновые**
 1022. *Frangula alnus* Mill. – Крушина ольховидная. К.
 1023. *Paliurus spina-christi* Mill. – Держи-дерево колючее. К.
 1024. *Rhamnus cathartica* L. – Жостер слабительный. Д, К.
- Сем. Rosaceae Juss. – Розоцветные**
 1025. *Agrimonia eupatoria* L. subsp. *grandis* (Andrz. ex C. A. Mey.) Bornm. (*Agrimonia eupatoria* L. p. p.) – Репейничек лекарственный. Пол.
 1026. *Aphanes arvensis* L. – Невзрачница полевая. Оз. одн.
 1027. *Cotoneaster integerrimus* Medik. – Кизильник цельнокрайный. К.
 1028. *Cotoneaster tauricus* Rojark. – Кизильник крымский. К. ЕКС₁₉₉₈, МСОП.
 1029. *Crataegus germanica* (L.) O. Kuntze (*Mespilus germanica* L.) – Мушмула германская. Д, К.

1030. *Crataegus karadaghensis* Pojark. – Боярышник карадагский. К. ЕКС₁₉₉₈, МСОП.
1031. *Crataegus meyeri* Pojark. (*Crataegus stankovii* Kossyeh) – Боярышник Мейера. К.
1032. *Crataegus monogyna* Jacq. (*Crataegus azarella* Griseb.) – Боярышник однопестичный. Д, К.
1033. *Crataegus orientalis* Pall. ex M. Bieb. subsp. *orientalis* – Боярышник восточный. Д, К.
1034. *Crataegus orientalis* Pall. ex M. Bieb. subsp. *pojarkoviae* (Kossyeh) Byatt (*Crataegus pojarkovae* Kossyeh) – Боярышник Поярковой. Д, К. Э. ККУ, МСОП, ЕКС₁₉₉₈.
1035. *Crataegus pallasii* Griseb. (*Crataegus stevenii* Pojark.) – Боярышник Палласа. К.
1036. *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit. (*Crataegus atrofusca* Steven ex Fisch. et Mey) – Боярышник пятипестичный. Д, К.
1037. *Crataegus rhipidophylla* Gandoger (*Crataegus curvisepala* auct. non Lindm.) – Боярышник отогнуточашелистикový. К.
1038. *Crataegus sphaenophylla* Pojark. – Боярышник клинолистный. Д, К. Э. ЕКС₁₉₉₈.
1039. *Crataegus tauricus* Pojark. – Боярышник крымский. К. ЕКС₁₉₉₈, МСОП.
1040. *Crataegus tournefortii* Griseb. – Боярышник Турнефора. К. ККУ.
1041. *Cydonia oblonga* Mill.* – Айва продолговатая. Д, К. А.
1042. *Dryocallis geoides* (M. Bieb.) Soják (*Potentilla geoides* M. Bieb.) – Лапчатка гравилатовидная. Пол.
1043. *Filipendula vulgaris* Moench – Лабазник обыкновенный. Пол.
1044. *Fragaria viridis* Weston subsp. *campestris* (Steven) Pawl. (*Fragaria campestris* Steven, *Fragaria viridis* Duch. p. p.) – Земляника равнинная. Пол. ЕКС₂₀₁₁.
1045. *Geum urbanum* L. – Гравилат городской. Пол.
1046. *Malus sylvestris* Mill. – Яблоня лесная. Д. ЕКС₂₀₁₁.
1047. *Potentilla argentea* L. – Лапчатка серебристая. Пол.
1048. *Potentilla astrachanica* Jacq. subsp. *astrachanica* – Лапчатка астраханская. Пол.
1049. *Potentilla astrachanica* Jacq. subsp. *callieri* (T. Wolf) Soják (*Potentilla callieri* (T. Wolf) Juz.) – Лапчатка Каллье. Пол.
1050. *Potentilla inclinata* Vill. (*Potentilla canescens* Besser) – Лапчатка сероватая. Пол.
1051. *Potentilla neglecta* Baumg. (*Potentilla impolita* Wahlenb.) – Лапчатка незамеченная. Пол.
1052. *Potentilla recta* L. subsp. *obscura* (Willd.) Arcangeli – Лапчатка тёмная. Пол. Обнаружен Л. П. Мироновой в 1979 г. Случайно пропущен в предыдущих списках.
1053. *Potentilla recta* L. subsp. *pilosa* (Willd. ex Poiret) Rchb. f. ex Rrothm. – Лапчатка волосистая. Пол. Обнаружен Л. П. Мироновой в 2005 г.
1054. *Potentilla recta* L. subsp. *recta* – Лапчатка прямая. Пол.
1055. *Potentilla reptans* L. – Лапчатка ползучая. Пол (y).
1056. *Potentilla taurica* Willd. ex Schlecht. – Лапчатка таврическая. Пол. Э.
1057. *Potentilla thuringiaca* Bernh. (*Potentilla chrysantha* auct. non Trev.) – Лапчатка тюрингенская. Пол.
1058. *Potentilla umbrosa* Steven ex M. Bieb. – Лапчатка теневая. Пол.

1059. *Poterium polygamum* Waldst. et Kit. – Черноголовник многобрачный. Пол.
1060. *Prunus armeniaca* L. (*Armeniaca vulgaris* Lam.)* – Абрикос обыкновенный. Д. А.
1061. *Prunus avium* (L.) L. (*Cerasus avium* (L.) Moench) – Вишня птичья, черешня. Д. ЕКС₂₀₁₁.
1062. *Prunus domestica* L.* – Слива домашняя. Д. А.
1063. *Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb (*Amygdalus communis* L.)* – Миндаль обыкновенный. Д. А.
1064. *Prunus mahaleb* L. (*Cerasus mahaleb* (L.) Mill.) – Вишня антипка, мага-лебка. Д. ЕКС₂₀₁₁.
1065. *Prunus spinosa* L. – Слива колючая, терн. Д, К. ЕКС₂₀₁₁.
1066. *Prunus tenella* Batsch (*Amygdalus nana* L.) – Миндаль низкий. К. ЕКС₂₀₁₁.
1067. *Prunus cerasus* L. (*Cerasus vulgaris* Mill.)* – Вишня обыкновенная. Д, К. А.
1068. *Pyrus communis* L. s. l. – Груша обыкновенная. Д. ЕКС₂₀₁₁.
1069. *Pyrus elaeagrifolia* Pall. – Груша лохолистная. Д, К. ЕКС₂₀₁₁.
1070. *Rosa andegavensis* Bastard (*Rosa lithvinovii* Chrshan.) – Роза андегав-ская. К.
1071. *Rosa canina* L. – Роза собачья. К (л).
1072. *Rosa corymbifera* Borkh. – Роза щитконосная. К (л). Приводился Л.Н. Каменских (2007) также как *Rosa uncinella* Bess.
1073. *Rosa dumalis* Bechst – Роза рощевая. К (л). Обнаружен Л. Н. Камен-ских в 2005 г. (Каменских, 2007).
1074. *Rosa gallica* L. – Роза галльская. Кч (к).
1075. *Rosa marginata* Wallr. (*Rosa jundzillii* Besser) – Роза окаймлённая. Кч.
1076. *Rosa micrantha* Smith – Роза мелкоцветковая. К (л).
1077. *Rosa pygmaea* M. Vieb. – Роза карликовая. Кч.
1078. *Rosa rubiginosa* L. – Роза ржаво-красная. К (л).
1079. *Rosa spinosissima* L. (*Rosa tschatyrdagii* Chrshan.) – Роза колючейшая. К.
1080. *Rosa tomentosa* Smith (*Rosa tesquicola* Dubovik) – Роза войлочная. К (л). Обнаружен Л. Н. Каменских в 2005 г. (Каменских, 2007).
1081. *Rosa turcica* Roуз – Роза турецкая. К.
1082. *Rubus caesius* L. – Ежевика сизая. К (л).
1083. *Rubus praecox* Bertol. (*Rubus tauricus* auct. non Schlecht. ex Juz.) – Ежевика ранняя. К (л).
1084. *Rubus sanctus* Schreb. (*Rubus anatolicus* (Focke) Focke ex Hausskn.) – Ежевика священная. К (л).
1085. *Sibbaldianthe bifurca* (L.) Kurtto et T. Eriksson subsp. *orientale* (Juz.) Kurtto et T. Eriksson (*Potentilla orientalis* Juz.) – Лапчатка восточная. Пол.
1086. *Sorbus domestica* L. – Рябина домашняя. Д.
1087. *Sorbus torminalis* (L.) Crantz – Рябина берека. Д. ККУ.
1088. *Sorbus umbellata* (Desf.) Fritsch (*Sorbus graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer, *Sorbus taurica* Zinserl.) – Рябина зонтичная. Д.
1089. *Spiraea hypericifolia* Lam. – Таволга, спирея зверобоелистная. К. Об-наружен Л.П. Мироновой в 2007 г., О. В. Кукушкиным и С. Н. Василенко в 2008 г. (Кукушкин, Василенко, 2008).

Сем. Rubiaceae Juss. – Мареновые

1090. *Asperula cretacea* Willd. (*Asperula taurica* Pacz.) – Ясменник меловой. Пол.

1091. *Asperula supina* M. Bieb. subsp. *caespitans* (Juz.) Pjatunina – Ясменник дернистый. Пкч. Э. Собран Л. П. Мироновой в 1980 г., хранился в гербарии РНЕО, но определен в 2005 г.

1092. *Asperula supina* M. Bieb. subsp. *supina* (*Asperula kotovii* Klokov) – Ясменник низкий. Пкч.

1093. *Asperula tenella* Degen (*Asperula stevenii* V. Krecz.) – Ясменник нежный. Пол.

1094. *Crucianella angustifolia* L. – Крестовница узколистная. Оз. одн.

1095. *Cruciata pedemontana* (Bell.) Ehrend. – Круциата предгорная. Оз. одн.

1096. *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soó – Круциата крымская. Пол.

1097. *Galium aparine* L. – Подмаренник цепкий. Оз. одн (с, л).

1098. *Galium humifusum* M. Bieb. – Подмаренник распростёртый. Пол (с).

1099. *Galium mollugo* L. – Подмаренник мягкий. Пол.

1100. *Galium odoratum* (L.) Scop. – Подмаренник пахучий. Пол.

1101. *Galium pseudorivale* Tzvelev – Подмаренник ложноречной. Пол (л).

1102. *Galium ruthenicum* Willd. – Подмаренник русский. Пол.

1103. *Galium tenuissimum* M. Bieb. – Подмаренник тончайший. Оз. одн.

1104. *Galium tricornutum* Dandy – Подмаренник трёхрогий. Оз. одн.

1105. *Galium verticillatum* Danthoine ex Lam. – Подмаренник мутовчатый. Оз. одн.

1106. *Galium verum* L. – Подмаренник настоящий. Пол.

1107. *Galium xeroticum* (Klokov) Pobed. (*Galium biebersteinii* Ehrend.) – Подмаренник ксерофитный. Пол.

1108. *Rubia tinctorum* L. – Марена красильная. Пол (л).

1109. *Sherardia arvensis* L. – Жерардия полевая. Оз. одн.

Сем. Rutaceae Juss. – Рутовые

1110. *Dictamnus gymnostylis* Steven – Ясенец голостолбиковый. Пол.

1111. *Haplophyllum suaveolens* (DC.) G. Don f. – Цельнолистник душистый. Пол.

Сем. Salicaceae Mirbel – Ивовые

1112. *Populus alba* L. – Тополь серебристый. Д.

1113. *Populus nigra* L.* – Тополь чёрный. Д (к). Случайно пропущен в предыдущем списке. Указывался под названием *Populus italica* (Du Roi) Moench как пропущенный вид (Каменских, 2007).

1114. *Salix alba* L. – Ива белая. Д.

1115. *Salix purpurea* L. – Ива пурпурная. Д.

Сем. Santalaceae R. Br. (частично включая Loranthaceae) – Санталовые

1116. *Thesium arvense* Horvat. – Ленец полевой. Пол (г).

1117. *Viscum album* L. – Омела белая. Кч (п).

Сем. Sapindaceae Juss. (включая Aceraceae) – Сапиндовые

1118. *Acer campestre* L. – Клён полевой. Д, К.

1119. *Acer hyrcanum* Fisch. et Mey. subsp. *stevenii* (Pojark.) E. Murr. (*Acer stevenii* Pojark.) – Клён Стевена. Д. Э. ЕКС¹⁹⁹⁸.

1120. *Acer tataricum* L.* – Клён татарский. Д. А.

Сем. Saxifragaceae Juss. – Камнеломковые

1121. *Saxifraga tridactylites* L. – Камнеломка трёхпалая. Оз. одн.

Сем. Scrophulariaceae Juss. – Норичниковые

1122. *Scrophularia canina* L. subsp. *bicolor* (Sibth. et Sm.) Greuter (*Scrophularia bicolor* Smith) – Норичник двуцветный. Пол.

1123. *Scrophularia rupestris* Willd. (*Scrophularia goldeana* Juz.) – Норичник скальный. Пол.

1124. *Verbascum chaixii* Vill. subsp. *orientale* Hayek (*Verbascum austriacum* Schott) – Коровяк восточный. Пол.

1125. *Verbascum blattaria* L. – Коровяк тараканий. Мон.

1126. *Verbascum densiflorum* Bertol. – Коровяк густоцветковый. Мон.

1127. *Verbascum lychnitis* L. – Коровяк мучнистый. Мон.

1128. *Verbascum orientale* (L.) All. – Целззия восточная. Оз. одн.

1129. *Verbascum phlomoides* L. – Коровяк лекарственный. Мон.

1130. *Verbascum pinnatifidum* Vahl – Коровяк перистораздельный. Пол (ш).

1131. *Verbascum pyramidatum* M. Bieb. – Коровяк пирамидальный. Пол.

1132. *Verbascum spectabile* M. Bieb. – Коровяк блестящий. Пол, Мон.

Сем. Simaroubaceae DC. – Симарубовые

1133. *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle* – Айлант высочайший. Д (к). А.

Сем. Solanaceae Juss. – Паслёновые

1134. *Datura stramonium* L. – Дурман обыкновенный. Яр. одн.

1135. *Hyoscyamus niger* L. – Белена чёрная. Мон.

1136. *Physalis alkekengi* L. – Физалис обыкновенный. Пол.

1137. *Solanum dulcamara* L. – Паслен сладко-горький. К (л).

1138. *Solanum nigrum* L. – Паслен чёрный. Яр. одн.

1139. *Solanum alatum* Moench (*Solanum zelenetzki* Pojark.) – Паслен крылатый. Оз. Одн. ЕКС₁₉₉₈.

Сем. Tamaricaceae Bercht. et J. Presl – Гребенщиковые

1140. *Tamarix hohenackeri* Bunge (*Tamarix smyrnensis* auct. non Bunge)* – Гребенщик Гогенакера. К.

1141. *Tamarix ramosissima* Ledeb. – Гребенщик ветвистый. К.

1142. *Tamarix tetrandra* Pall. ex M. Bieb. – Гребенщик четырёхтычинковый. К.

Сем. Thymelaeaceae Juss. – Волчниковые.

1143. *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. – Тимелея обыкновенная. Яр. одн.

Сем. Typhaceae Juss. – Рогозовые

1144. *Typha angustifolia* L. – Рогоз узколистный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

1145. *Typha latifolia* L. – Рогоз широколистный. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

Сем. Ulmaceae Mirbel – Ильмовые

1146. *Ulmus minor* Mill. (*Ulmus carpiniifolia* Rupr. ex Suckow) – Вяз малый, карагач. Д.

1147. *Ulmus glabra* Huds. – Вяз голый. Д.

Сем. Urticaceae Juss. – Крапивные

1148. *Parietaria chersonensis* (Lang et Szov.) Dörfel. (*Parietaria serbica* auct. non Rančić) – Постенница херсонская. Яр. одн.

1149. *Parietaria officinalis* L. – Постенница лекарственная. Пол.

1150. *Urtica dioica* L. – Крапива двудомная. Пол. ЕКС₂₀₁₁.

Сем. Verbenaceae J. St.-Hil. – Вербеновые

1151. *Verbena officinalis* L. – Вербена лекарственная. Пол.

Сем. Violaceae Batsch – Фиалковые

1152. *Viola ambigua* Waldst. et Kit. – Фиалка сомнительная. Пол.

1153. *Viola arvensis* Murray – Фиалка полевая. Оз. одн.

1154. *Viola kitaibeliana* Schult. – Фиалка Китайбелева. Оз. одн.

1155. *Viola mirabilis* L. – Фиалка удивительная. Пол.

1156. *Viola odorata* L. – Фиалка пахучая. Пол.

1157. *Viola suavis* M. Bieb. – Фиалка приятная. Пол.

Сем. Vitaceae Juss. – Виноградные

1158. *Vitis sylvestris* C. C. Gmel. – Виноград лесной. К (л).

1159. *Vitis vinifera* L.* – Виноград европейский. К (л). А. ЕКС₂₀₁₁.

Сем. Xanthorrhoeaceae Dumort. (включая Asphodelaceae) – Ксанторреевые

1160. *Asphodeline taurica* (Pall. ex M. Bieb.) Kunth – Асфоделина крымская.

Пол.

1161. *Eremurus spectabilis* M. Bieb. (*Eremurus jungei* Juz.) – Эремурус представительный. Пол. ККУ, ЕКС_{1998, 2011}.

Сем. Zosteraceae Dumort. – Взморниковые

1162. *Zostera marina* L. – Взморник морской. Пол (и). БК, ККЧМ.

1163. *Zostera noltii* Hornem. – Взморник малый. Пол (и). ККЧМ. Случайно пропущен в предыдущем списке.

Сем. Zygophyllaceae R. Br. – Парнолистниковые

1164. *Tribulus terrestris* L. – Якорцы стелющиеся. Яр. одн.

1165. *Zygophyllum fabago* L. – Парнолистник обыкновенный. Пол (м, с).

Гибриды

Сем. Asteraceae Martinov – Сложноцветные

1. *Inula* × *hybrida* Baumg. (*Inula ensifolia* L. × *Inula germanica* L.) – Девясил гибридный. Пол. Обнаружен Л. П. Мироновой в 1979 г., Л. Н. Каменских – в 1986 г.

Сем. Fabaceae Lindl. – Бобовые

2. *Medicago* × *varia* T. Martyn (*Medicago sativa* L. × *Medicago falcata* L.) – Люцерна изменчивая. Пол.

Сем. Fagaceae Dumort – Буковые

3. *Quercus robur* L. × *Quercus pubescens* Willd. Д. Обнаружен С. А. Свириным в 2012 г.

Сем. Paeoniaceae Raf. – Пионовые

4. *Paeonia daurica* Andrews × *Paeonia tenuifolia* L. Пол.

Сем. Rosaceae Juss. – Розоцветные

5. *Crataegus* × *ceratocarpa* Kossyck (*Crataegus monogyna* Jacq. × *Crataegus rhipidophylla* Gandoger) – Боярышник рогоплодный. Д, К.

6. *Crataegus* × *dipyrena* Pojark. (*Crataegus monogyna* Jacq. × *Crataegus rhipidophylla* Gandoger) – Боярышник двукосточковый. Д, К.

7. *Pyrus communis* L. s. l. × *Pyrus elaeagnifolia* Pall. – Д, К. Гибрид, встречающийся в местах совместного произрастания обоих видов груши.

8. *Rubus* × *hirtimimus* Juz. (один из видов подсекции *Hiemales* × *Rubus caesius* L. – К. Обнаружен Л. Н. Каменских в 2005 г. (Каменских, 2007).

Виды, исключенные из флоры КаПриЗ

1. *Allium erubescens* K. Koch. – В Крыму замещается *Allium nathaliae* Seregin (Seregin, 2004, 2007).

2. *Allium saxatile* M. Bieb. – В Крыму замещается на *Allium tarkhankuticum* Seregin (запад равнинной части) и *Allium marschallianum* Vved. (горная часть) (Seregin, 2012).

3. *Arum italicum* Mill. subsp. *albispatum* (Steven ex Ledeb.) Prime (*Arum albispatum* Steven ex Ledeb.) – Исключён по причине сомнительного определения.

4. *Atriplex rosea* L. – Исключён по причине сомнительного определения, скорее всего, перепутан с *Atriplex tatarica* L.

5. *Campanula rapunculoides* L. – Исключён по причине неверного определения.

6. *Cerastium stevenii* Schischk. – По данным И.В. Соколовой, не считается самостоятельным видом, возможно, это *Cerastium brachypetalum* или *Cerastium pumilum* (Соколова, 2001).

7. *Cuscuta lupuliformis* Krock. – Неверно определён, возможно, это *Cuscuta monogyna* Vahl.

8. *Cyanus segetum* Hill (*Centaurea cyanus* L.) – Не отмечен в течение 20 лет.

9. *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Schult. – В Крыму не произрастает (Efimov, 2008; Fateryga, Kreutz, 2014; Fateryga et al., 2014). Неверно определён, вероятно, спутан с *Epipactis helleborine* s. l. или другими видами.

10. *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz. – Для флоры Крыма приводится ошибочно (Ена, 2012).

11. *Fagus sylvatica* L. – Указан в предыдущем списке ошибочно, произрастает северо-западнее территории заповедника.

12. *Fumana viscidula* (Steven) Juz. (*Fumana arabica* auct. non (L.) Spach.) – Исключён по причине сомнительного определения.

13. *Hyacinthella leucophaea* (K. Koch) Schur. – В предыдущий список был включён только на основании устного заявления В. Г. Шатко.

14. *Lycium barbarum* L.* – Произрастает за пределами территории заповедника.

15. *Marrubium vulgare* L. – Гербарные образцы в *PHEO* переопределены как *Marrubium anisodon* K. Koch.

16. *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ. – Произрастает за пределами территории заповедника.

17. *Minuartia hybrida* (Vill.) Schischk. – В Крыму замещается на *Minuartia pseudohybrida* Клоков и *Minuartia hypanica* Клоков. Из них на Карадаге произрастает *Minuartia hypanica*.

18. *Nigella damascena* L. – Переопределён как *Nigella damascena* L. subsp. *minor* (Boiss.) Terrac.

19. *Nonea pulla* DC. – Гербарные образцы в *PHEO* переопределены как *Nonea rossica* Steven. и *Nonea taurica* (Ledeb.) Ledeb.

20. *Oberna cserei* (Baumg.) Ikonn. – Переопределён как *Oberna crispata* (Steven) Ikonn.

21. *Orobanche elatior* Suttton. – В Крыму замещается *Orobanche kochii* F.W. Schultz (Zazvorka, 2010).

22. *Papaver dubium* L. – Переопределён как *Papaver stevenianum* Mikheev.

23. *Populus tremula* L. – Произрастает за пределами территории заповедника.

24. *Potentilla chrysantha* Trev. – В Крыму не произрастает. Вероятно, это *Potentilla thuringiaca* Bernh.

25. *Ranunculus trichophyllus* Chaix (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch) – Исключён по причине нахождения за пределами территории заповедника.

26. *Silene viridiflora* L. – Исключён по причине сомнительного определения.

27. *Spartium junceum* L. – Исключён по причине нахождения за пределами территории заповедника.

28. *Symphytum microcalyx* Opiz (*Symphytum besseri* Zaverucha) – Исключён по причине сомнительного определения.

29. *Taraxacum officinale* Wigg. – Таксон из секции *Ruderalia*, потерявший свою определённость (Ена, 2012).

30. *Tephrosia integrifolia* (L.) Holub subsp. *jailicola* (Juz.) Greuter (*Tephrosia jailicola* (Juz.) Конечн.) – Вероятно, неверно определён; гербарные образцы отсутствуют.

31. *Tulipa sylvestris* L. subsp. *australis* (Link) Pamp. (*Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. f.) – Произрастал в охранной зоне заповедника на плато Тепень, популяция уничтожена в результате застройки.

32. *Valeriana tuberosa* L. – Не отмечается более 20 лет, ранее произрастал на месте ныне постоянных пороев кабана среди степного травостоя западнее скалы Сфинкс.

33. *Viola alba* Bess. – Исключён по причине сомнительного определения.

34. *Xanthium strumarium* L. – Неверно определён, по-видимому относится к *Xanthium orientale* L. subsp. *riparium* (Celak.) Greuter.

За 10-летний период инвентаризационных работ было выявлено 44 новых для флоры Карадага видов, а 34 – исключено из списка по ряду причин, в их числе: неверное определение в прошлом (*Allium erubescens*, *Allium saxatile*, *Arum italicum* subsp. *albispatum*, *Campanula rapunculoides*, *Cuscuta lupuliformis*, *Epipactis atrorubens*, *Fumana viscidula* и др.), произрастание за пределами территории заповедника и ошибочное включение в предыдущий список (*Fagus sylvatica*, *Lycium barbarum*, *Populus tremula*, *Ranunculus trichophyllus* и др.), отсутствие находок вида более 20 лет (*Valeriana tuberosa*, *Cyanus segetum*).

На данном этапе флористических исследований авторы посчитали целесообразным вывести из основного списка виды, включенные во флору заповедника только по устным сообщениям коллег и наличие которых не имеет каких-либо материальных доказательств (гербарных образцов или хотя бы фотоматериалов). В их числе *Hyacinthella leucophaea* и *Queria hispanica*, а также виды обычные для окрестностей заповедника, но пока не обнаруженные на его территории (*Lonicera tatarica*, *Leymus racemosus* subsp. *sabulosus*, *Grindelia squarrosa* и др.).

Значительное число таксонов претерпело номенклатурно-таксономические изменения: новые названия даны для 20 семейств и 259 видов, у 69 видов изменились названия родов, 87 видов было переведено в ранг подвидов. Для 41 вида приведены подвиды, отсутствующие в ранее опубликованном списке. Общее количество видов в списке флоры заповедника сократилось на 33 в результате сведения ряда видов в синонимы (т. е. объединения двух или более видов в один).

На территории КаПриЗ с учётом последних сводок о редкости видов зарегистрировано произрастание 230 редких и особо охраняемых таксонов сосудистых растений крымской флоры, т. е. около 20% всего флористического разнообразия заповедника. Большинство из этих растений включены в различные охранные списки и имеют одновременно несколько статусов охраны. В Красной книге Украины 1996 г. значилось 63 вида сосудистых растений, произрастающих в КаПриЗ. Благодаря третьему изданию (2009), список особо охраняемых растений флоры КаПриЗ пополнился и достиг 82-ух видов; однако, один вид (*Silene supina* = *Silene syreitschikowii*) по неясной причине был лишен статуса редкого вида. Особо важными документами для обеспечения сохранения флористического разнообразия являются международные охранные списки. Во Всемирный Красный список 1998 г. входит 20 видов флоры КаПриЗ; в список Конвенции по международной торговле видами дикой флоры и фауны – 22; в список Бернской конвенции – 10; в дополнение к Бернской Конвенции – 3; в Европейский красный список 1998 г. – 34 таксона; в Европейский красный список 2011 г. – 154 таксона (общими в обоих изданиях ЕКС являются 9 таксонов); в Красную книгу Черного моря – 12. С некоторой долей условности внесены в список охраняемых видов *Cyclamen coum* (= *Cyclamen kuznetzovii*) и *Pinus brutia* (= *Pinus pityusa*),

успешно интродуцированные на заповедную территорию (Миронова, Шатко, 2004).

Особое место во флоре занимают эндемики, как носители специфического генофонда. В первом опубликованном нами списке (Миронова, Каменских, 1995) насчитывалось 69 видов эндемичных растений (подсчёт осуществлялся согласно работе В. Н. Голубева за 1984 г.), во втором (Каменских, Миронова, 2004) – 52 (согласно работе В. Н. Голубева за 1996 г.). После проведения ревизии крымского флористического эндемизма (Ена, 2001, 2002, 2012) во флоре полуострова выделено 106 видов и подвидов эндемичных растений, из которых 31 произрастает на территории Карадагского природного заповедника, что составляет 29% от числа эндемиков Крыма и около 3% от флоры заповедника.

Обсуждение. Изучение флоры Карадагского природного заповедника нельзя считать завершённым, хотя в целом флористический состав и распределение видов по территории выявлены достаточно полно. В растительном покрове заповедника, безусловно, существуют растения, по разным причинам не попавшие в поле зрения ботаников в период инвентаризационных работ. В их числе могут быть виды (преимущественно среди однолетников), которые в течение многих лет сохраняются в виде почвенного банка семян, или некоторые особи поликарпических трав, в частности из семейства орхидных, образующие генеративные органы (и даже наземные вегетативные побеги) далеко не каждый год. Поэтому места, где произрастают такие виды, необходимо посещать хотя бы несколько сезонов подряд, желательно в годы с разными гидротермическими условиями. Не исключено появление новых видов в результате заноса диаспор сорных и рудеральных растений на участки у границы заповедника, непосредственно соприкасающиеся с посёлками, дорогами и сельхозугодьями. Возможно пополнение видового состава флоры за счет целенаправленного исследования труднодоступных участков, где обнаружить виды (и тем более объективно характеризовать их пространственное распределение) весьма проблематично. К таким экотопам в заповеднике можно отнести отвесные скалы и крутые ущелья, подвижные осыпи, крутые глинистые береговые обрывы (бедленды). Безусловно, изучение растительного покрова горных районов с таким сложным рельефом, как в КаПриЗ, требует большей детальности и усилий по сравнению с равнинными территориями, а на труднодоступных участках проводить инвентаризационные работы необходимо с использованием спецсредств и даже с привлечением скалолазов.

Можно предположить изменение флористического состава в результате восстановительных сукцессионных процессов, наблюдаемых с момента введения заповедного режима. В некоторых травянистых сообществах уже в настоящее время отмечается уменьшение численности представителей сорного и полусорного разнотравья, а ряд антропофильных видов, ранее встречавшихся единично, в последние годы не обнаружен. В относительно увлажнённых экотопах травяные проценозы преобразуются в лугово-степные, а на границе с лесом наблюдается смена травянистых сообществ древесными. На участках облесения отмечается некоторое сокращение видового разнообразия, которое в степных сообществах закономерно выше, чем в лесных. Эти преобразования следует рассматривать как естественные восстановительные процессы, включающие возвращение древесной растительностью утраченных позиций и освобождение коренных сообществ от нехарактерных для них заносных видов. При заповедном режиме происходит возрастание численности некоторых аборигенных растений, в том числе и редких, а также восстановление исчезнувших и даже появление

новых, ранее не зарегистрированных популяций. Изменение численности и распределения видов на территории могут вызвать и климатические колебания, эпизодически возникающие экстремальные гидротермические условия, особо часто повторяющиеся в последние годы.

В плане продолжения флористических исследований, с учетом современных данных в области флористики и систематики, необходимо провести ревизию гербарного фонда КаПриЗ (насчитывающего на 2013 г. более 11,5 тыс. листов), а в дальнейшем при пополнении гербария, в первую очередь, осуществлять дифференцированный сбор видов из критических и сложных таксонов конкретных экотопов. Требуется подтверждение произрастания на территории заповедника, а, следовательно, и проведение целенаправленных поисков *Lemna minor*, *Salsola laricina*, *Salsola soda*, *Blackstonia perfoliata*, *Epipactis condensata*, *Primula acaulis*, поскольку в местах их первичного обнаружения произошла смена эдафических условий, и они в последние годы там не отмечаются, а также ряда видов, переопределённых на основании изучения гербарных образцов (например, *Marrubium vulgare*, *Nonea pulla* и др.).

Флора Карадагского природного заповедника является репрезентативной частью флоры зональной и региональной (Миронова, Нухимовская, 2001). Состав флоры КаПриЗ характеризуется, с одной стороны, наличием европейского степного и лесостепного элементов, а с другой – присутствием видов Субсредиземноморья и Горного Крыма, находящихся на северо-восточной границе своего распространения.

Заключение. Для сохранения генетического и флористического разнообразия заповедника необходимо изучение видов в их естественной среде обитания, выявление их современных позиций в различных фитоценозах со всеми многообразными внутрибиотическими связями. Особое внимание при флористических исследованиях необходимо обращать на максимально полное выявление местонахождений и оценку современного состояния редких таксонов, отмечать участки с повышенной или максимальной их концентрацией. Процесс изучения флоры Карадагского природного заповедника, безусловно, будет продолжаться, поэтому материалы данной статьи актуальны только в настоящее время. В будущем список флоры заповедника необходимо пополнять, уточнять, обновлять с учетом новых данных флористических полевых исследований, а также прогресса в свете новейших достижений в области филогенетики, таксономии и хорологии, с целью достижения таксономического консенсуса с флорой европейско-средиземноморского пространства, необходимого в обеспечении прогресса в изучении флоры Крымского полуострова (Ена, 2012).

Благодарности. Авторы признательны С.А. Свирину (Севастополь) за участие в полевых работах и сборе материала; А.В. Фатерыге (Карадагский природный заповедник, Феодосия) – за помощь в номенклатурно-таксономическом уточнении видов родов *Anacamptis* и *Epipactis* семейства Orchidaceae; М.С. Калистой (Киев, Украина) – за консультацию по роду *Crambe* семейства Brassicaceae.

Литература

- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма: Рукопись Деп. в ВИНТИ 07.08.84 № 5770. 84 Деп. – Ялта, 1984. – 218 с.
- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС – ННЦ, 1996. – 218 с.
- Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Карадагский государственный заповедник. Растительный мир. – К.: Наукова думка, 1982. – 152 с.
- Екофлора України. Том 3 / Я. П. Дідух (відпов. ред.). – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – 496 с.

Ена А.В. Аннотированный чеклист эндемиков флоры Крыма // Украинский ботанический журнал. – 2001. – 58, № 6. – С. 667 – 677.

Ена А.В. Созологическая квалификация эндемиков флоры Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: Тематический сборник научных работ. – Симферополь, 2002. – Вып. 12. – С. 9 – 17.

Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.

Каменских Л.Н., Миронова Л.П. Конспект флоры высших сосудистых растений Карадагского природного заповедника НАН Украины (Крым) // Морозова А.Л., Гнубкин В.Ф. (ред.). Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 161 – 223.

Каменских Л.Н. Флористический список. Новые виды // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 24. 2007 год. – Симферополь: Н. Орианда, 2009. – С. 56.

Кукушкин О.В., Василенко С.Н. О находке нового для Карадага кустарника – таволги зверобоелистной, *Spiraea hypericifolia* Lam. (Roseae) // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 25. 2008 год. – Симферополь: Н. Орианда, 2010. – С. 51 – 53.

Куропаткин В.В., Ефимов П.Г. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Ботанический журнал. – 2014. – 99, № 5. – С. 555 – 593.

Лазьков Г.А. *Marrubium anisodon* C. Koch. (Labiatae) – новый вид для флоры Восточной Европы // Новости систематики высших растений. – 2011. – 43. – С. 84 – 86.

Миронова Л.П., Каменских Л.Н. Сосудистые растения Карадагского заповедника // Флора и фауна заповедников. – М., 1995. – Вып. 58. – 104 с.

Миронова Л.П., Костенко Н.С., Дідух Я.П., Онищенко В.А., Войцехович А.О. ПЗ Карадазький / Онищенко В. А., Андрієнко Г. Л. (ред.). // Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Частина 1. Біосферні заповідники. Природні заповідники. – К.: Фітосоціоцентр, 2012. – С. 170 – 197.

Миронова Л.П., Нухимовская Ю.Д. Итоги и проблемы сохранения фиторазнообразия в Карадагском природном заповеднике НАН Украины // Морозова А.Л., Гнубкин В.Ф. (ред.). Карадаг. История, биология, археология: Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской научной станции. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 45 – 63.

Миронова Л.П., Шатко В.Г. Мониторинг редких, исчезающих и охраняемых растений флоры Крыма в Карадагском природном заповеднике НАН Украины // Морозова А.Л., Гнубкин В.Ф. (ред.). Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 224 – 249.

Мосякин С.П. Рослини України у світовому Червоному списку // Украинский ботанический журнал. – 1999. – 56, № 1. – С. 79 – 88.

Определитель высших растений Крыма / Н.И. Рубцов (ред.). – Л.: Наука, 1972. – 549 с.

Определитель высших растений Украины / Ю.Н. Прокудин (отв. ред.). – К.: Наукова думка, 1987. – 543 с.

Соколова И.В. Что такое *Cerastium villosum* Stev. // Новости систематики высших растений. – 2001. – 33. – С. 87 – 89.

Червона книга України. Рослинний світ / Я.П. Дідух (ред.). – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир, 1995. – 992 с.

Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. European Red List of Vascular Plants. – Luxemburg: Publications Office of the European Union, 2011. – 132 p.

Black Sea Red Data Book. – New York: UNOPS, 1999. – 413 p.

Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2013. – 172, N 3. – P. 280 – 328.

- Didukh Y., Romo A., Boratyński A.* On five rare vascular plant species reported from Crimea, Ukraine // Willdenowia. – 2004. – **34**, N 2. – P. 407 – 410.
- Efimov P.G.* Notes on *Epipactis condensata*, *E. rechingeri* and *E. purpurata* (Orchidaceae) in the Caucasus and Crimea // Willdenowia. – 2008. – **38**, N 1. – P. 71 – 80.
- Fateryga A.V., Kreutz C.A.J.* Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae) // Journal Europäischer Orchideen. – 2014. – **46**, N 2. – S. 407 – 436.
- Fateryga A.V., Kreutz C.A.J., Fateryga V.V., Efimov P.G.* *Epipactis krymmontana* (Orchidaceae), a new species endemic to the Crimean Mountains and notes on the related taxa in the Crimea and bordering Russian Caucasus // Phytotaxa. – 2014. – **172**, N 1. – P. 22 – 30.
- Revised Annex I of Resolution 6 (1998) of the Standing Committee to the Bern Convention.* – Strasbourg, 2011. – 34 p.
- Seregin A.P.* *Allium nathaliae* (Alliaceae), a new species from the Crimea (Ukraine, Europe), and taxonomic notes on the related species *A. erubescens* C. Koch. // Wulfenia. – 2004. – **11**. – P. 15 – 28.
- Seregin A.P.* A new subspecies of *Allium decipiens* (sect. *Melanocrommyum*, Alliaceae) from the Crimean and NW Caucasus Mts // Phytologia Balcanica. – 2007. – **13**, N 2. – P. 193 – 204.
- Seregin A.P.* *Allium tarkhankuticum* (Amaryllidaceae), a new species of section *Oreiprason* endemic to the Crimean steppe, Ukraine // Phytotaxa. – 2012. – **42**. – P. 9 – 18.
- World Checklist of Selected Plant Families* / The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens. – Kew, 2005. – <http://www.kew.org/wcsp/>
- Zázvorka J.* *Orobanche kochii* and *O. elatior* (Orobanchaceae) in central Europe // Acta Musei Moraviae. Scientiae Biologicae. – 2010. – **95**, N 2 – P. 77 – 119.

Flora of the Karadag Nature Reserve (vascular plants). L.P. Mironova, V.V. Fateryga. The present state of the flora of the Karadag Nature Reserve is characterized. The floristic list of vascular plants reflected nomenclatural and taxonomical changes and new data received during the period of 10 years (2003–2013) is given. According to the new data, the list of vascular plants of the reserve contains 1,165 species and subspecies of 478 genera and 95 families; among them, 49 species are introduced and invasive. According to the recent conservation lists, 230 rare and specially protected vascular plant taxa of the Crimean flora are registered in Karadag, that is about 20% of the floristic diversity of the reserve; most of them have several conservation statuses. In addition, 31 species and subspecies of endemic plants are revealed in the flora of the reserve; they represent 29% of the taxa endemic to the Crimea and about 3% of the flora of the reserve. Objectives for the floristic studies of the further years are specified.

Key words: Floristic List, Vascular Plants, Flora, Taxon, Rare Species, Endemics, Karadag Nature Reserve, Crimea.

*И.Л. Потапенко*¹, канд. биол. наук, науч. сотр., *С.И. Кузнецов*², д-р биол. наук,
гл. науч. сотр., проф., *Н. И. Клименко*³, канд. с.-х. наук, ст. науч. сотр.

ХВОЙНЫЕ ДЕРЕВЬЯ И КУСТАРНИКИ В ОЗЕЛЕНЕНИИ ВОСТОЧНОГО РАЙОНА ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Приведены сведения о географическом происхождении, морфологических, биологических и декоративных особенностях 29 видов и 18 декоративных форм хвойных древесных растений. Оценены результаты их культуры в зеленых насаждениях восточного района ЮБК. Даны рекомендации по использованию изученных видов и декоративных форм хвойных древесных растений в зеленом строительстве региона.

Ключевые слова: хвойные древесные растения, морфология, биология, декоративные свойства, зеленое строительство, восточный район ЮБК.

В декоративном садоводстве Крыма хвойные древесные растения занимают ведущее место. Ценность их в том, что они отличаются стойкостью, долговечностью, высокими эстетическими свойствами во все сезоны года, имеют много декоративных форм. Кроме того, хвойные насаждения играют огромную почвозащитную, водоохранную и санитарно-гигиеническую роль, смягчая климат, украшая ландшафт, насыщая воздух кислородом и очищая его фитонцидами. Наряду с представителями аборигенной флоры, многие интродуцированные хвойные растения: кипарисы, кедры, пинии прочно вошли в культуру Крыма, стали ему органически присущи, создавая здесь неповторимую красоту средиземноморского ландшафта.

Сведения о хвойных древесных растениях юго-восточного Крыма содержатся в различных работах, посвященных как изучению природной флоры (Вульф 1926–1969; Васильева, 1928; Сарандинаки, 1930–1931; Станков, 1926), так и культурфитоценозов региона (Воинов, 1930; Григорьев, Голубева, 1978; Захаренко и др., 1985; и др.; Кохно и др., 1985; Ярославцев, Захаренко, 1980;). Некоторые работы посвящены отдельным родам хвойных в условиях культуры в Крыму (Захаренко, 2002; Кузнецов, 1984; и др.).

Однако для дальнейшего отбора наиболее экологически соответствующих исследуемому району декоративных хвойных деревьев и кустарников необходимо изучение и обобщение опыта их культивирования. Поэтому целью настоящего исследования было проанализировать применение хвойных древесных растений в озеленении восточного района ЮБК, выделить наиболее ценные из них для зеленого строительства региона.

Материал и методы. Материалом для данной публикации послужили сведения, собранные нами в последний десятилетний период на территории восточного района ЮБК (Галушко, Потапенко, 2004; Потапенко, Летухова, 2006; 2009; Потапенко, Кузнецов, 2009 и др.), где проводились дендрологические обследования парков, скверов, уличных насаждений населенных пунктов, а также парков

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

² Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины, Киев, Украина.

³ Государственное бюджетное учреждение Республики Крым «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр», г. Ялта, РФ.

и зеленых зон пансионатов, домов отдыха, детских оздоровительных комплексов и других объектов рекреации. Особое внимание в работе уделено парку Карадагского заповедника. Его расположение на территории научного учреждения позволяет проводить стационарные наблюдения за растениями интродуцированной и природной флоры в условиях культуры, а также проследить историю его формирования и развития (Каменских, Потапенко, 2004; Потапенко, Владимирова, 2004), что невозможно сделать в других парках из-за отсутствия необходимого исторического материала. При подготовке рекомендаций по использованию тех или иных видов растений в зеленом строительстве также учитывались рекомендации других авторов (Григорьев, 1974а; 1974б; Методические рекомендации... 1981; Ярославцев, Кузнецов, 1971 и др.).

Исследуемый район охватывает полосу Южного бережья от Алушты до Феодосии и по совокупности метеорологических показателей характеризуется как южнобережный субсредиземноморский слабоконтинентальный с жарким сухим летом и относительно теплой, влажной зимой. Наиболее распространенными почвами здесь являются маломощные сильноскелетные и малогумусные коричневые. В климатическом отношении район делится на два подрайона: западный (от Алушты до Морского) и восточный (от Морского до Феодосии). Восточный отличается от западного более выраженной континентальностью климата. Особенно низки здесь абсолютные зимние минимумы, которые достигают -20 , -24°C (для Феодосии $-25,2^{\circ}\text{C}$), что связано с прорывами холодных северных ветров через горные коридоры или поступлением их с востока в обход относительно невысоких гор. По условиям увлажнения восточный подрайон является более засушливым. Среднее количество осадков здесь ниже (до 300 мм), чем по району в целом (300–400 мм/год), что связано с ослабленным влиянием средиземноморских воздушных масс (Багрова и др., 2003; Бобра, 2002; Станков, 1930). Вышеперечисленные особенности климата выдвигают ряд требований к культивированию здесь деревьев и кустарников. Низкие зимние температуры ограничивают применение теплолюбивых вечнозеленых растений. Для многих относительно холодостойких растений ограничением является воздушная и почвенная засуха. Поэтому обобщение опыта культивирования деревьев и кустарников в садах и парках восточного района ЮБК имеет большое практическое значение.

Изучение дендрологического состава проводилось нами путем стационарных наблюдений, маршрутных обследований и экспедиционных выездов с использованием стандартных методик. Определение таксономического состава выполнялось, как в полевых условиях, так и на основании собранного гербарного материала. Для определения таксономического состава интродуцированной дендрофлоры использованы справочники по декоративным древесным породам (Дендрофлора Украины, 2001; Деревья и кустарники... 1985; Забелин, 1939;). Систематическое положение, объем и номенклатура таксонов приняты по С.Л. Мосьякину и М.М. Федорончуку (1999); были также использованы флористические сводки для интродуцированных видов – А. Редер (1949) и Г. Крюссман (1971; 1979). В работе часто приводятся сведения о том или ином виде (форме), культивируемом в степном отделении НБС, где почвенно-климатические условия еще более жесткие, отрицательные зимние температуры ниже ($-25,6^{\circ}\text{C}$), чем в восточном районе ЮБК. Поэтому такой опыт будет иметь большое значение для зеленого строительства исследуемого района.

Принятые сокращения: выс. – высота; диам. – диаметр; дл. – длина; п. – поселок; ур. – урочище; экз. – экземпляр; НБС – Никитский ботанический сад; ЮБК – Южный берег Крыма; КаПриЗ – Карадагский природный заповедник.

Результаты. В работе приведены данные о 29 видах хвойных древесных растений, принадлежащих к 13 родам 4 семейств, которые используются в зеленом строительстве восточного района ЮБК, а также приводится информация о формовой разнообразии большинства видов. Семейства, а в их пределах роды и в родах – виды расположены в порядке латинского алфавита. Более подробная информация дана о видах, которые широко распространены в регионе, имеется опыт их культивирования. О видах, представленных единичными экземплярами, даются лишь краткие сведения с указанием местонахождения. Поскольку данная работа не является определителем, здесь приведены только самые краткие морфологические описания, характеризующие особенности того или иного вида (формы). Лишь в некоторых случаях указаны признаки, которые могут оказать помощь в определении.

Семейство Cupressaceae Bartleg – Кипарисовые

Род *Calocedrus* Kurz – калоцедрус

***Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin (=Libocedrus decurrens Torr.) – калоцедрус сбежистый**, или **калифорнийский** (кедр речной, или калифорнийский).

Вечнозеленое дерево до 40–50 м выс. с узкокonusовидной кроной в молодом возрасте, ширококонусовидной – в более старом. Кора ствола темно-коричневая, трещиноватая, отслаивающаяся небольшими тонкими пластинками. Хвоя мелкая, чешуевидная, блестяще-зеленая с желтоватым оттенком расположена на побеге в одной плоскости супротивно.

Естественный ареал: горы тихоокеанского побережья Северной Америки в пределах 1500–2700 м н.у.м., главным образом, во влажных долинах на плодородных почвах.

В Крыму введен в культуру НБС в 1852 г. семенами, полученными из Гамбурга. Данных о современном распространении в Крыму нет. Ранее встречался от Балаклавы до Коктебеля и в Симферополе. В НБС страдал от засухи, нуждался в поливе (Малеев, 1939). В восточном районе ЮБК имеется 3 экз. в парке оздоровительного комплекса «Семидворье» (выс. самого крупного ~12 м, диам. ствола 67 см) и 1 экз. в пансионате «Рыбачье» (п. Рыбачье). В «Семидворье» растения находятся в удовлетворительном состоянии, плодоносят. В «Рыбачьем» дерево сильно подсыхает.

Теневынослив, морозостоек, однако требователен к влажности почвы и воздуха. В культуре размножается семенами посевом их в притененные гряды в феврале – начале марта (Аннотированный каталог... 1984).

В парк Карадагского заповедника в апреле 2010 г. из НБС привезены 3 саженца калоцедруса. Растения высадили в относительно влажном, слегка затененном месте, где есть возможность регулярного полива. В настоящий момент все деревья развиваются нормально, плодоносят.

Калоцедрус сбежистый – очень декоративное быстрорастущее хвойное дерево. Однако в исследуемом районе может использоваться ограничено в более влажных затененных местах парка и при поддерживающем поливе.

Род *Chamaecyparis* Spach – кипарисовик

***Chamaecyperis lawsoniana* (A.Murray) Parl. – кипарисовик Лавсона.** Вечнозеленое дерево до 50 м выс. с узкокonusовидной кроной, горизонтально отсто-

ящими ветвями и свисающими побегами. Кора ствола красновато-коричневая, продольно-трещиноватая, отслаивающаяся. Хвоя чешуйчатая, зеленая или голубовато-зеленая.

Естественный ареал: горы тихоокеанского региона Северной Америки до 1500 м н.у.м.

В Крыму с 1858 г. (НБС). В настоящее время в степном отделении НБС деревья этого вида растут без полива, но в засушливый период страдают от засухи, теряя декоративность. В условиях степного Крыма переносят зимние морозы ($-27,6^{\circ}\text{C}$) без повреждений. В 35 лет достигали здесь выс. $7,5\pm 0,2$ м и имели очищенный от сучьев ствол диам. $16,5\pm 1,6$ см с узкоконусовидной, расширенной вниз кроной и тонкой вершиной; не повреждались болезнями и вредителями. В восточном районе ЮБК кипарисовик Лавсона встречается редко – единичные молодые деревья до 5 м выс. в доме отдыха «Судак» (г. Судак), пансионатах «Зенит» и «Солнечный камень» (п. Морское); здесь растения хорошо развиты, плодоносят.

Светолюбив, морозостоек, однако недостаточно засухоустойчив, может расти только на равномерно влажной почве или при тщательном поливе. При благоприятных условиях растет быстро. В культуре размножается семенами, черенки укореняются плохо.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Кипарисовик Лавсона очень декоративен спускающейся до земли кроной, особенно при солитерной посадке. Может использоваться также для создания небольших групп. В исследуемом регионе его применение ограничивается низкой засухоустойчивостью.

***C. pisifera* (Siebold & Zucc.) Endl. – к. горохоплодный.** Вечнозеленое дерево с ширококонусовидной ажурной кроной до 25–30 м выс. Кора ствола красновато-коричневая или бурая, продольно-трещиноватая. Хвоя с верхней стороны блестяще-зеленая, снизу беловатая, расположенная в одной плоскости на побегах.

Естественный ареал: Япония.

В Крыму с 1859 г. (НБС). В степном отделении НБС произрастает без полива, но в засушливый период страдает от засухи, теряя декоративность; зимует без повреждений. В 35–40 лет деревья кипарисовика горохоплодного достигают здесь выс. $9,5\pm 0,5$ м и диам. ствола $10,8\pm 1,1$ см. В восточном районе ЮБК очень редок – несколько молодых экз. отмечены в пансионате «Солнечный камень» (п. Морское), которые хорошо развиты, плодоносят.

Светолюбив, достаточно морозостоек, но страдает от засухи, растет медленно. Для ЮБК более пригодны юношеские формы (*‘Squarrosa’*, *‘Squarrosa dumosa’*) данного вида, которые гораздо устойчивее к засухе (Малеев, 1939). В культуре размножается семенами, а также крупными (до 20 см дл.) одревесневшими черенками в зимний, весенний, летний периоды.

В парке Карадагского заповедника весной 2010 г. высажены 3 растения, полученные из НБС. Растут медленно, подсыхают даже при регулярном поливе.

Менее декоративен, чем предыдущий вид. Вероятно, оба вида кипарисовика могут использоваться ограниченно лишь в более влажных местах и при наличии полива.

Род *Cupressus* L. – кипарис

***Cupressus arizonica* Greene – кипарис арizonский.** Вечнозеленое дерево до 10–15, иногда до 25 м выс. с горизонтальными ветвями и широкопирамидальной

кроной. Кора ствола бурая или красновато-бурая, тонкая, отслаивается пластинками или тонкими скручивающимися полосками. Хвоя зеленоватая или чаще интенсивно сизая с хорошо заметной смоляной железой.

Естественный ареал: сплошного ареала не имеет. Растет отдельными изолированными небольшими группами деревьев, рощами и массивами из тысяч деревьев на площади нескольких квадратных километров в горных районах на высоте около 1500 м н.у.м. от Северной Мексики до гор Сьерра-Невада в Центральной Калифорнии.

В Крыму в культуре с конца XIX ст. (НБС). Широко культивируется на ЮБК, используется для озеленения в предгорном и степном Крыму: Севастополь, Евпатория, Керчь, Ленино, Гвардейское. В условиях степного Крыма в возрасте 30–35 лет без полива деревья имели выс. $12,6 \pm 0,7$ м и диам. ствола $24,0 \pm 2,7$ см, не повреждались болезнями и вредителями. В восточном районе ЮБК культивируется практически повсеместно в парках и других зеленых насаждениях. Самое крупное дерево выс. ~27 м (!) и диам. ствола 80 см отмечено в п. Малореченское (рис. 1).

Светолюбивый, засухоустойчивый вид, растет на всех почвах ЮБК. Один из самых холодоустойчивых кипарисов, без повреждений выдерживает понижение температуры до -20°C . Растет быстро, в первые 10–15 лет достигает выс. 7–8 м, затем прирост снижается. Плодоносит, самосев не отмечен. В культуре размножается семенами: лучшими сроками для высева семян является период ноябрь – февраль. При вегетативном размножении оптимальным является подзимнее черенкование в холодном парнике или в неотапливаемой теплице черенками без пятки длиной 15–20 см. Формы кипариса арizonского успешно размножаются внутривидовой прививкой (Захаренко, 2006).

В парке Карадагского заповедника более 30 разновозрастных деревьев. Все растения хорошо развиты, ежегодно плодоносят. Зимой 2005/06 гг. обмерзание кипариса арizonского здесь было значительно ниже, чем кипариса вечнозеленого.

Кипарис арizonский очень красив, особенно при солитерной посадке, благодаря оригинальной коре, привлекательной форме кроны и яркой хвое, подчеркивающей декоративность этого растения. Его используют для создания аллей и групп, живых изгородей и высоких бордюров, так как он хорошо переносит стрижку. Экологические свойства и высокая декоративность позволяют рекомендовать кипарис арizonский для более широкого применения в зеленом строительстве всего региона. К недостаткам следует отнести слабую ветроустойчивость. Часто сильными ветрами, которые характерны для этой части Крыма, обламываются ветви, иногда очень крупные. Поэтому рекомендуется высаживать в защищенных от ветров местах.



Рис. 1*. Кипарис арizonский в п. Малореченское



Рис. 2*. Кипарис арizonский `Glauca` в парке Карадагского заповедника

«Львовский железнодорожник» (г. Судак), пансионат «Крымское Приморье» (п. Курортное).

В парке Карадагского заповедника рядом с деревом основного вида растет дерево голубой формы, что еще более подчеркивает его красоту (рис. 2).

`*Truncis pluribus*` – дерево с несколькими (3–7 и более стволами), центральный ствол более толстый. Крона овальноцилиндрическая с закругленной вершиной. Окраска хвои серо-зеленая, иногда с голубым оттенком.

Встречается довольно часто – оздоровительный комплекс «Семидворье» (ур. Семидворье), пансионат «Солнечный камень» (п. Морское), пансионат «Крымское Приморье» (п. Курортное), в парках и на улицах Судака, Коктебеля и т.д.

C. lusitanica Mill. – к. лузитанский. Вечнозеленое дерево до 25–30 м выс. Крона широкопирамидальная, у старых деревьев – раскидистая, ветви длинные со свисающими концами. Кора ствола сероватая, мелкотрещиноватая, отслаивается чешуйками или волокнами, на ветвях – красновато-бурая. Хвоя чешуевидная, сизовато-зеленая. По внешнему виду очень похож на кипарис арizonский.

Естественный ареал: горы Мексики и Гватемалы.

В культуре в Крыму с 1842 г. Часто встречается в парках ЮБК от Севастополя до Алушты. В НБС в 120-летнем возрасте имеет выс. 23,9 м, диам. ствола 80 см (Захаренко, 2006). В восточной части ЮБК редок – несколько деревьев в домах отдыха «Судак» (самый крупный экз. выс. ~12 м и диам. ствола 24 см) и «Сокол» (г. Судак), пансионатах «Кулон» (п. Рыбачье) и «Солнечный камень» (п. Морское). Во всех местах деревья хорошо развиты, плодоносят.

Менее засухоустойчив, чем близкий ему кипарис арizonский, более других кипарисов чувствителен к холоду. Растет быстро в первые 10–20 лет,

C. a. var. glabra (Sudw.) Little – к. а. разнов. Глабра. Деревья исключительно декоративны гладкой вишнево-красной или бурой с зеленым оттенком корой, которая у взрослых деревьев отслаивается закручивающимися чешуями или пластинами.

Естественный ареал: центральные графства штата Аризона в горных массивах системы Скалистых гор.

В восточной части ЮБК встречается редко: дом отдыха «Сокол» (г. Судак), пансионаты «Кулон» и «Рыбачье» (п. Рыбачье), пансионат «Крымское Приморье» (п. Курортное), дом творчества писателей «Коктебель» (п. Коктебель).

В восточном районе ЮБК отмечены следующие декоративные формы:

`*Glauca*` – дерево с интенсивной голубовато-сизой окраской хвои.

Встречается редко – база отдыха «Алые паруса» (балка Сотера), пансионат «Зенит» (п. Морское), пансионат «Крымское Приморье»

затем прирост снижается. В культуре размножается так же, как и предыдущий вид.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Кипарис лузитанский – высокодекоративный полиморфный долговечный вид. Ограничением для его культивирования являются как низкая засухоустойчивость, так и низкая морозостойкость, поэтому целесообразно испытать лишь в западном подрайоне восточного района ЮБК.

***C. sempervirens* L. – к. вечнозеленый.** Вечнозеленое дерево до 20–30 м выс. Крона широкопирамидальная, густая, у старых деревьев раскидистая, образованная сравнительно тонкими ветвями, отходящими под прямым или чаще острым углом. Кора ствола коричневато-серая, тонкая, волокнистая, с неглубокими продольными трещинами. Хвоя темно-зеленая с продольно-овальной смоляной железкой.

Естественный ареал: острова Крит (горы от 300 до 1600 м), Карпатос, Калшимос, Самос, Кос, Родос; Малая Азия, Сирия, Израиль, Северная Африка. Восточная граница ареала находится в Иране.

Кипарис вечнозеленый вводился в культуру в Крыму дважды: сначала древнегреческими поселенцами, а потом в конце XVIII в., когда в 1778 г. на территории Алупки были сделаны первые посадки живых растений из Стамбула. За относительно короткий срок среди интродуцентов кипарис вечнозеленый стал одним из наиболее распространенных видов в садово-парковом строительстве и озеленении в прибрежной зоне от Евпатории до Феодосии (Захаренко, 2006). В восточном районе ЮБК широко используется, как в парках рекреационных комплексов, так и в уличном озеленении. Самые старые (ориентировочный возраст – более 100 лет) деревья отмечены нами в п. Солнечногорское: выс. ~20 м, диам. ствола – 72 см.

Светолюбивый, засухоустойчивый, достаточно морозостойкий вид, без повреждений переносит длительную летнюю засуху, а также кратковременные морозы до -18°C . Некоторые экз. в насаждениях выдерживают морозы ниже 24°C . Однако морозостойкость резко снижается при комплексном воздействии отрицательных температур, ветра и низкой влажности воздуха. Зимой 1984/85 гг. на отдельных участках побережья к востоку от Алушты пострадало до 80% деревьев (Захаренко, 2006). По нашим данным, в аномально холодную зиму 2005/06 г. на участке Морское–Феодосия погибло от 30 до 80% деревьев. Кипарис вечнозеленый при благоприятных условиях растет быстро. Ежегодно плодоносит, иногда дает самосев. Семена достигают зрелости в октябре – начале ноября. В культуре размножается так же, как предыдущие виды этого рода.

В парке Карадагского заповедника более 100 экз. разного возраста. Два самые старые дерева (~80 лет) вымерзли зимой 2005/06 гг. Всего в эту зиму в парке погибло 33% кипарисов вечнозеленых, еще примерно столько же получили высокую степень обморожения. В последующие годы проводились подсадки молодых деревьев для восстановления численности.

Установлено, что кроме высокого эстетического эффекта, кипарисы играют важную роль в формировании экологической обстановки в районах их широкой культуры. Положительное влияние летучих фитонцидов позволяет рекомендовать кипарисы для создания насаждений различного функционального назначения, в том числе и лечебных парков (Захаренко, 2006).

В восточном районе ЮБК из многочисленных декоративных форм кипариса вечнозеленого наиболее широко представлены следующие:

‘Australis’ – дерево с одним стволом и узкопирамидальной или колонновидной кроной и закругленной верхушкой.

Встречается часто наравне с основным видом, в том числе в парке Карадагского заповедника.

`Horizontalis` – типичная для естественного ареала форма с колонновидной или цилиндрической кроной и горизонтально отходящими ветвями.

Встречается довольно часто наравне с основным видом, в парке Карадагского заповедника – несколько экз.

`Indica` – одноствольное дерево с очень узкой кроной, образованной ветвями, идущими параллельно стволу; верхушка длинно заостренная. Встречается довольно часто.

`Pyramidalis` – дерево с узкопирамидальной кроной, образованной восходящими вверх ветвями.

Встречается повсеместно чаще, чем растения основного вида. Именно пирамидальная форма кипариса вечнозеленого прочно вошла в культуру Крыма, формируя «типичный крымский пейзаж». Она чаще других используется для создания стриженных форм, живых изгородей, аллей, групп, оформления парадных входов и т.п.

Такие кипарисы, как *C. funebris* Endl. (к. плакучий), *C. torulosa* D. Don (к. гималайский), *C. macnabiana* A. Murray (к. Макнаба), *C. macrocarpa* Hartweg (к. крупноплодный) отмечены единичными экземплярами. Следовательно, у нас недостаточно сведений для подготовки рекомендаций по их культуре в регионе. Согласно литературным данным, кипарисы плакучий, гималайский, крупноплодный недостаточно засухо- и морозостойки в отличие от кипариса Макнаба, который перспективен для степного и предгорного Крыма (Захаренко, 2006). Следовательно, последний может быть испытан для исследуемого региона.

Род *Juniperus* L. – можжевельник

***Juniperus communis* L. – можжевельник обыкновенный.** Вечнозеленое дерево до 12 м выс., или кустарник. Кора ствола серо-бурая, продольно трещиноватая, отслаивающаяся. Хвоя до 1–1,5 см дл., игловидная, плотная, мутовчато расположена на побегах.

Естественный ареал: лесная зона Европы, Азии и Северной Америки.

В Крыму с 1821 г. (НБС). В парках и других зеленых насаждениях Крыма встречается довольно редко. В восточном районе ЮБК отмечены единичные экз., как в парках, так и уличных насаждениях (п. Коктебель, п. Солнечная Долина). Везде подсыхает, страдает от почвенной и воздушной засухи.

В парке Карадагского заповедника 1 экз. можжевельника обыкновенного рос (дата посадки неизвестна) на южном приморском склоне, страдая от почвенной и воздушной засухи, несмотря на поддерживающий полив. В 2000 г. окончательно высох.

В восточном районе ЮБК отмечены следующие декоративные формы:

`Suecica` – дерево с широко- или узкоколонновидной кроной, направленными вверх ветвями и свисающими вниз кончиками побегов.

Растет только в парке Карадагского заповедника. Сажены (3 экз.) были подарены в 2004 г. дендрологическим парком «Александрия». Все растения страдают от почвенной и воздушной засухи, несмотря на регулярный летний полив.

Скорее всего, данный вид можжевельника значения для исследуемого региона не имеет.

***J. excelsa* M. Bieb. – м. высокий.** Дерево до 10–15 м выс. Крона у молодых растений конусовидная или компактная пирамидальная. Генеративные деревья имеют разнообразную крону: рыхлую, компактную, узко- и широкопирамидаль-

ную. Кора бурая, сходящая длинными узкими полосками. Хвоя чешуевидная, сизовато-зеленая.

Естественный ареал: Восточное Средиземноморье (Балканский п-ов, о. Кипр), Малая Азия, Западное Закавказье, ЮБК от мыса Айя до Карадага и Байдарская долина.

Широко распространен в парках ЮБК. В степном Крыму засухо- и зимостоек, в возрасте ~37 лет достигает выс. 12 м и диам. ствола 22 см. В зеленых зонах восточного района ЮБК также встречается довольно часто. Два самых старых (примерно 300–400 лет) экз. можжевельника высокого ($h - 6$ м, $d - 80$ см; $h - 7,5$ м, $d - 42$ см) отмечены нами в парке пансионата «Канака» в Канакской балке (между населенными пунктами Рыбачье и Морское) (рис. 3).



Рис. 3*. Можжевельник высокий в парке пансионата «Канака» (Канакская балка)

Светолюбивый, засухоустойчивый вид, нетребователен к влажности и плодородию почв, но не выносит засоления. Достаточно морозоустойчив (не отмечены случаи поражения морозами даже в экстремально холодные зимы). Плодоносит, изредка дает самосев. Растет медленно, долговечен. В культуре размножается семенами и черенками. На успешность укоренения черенков существенно влияет возраст маточного растения: наибольшей регенерирующей способностью обладают иматурные растения ($12,1\% \pm 0,1$), у виргинильных она существенно уменьшается ($2,9\% \pm 0,1$). Продолжительность укоренения 17 месяцев. Черенки генеративных растений практически не укореняются даже с использованием стимуляторов роста (Колодзяженьська та ін., 2013).

В парке Карадагского заповедника самый старый (около 100 лет) экз. можжевельника высокого ($h \sim 15$ м, $d - 24$ см) находится у административного корпуса. Еще несколько молодых деревьев растут на других куртинах парка и на территории поселка Биостанции.

Можжевельник высокий – один из наиболее декоративных и экологически соответствующих данному региону видов. Декоративен в любом возрасте и во все времена года, что позволяет широко применять его для различных композиций. Можжевельник высокий можно использовать в массивах, группах, аллеях.

***J. deltoides* R.P. Adams (= *J. oxycedrus* L.) – м. дельтовидный** (= м. колючий). На основании хронологических, морфологических, биохимических и филогенетических данных можжевельники, определявшиеся ранее как *J. oxycedrus* в Крыму отнесены проф. Р. Адамсом к новому виду *J. deltoides* (Ена, 2012).

Небольшое дерево до 8 м выс., или кустарник. Очень полиморфный вид. Кора ствола светло-серая, гладкая. Хвоя игловидная, колючая, серо-зеленая, сверху с беловатой продольной полоской устьиц, до конца хвои прорезанной зеленоватой жилкой.

Естественный ареал: Италия, Балканский полуостров, Крым, Кавказ, Турция, Палестина.

Крымский ареал простирается от мыса Фиолент – на западе, до горных массивов Карадаг и Агармыш – на востоке (Ругузова, 2006).

В Крыму в культуре с 1813 г. (НБС) из семян собственного сбора (Малеев, 1939). В парках Крыма (в том числе и в восточном районе ЮБК) встречается часто, но в основном в виде дикорастущих растений.

Светолюбивый, засухоустойчивый, достаточно морозостойкий вид (не поражался морозами даже в экстремально холодные зимы). К почвам неприхотлив, может расти на сухих каменистых склонах, но не выносит засоления. Плодоносит, самосев не отмечен. Растет медленно, долговечен. В культуре размножается семенами и черенками. На успешность укоренения черенков, как и у предыдущего вида, существенно влияет возраст маточного растения: наибольшей регенерирующей способностью обладают имматурные растения ($40,4 \pm 1,7$), у виргинильных она существенно уменьшается ($0,9 \pm 0,1$) (Колодяженська та ін., 2013).

В парке Карадагского заповедника несколько экз. единично расположены на разных куртинах. Растут удовлетворительно.

Можжевельник колючий может использоваться одиночно, группами, для создания живых изгородей. В последнее время изучены и описаны его различные декоративные формы, которые рекомендуется шире использовать для парковых композиций (Ругузова, 2002).

***J. sabina* L. – м. казацкий.** Стелющийся кустарник до 1,5–2 м выс. Кора ствола и ветвей гладкая, красновато-серая. Хвоя чешуевидная, темно-зеленая, иногда слегка заостренная.

Естественный ареал: горы Южной и Центральной Европы, Западная Азия, Сибирь, Кавказ.

В Крыму с 1818 г. (НБС), где широко используется в парках и других зеленых насаждениях, в том числе городском озеленении. В условиях степного Крыма засухо- и зимостоек. В парках восточного района ЮБК можжевельник казацкий часто применяют для создания бордюров, небольших групп, реже – в виде солитеров и в качестве почвопокровного растения.

Светолюбив, достаточно засухоустойчив, однако молодые растения требуют полива, особенно при посадке на южных склонах. Вполне морозостоек, переносит без повреждений резкие колебания температуры и морозы до -35°C . К почвам нетребователен, выносит их легкое засоление. Растет медленно, долговечен. Плодоносит, самосев не отмечен. В культуре размножается семенами и черенками.

В парке Карадагского заповедника растет в виде солитеров, групп, бордюров. Однако в 2002 г. попытка озеленить южные склоны можжевельником казацким не увенчалась успехом: все растения погибли из-за отсутствия регулярного полива.

Можжевельник казацкий – ценный декоративный хвойный кустарник, который особенно эффективен при создании декоративных горок, бордюров и как почвопокровное растение. Однако в засушливом восточном районе ЮБК нуждается в более влажных местах произрастания, часто требует поддерживающего полива, особенно в молодом возрасте.

***J. virginiana* L. – м. виргинский.** Вечнозеленое дерево до 30 м выс. Крона у молодых растений пирамидальная, с возрастом – более широко округляющаяся. Кора ствола темно-бурая или красно-бурая, продольно-трещиноватая, отслаивающаяся. Хвоя чешуевидная, темно-синевато-зеленая, иногда частично игловидная.

Естественный ареал: атлантический регион Северной Америки.

В Крыму в культуре с 1815 г. (НБС), где часто встречается в парках (Симферополь, Евпатория и от Севастополя до Феодосии), а также повсеместно используется в уличном озеленении. В условиях степного Крыма засухо- и зимостоек. В возрасте ~25 лет растения здесь достигают выс. 9 м и диам. ствола 14 см. В восточном районе ЮБК встречается часто: пансионаты «Зенит», «Сол-

нечный камень» (п. Морское), санаторий Министерства обороны (г. Судак), пансионат «Крымское Приморье» (п. Курортное) и др. Все деревья достаточно хорошо развиты, плодоносят, однако даже самые крупные экз. не превышают выс. 10–12 м.

Светолюбивый, морозостойкий, достаточно засухоустойчивый вид, однако в засушливых местах развивается хуже. К почвам нетребователен. Мирится с небольшим засолением. Растет медленно, долговечен. Плодоносит, самосев не отмечен. В культуре размножается семенами и черенками.

В парке Карадагского заповедника 5 экз. в возрасте 30–40 лет находятся в хорошем состоянии, растут практически без ухода, ежегодно плодоносят, однако самосева не дают.

Можжевельник виргинский – ценный декоративный вид для восточного района ЮБК. Может использоваться в солитерах, группах, аллеях. Хорошо переносит стрижку, поэтому может применяться для построения различных искусственных форм в декоративном садоводстве.

Род *Platycladus* Spach – плосковеточник, платикладус, или биота

Platycladus orientalis (L.) Franco – плосковеточник (платикладус, биота) восточный.

Вечнозеленое дерево до 15 м выс. с ширококонусовидной или яйцевидной кроной. Кора ствола красновато-коричневая, темно-бурая или темно-серая. Хвоя чешуевидная, темно-зеленая с начала вегетационного периода до осени, осенью и зимой – бурая.

Естественный ареал: горы северного Китая.

В Крыму в культуре с 1813 г. (НБС), где широко распространен как в декоративных зеленых насаждениях, так и в лесных культурах. В восточной части ЮБК встречается повсеместно: в парках рекреационных комплексов, на улицах, в скверах и парках городов и поселков.

Светолюбивый, засухоустойчивый и вполне морозостойкий вид, однако легко переносит затенение. Несмотря на высокую степень засухоустойчивости, лучше развивается на влажных почвах или при наличии полива. Растет медленно, сравнительно долговечен. Плодоносит, размножается самосевом. В культуре хорошо размножается семенами и черенками.

В парке Карадагского заповедника сотни деревьев разного возраста. Практически не требуют ухода: растут без полива, не подмерзают; периодически проводится формирующая стрижка.

Плосковеточник восточный пригоден для использования в различных декоративных композициях, хорошо переносит стрижку. Широкая экологическая пластичность позволяет рекомендовать его, как для парков рекреационных комплексов, так и для городского озеленения во всем регионе.

В восточном районе ЮБК отмечены следующие декоративные формы:

`*Globosa*` – кустарник или дерево с широкой шаровидной кроной и зеленой хвоей. Часто встречается в различных зеленых насаждениях восточного района ЮБК.

В парке Карадагского заповедника растут 3 экз. у центрального входа, высаженные в 2010 г. Растут практически без полива, немного подсыхают.

`*Aurea*` – кустарник с шаровидной кроной и ярко-желтой хвоей.

Несколько молодых экз. отмечены в доме отдыха «Судак» (г. Судак), пансионате «Новый Свет» (п. Новый Свет).

Род *Thuja* L. – туя

***Thuja occidentalis* L. – туя западная.** Вечнозеленое дерево до 30 м выс. с густой пирамидальной кроной. Веточки и побеги расположены в горизонтальной плоскости. Кора ствола темно-бурая или серовато-коричневая, продольно-бороздчатая. Хвоя чешуйчатая, мелкая (3–4 мм дл.), плоская, темно-зеленая в вегетационный период, буро-зеленая поздней осенью и зимой.

Естественный ареал: атлантический регион Северной Америки. Растет в основном по берегам рек и болот, где достигает максимальных размеров.

В Крыму введена в культуру в 1814 г. (НБС). На ЮБК встречается редко. В степном Крыму в возрасте ~35 лет растения достигают выс. 8 м и диам. ствола 13 см; зимостойкие, в засушливые годы страдают от засухи; плодоносят, самосев отсутствует. В восточном районе ЮБК молодые деревья (5–6 лет) туи западной отмечены в пансионате «Львовский железнодорожник» (г. Судак) и в туристическо-оздоровительном комплексе «Приморье» (п. Коктебель). В Феодосии растут вполне взрослые деревья (ориентировочный возраст 50–55 лет) выс. 10 м, диам. ствола 18 см; плодоносят.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Поскольку туя западная требовательна к влажности почвы и воздуха, для исследуемого региона значения не имеет. Может ограничено использоваться в Феодосии на более увлажненных грунтах.

В восточном районе ЮБК отмечена только одна декоративная форма:

«Compacta» – небольшое дерево с густой пирамидальной кроной и блестяще-зеленой чешуевидной хвоей.

Несколько молодых экз. высажены в доме отдыха «Судак», пансионате «Колыбель Коктебеля» (п. Курортное).

В парке Карадагского заповедника из 14 саженцев туи западной «Компактной», привезенных из Дендрологического парка «Александрия» в 2008 г., сохранились лишь 4, которые регулярно поливаются. Ежегодно плодоносят, самосев отсутствует.

Семейство Pinaceae Lindl.

Род *Abies* Mill. – пихта

***Abies cephalonica* Loudon – пихта греческая.** Дерево 15–30 м выс., ствол до 1 м диам. с конусовидной кроной. Кора ствола серо-коричневая, гладкая в молодом возрасте, у более старых деревьев – растрескивающаяся на продолговатые пластинки. Хвоя блестящая, темно-зеленая, густая, на конце заостренная, колючая.

Естественный ареал: горы Центральной и Южной Греции в пределах 700–1700 м н.у.м.

В культуре в Крыму с 1846 г. (НБС). Часто встречается в парках ЮБК (в 120 лет достигает выс. 25 м), в Симферополе (в 100 лет – выс. 21 м). В условиях степного Крыма деревья пихты греческой в возрасте 35 лет достигают выс. $9,4 \pm 0,7$ м и имеют неочищенный от сучьев ствол диам. $26,8 \pm 1,7$ см с густой красивой конусовидной кроной и горизонтально отстоящими ветвями, покрывающими ствол до самой почвы. В восточной части ЮБК встречается довольно редко: единичные экз. отмечены в пансионатах поселков Рыбачье, Малореченское, парке дома отдыха «Судак» (г. Судак) и др. Самые старые (50–60 лет) деревья выс. 14–15 м находятся в оздоровительном комплексе «Семидворье» (ур. Семидворье).

Растет на освещенных и затененных местах. Достаточно засухоустойчива, однако в засушливые годы страдает от недостатка влаги, особенно взрослые (более 30 лет) деревья, которые при затяжной засухе нуждаются в поливе. Морозо- и зимостойка во всем регионе, не повреждалась даже самыми сильными морозами (-24°C). В исследуемом районе растет медленно (вероятно, из-за недостатка влаги). Плодоносит, самосев отмечен лишь в парке Карадагского заповедника. В культуре размножается семенами.



Рис. 4*. Самосевный экземпляр пихты греческой в парке Карадагского заповедника

В парке Карадагского заповедника 14 экз. Два дерева высажены осенью 1985 г. возле административного корпуса (саженцы получены из Приморского отделения НБС). В настоящее время одно дерево имеет выс. 11 м, диам. ствола 24,8 см; другое – соответственно 7 м и 12,1 см. Не плодоносят. Все остальные деревья пихты греческой – это самосевные экз. возрастом 25–30 лет (материнское дерево вышло примерно в конце 1980-х гг., данных о его возрасте и причинах усыхания нет). Некоторые были пересажены на другие куртины в возрасте 3–5 лет со 100% приживаемостью. Пересаженные растения поливались в засушливый летний период. Все остальные деревья пихты греческой растут практически без полива. В настоящее время самое крупное самосевное дерево имеет высоту ~5 м и диам. ствола 13 см. Два самосевных растения плодоносят с 2010 г. (рис. 4).

Пихта греческая – ценная декоративная порода для зеленого строительства региона. Красива в солитерной посадке и в группе (наиболее декоративны группы молодых пихт). Заслуживает более широкого применения, особенно в парках рекреационных комплексов.

A. numidica De Lannoü – **п. нумидийская**. Дерево 15–20 (25) м выс. с густой пирамидальной кроной. Кора ствола серо-коричневая, гладкая в молодом возрасте, у более старых деревьев трещиноватая. Хвоя темно-зеленая, широкая, толстая, плоская, более мягкая, чем у предыдущего вида.

Естественный ареал: Сев. Африка, в горах Алжира на высоте 1600–2000 м н.у.м.

В культуре в Крыму с 1846 г. (НБС). Распространена в парках ЮБК, растет в Севастополе, Симферополе. Как и предыдущий вид, в восточной части ЮБК встречается довольно редко. Единичные деревья отмечены в парках рекреационных комплексов Судака, Коктебеля, пансионате «Солнечный камень» (п. Морское), Феодосии. Самые старые (50–60 лет) деревья выс. 14–15 м находятся в оздоровительном комплексе «Семидворье» (ур. Семидворье).

Так же, как и предыдущий вид, растет на освещенных и затененных местах. Засухоустойчива, морозо- и зимостойка во всем регионе, не повреждалась даже самыми сильными морозами (-24°C). К почвам не требовательна, однако предпочитает глубокие, особенно известковые, обеспеченные влагой. Растет медленно, вероятно, из-за недостатка влаги.

Плодоносит. Самосев отмечен лишь в парке Карадагского заповедника. В культуре размножается семенами.



Рис. 5*. Пихта испанская в парке пансионата «Солнечный камень» (п. Морское)

(НБС). Наиболее широко распространена (как парковая порода) на ЮБК, где в 95 лет достигает выс. 25 м. Единично встречается в Симферополе. В степном Крыму деревья пихты испанской в 35–40 лет достигают выс. $8,4 \pm 1,1$ м, имеют очищенный от сучьев ствол диам. $27,8 \pm 2,3$ см с ширококонусовидной низко опущенной кроной; засухо- и зимостойки. В восточной части ЮБК встречается редко. Молодые (до 20 лет) деревья растут в турбазе «Приморье» (п. Коктебель), пансионате «Солнечный камень» (п. Морское), Феодосии (р-н автовокзала), Судаче. Самые старые деревья пихты испанской, как и предыдущих видов, находятся в Семидворье.

Растет в светлых и полутененных местах. Засухоустойчива, морозо- и зимостойка во всем регионе, не повреждалась даже самыми сильными морозами (-24°C). Растет медленно, долговечна. Плодоносит. Самосев не отмечен. В культуре размножается семенами, однако выход семян низкий, и они имеют невысокую всхожесть.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Наиболее декоративная из средиземноморских пихт. Особенно красива при солитерной посадке, благодаря стройной ширококонической плотной кроне и серо-зеленой хвое, оригинально равномерно отстоящей от веток. Пихту испанскую используют для создания аллей, групп, живых изгородей, так как она хорошо переносит стрижку. Заслуживает более широкого применения в зеленых зонах городов, поселков, парках рекреационных комплексов.

Род *Cedrus* Mill. – кедр

Cedrus atlantica (Endl.) Carrière – кедр атласский. Дерево 20–40 м выс. с широкопирамидальной рыхлой кроной, скелетные ветви отходят от ствола под

В парке Карадагского заповедника самое старое дерево пихты нумидийской возрастом 70–80 лет растет возле административного корпуса. Происхождение саженца неизвестно. Имеет выс. ~17 м, диам. ствола 36 см. Ежегодно плодоносит, дает самосев. На этой же куртине самосевный экземпляр выс. 1,20 м.

Ценная декоративная порода для зеленого строительства региона, заслуживает более широкого применения.

A. pinsapo Voiss. – п. испанская. Дерево до 25 м выс. с широкопирамидальной густой кроной. Кора ствола темно-серая. Хвоя темно-зеленая, жесткая, толстая, короткая, расположенная вокруг побегов как «ершик», что хорошо отличает эту пихту от других (рис. 5).

Естественный ареал: горы Южной Испании в пределах 1200–1800 м н.у.м.

В культуре в Крыму с 1843 г.

острым или прямым углом, вершина не свисает. Кора серая, гладкая, у более старых деревьев – трещиноватая. Хвоя линейная и относительно дугообразная, слабо заостренная, зелено-сизая или сизая до 2,5 см длиной.

Естественный ареал: Сев. Африка: Атласские горы в пределах 1000–2500 (3000) м н.у.м.

В культуре в Крыму с 1850 г. (НБС). Широко распространен в парках ЮБК. Встречается в степном Крыму. В восточной части ЮБК растет практически повсеместно в парках и других зеленых насаждениях городов и поселков.

Светолюбив, засухоустойчив, относительно морозо- и зимостоек. Переносит кратковременные морозы до -25°C . В аномально холодную зиму 2005/06 г. с длительными морозными периодами с минимальной температурой воздуха -24 – -25°C в районе Курортное–Коктебель–Феодосия погибло около 30% деревьев кедра атласского. В сухих условиях ЮБК хорошо растет на разных почвах, кроме высококарбонатных и сильно щебнистых. Растет достаточно быстро. Плодоносит. Самосев отмечен лишь в парке Карадагского заповедника. В культуре хорошо размножается семенами, а формы – прививкой. Полнозернистость семян в среднем 75% (с колебанием 10–90%).

В парке Карадагского заповедника самое старое дерево кедра атласского возрастом ~100 лет растет напротив административного корпуса. Происхождение саженца неизвестно, однако есть все основания отнести его к первым посадкам, сделанным на Карадагской станции в 1916 г. Имеет выс. ~20 м, диам. ствола 54 см. Ежегодно плодоносит, дает самосев. В настоящее время в парке, кроме описанного выше экз., 4 дерева кедра атласского 10–30-летнего возраста.

Кедр атласский – ценная декоративная порода для зеленого строительства региона, широко применяемая в озеленении. Большого внимания заслуживают декоративные формы, которые в настоящее время представлены единичными экз. Кедр атласский идеально подходит крымскому пейзажу. В крымском паркостроительстве давно используется прием группировки древесных пород в виде рощ из деревьев одного вида. Группы кедра атласского (как правило, сизой формы) благодаря голубоватой окраске хвои хорошо гармонируют с меняющимися в течение дня цветами моря.

В восточном районе ЮБК отмечены следующие декоративные формы:

`Argentea` – дерево с серебристой хвоей. Эта форма представлена исключительно мужскими особями.

В парках восточного района ЮБК встречается редко. Отмечен в пансионатах «Кулон» и «Троянда» (п. Рыбачье). Очень красивое дерево (выс. 7,5 м; диам. ствола 27,0 см) растет в п. Коктебель на территории Дома творчества писателей «Коктебель».

`Glauca` – дерево с сизой хвоей.

Встречается довольно часто среди деревьев основного вида.

`Breviramulosa` – дерево с редкой сильно просвечивающейся кроной и густым охвоением укороченных побегов.

Несколько экз. растут в Доме творчества писателей «Коктебель» (п. Коктебель).

C. deodara (D. Don) G. Don f. – **к. гималайский**. Дерево до 60 м выс. и до 2 м диам. ствола. Крона у молодых деревьев пирамидальная, у старых – раскидистая или цилиндрическая. Ветви расположены не в одной плоскости. Концы побегов и вершина свисающие. Кора ствола буро-серая. Хвоя светло-серо-зеленая, иногда голубовато-зеленая до серебристо-серой, 3–4 см длиной.



Рис. 6*. Самосевный экземпляр кедра гималайского в парке Карадагского заповедника

заповедника (рис. 6). В культуре хорошо размножается семенами, полнозернистость семян сильно колеблется от 0 до 95%.

В парке Карадагского заповедника 2 дерева кедра гималайского возрастом 40–50 лет и 3 самосевных экз. возрастом ~20–25 лет (после холодной зимы 2005/06 гг. погибло около 80% разновозрастных деревьев).

Кедр гималайский – одно из самых красивых деревьев, произрастающих в парках Крыма. Он красив в солитерных посадках, группах, рощах. Групповые посадки кедра гималайского с темно-зеленой окраской хвои воссоздают в миниатюре уголок мощных кедровых лесов в северо-западных Гималаях.

Относительно низкая морозостойкость может быть ограничением для его выращивания только в крайних (восточных) точках исследуемого района – Коктебеле, Феодосии.

***C. libani* A.Rich.** – к. ливанский. Дерево 25–40 м выс. По морфологическим признакам очень близок к кедр атласскому, от которого отличается расположением ветвей в одной плоскости (этот признак относится лишь к взрослым деревьям – после 10–20 лет).

Естественный ареал: горы Передней Азии в пределах 1000–2100 м н.у.м.

В Крыму в культуре с 1826 г. (НБС). Распространен в парках ЮБК, встречается в степном Крыму. На ЮБК в 130 лет достигает 24 м выс., 122 см в диам. ствола, до 23 м в диам. кроны. В степном Крыму деревья кедра ливанского в возрасте 40 лет достигают $11,8 \pm 1,1$ м выс. и $34,0 \pm 2,2$ см диам. ствола; зимостойки и засухоустойчивы. В восточной части ЮБК кедр ливанский распространен значительно реже других видов кедров: в доме отдыха «Судак» (г. Судак), доме творчества писателей «Коктебель», туристическо-оздоровительном комплексе «Приморье» (п. Коктебель), а также на улицах поселков Новый Свет, Курортное, Щebetовка, Коктебель. Прекрасные экз. кедра ливанского (рис. 7) растут

Естественный ареал: северо-западные горы Афганистана, Западные и Центральные Гималаи на высоте 1000–3000 (3500) м н.у.м.

В культуре в Крыму с 1842 г. (НБС). Широко распространен в парках южного горного Крыма от Севастополя до Феодосии. На ЮБК в 110–130 лет достигает 30 м выс., 125 см в диам. ствола, до 20 м в диам. кроны. В восточной части ЮБК растет практически повсеместно.

Более пластичен в отношении к свету, чем другие виды кедров. Может расти как на сильно освещенных, так и затененных местах, выносит даже верхнее отенение. Наименее морозостоек из всего рода (переносит морозы до -20°C). По засухоустойчивости не отличается от других видов кедров. Растет на любых почвах, кроме известковых и сильно щебнистых. Растет достаточно быстро. Плодоносит. Самосев отмечен лишь в парке Карадагского

в пансионате «Крымское Приморье» (п. Курортное).

Светолюбив, засухоустойчив, относительно морозо- и зимостоек. В сухих условиях ЮБК хорошо растет на разных почвах, кроме известковых и сильно щебнистых. Плодоносит. Само-сева не отмечен. В культуре хорошо размножается семенами, полнозернистость семян колеблется от 5 до 95%. При хранении семян в шишках всхожесть сохраняется до 23 лет.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Ценная декоративная порода для зеленого строительства региона. Кедр, как и большинство других хвойных, благодаря способности придавать мягкость пейзажу, хорошо выглядят на местах, ярко освещенных солнцем, т.е. на открытых пространствах, отдельными группами или солитерами. Хорошо воспринимаются одиночные деревья, увенчивающие вершину холма. Старые деревья ливанских кедров, кроны которых напоминают сакли с плоскими крышами, придают ландшафту восточный колорит, а большие размеры позволяют использовать их в пропорциональных сочетаниях с другими древесными породами, архитектурными сооружениями, зданиями. Они композиционно хорошо совмещаются с кипарисами, соснами, тиссом.

Большая ценность кедров как парковых пород обуславливается не только их декоративными признаками, но и высокой фитонцидной активностью. Все виды кедров заслуживают более широкого применения.

Род *Picea* A.Dietr. – ель

***Picea abies* (L.) H.Karst. – ель обыкновенная, европейская.** Дерево до 50 м выс. с конусовидной компактной или рыхлой кроной. Ветви первого порядка, как правило, отходят от ствола горизонтально и на концах слегка приподняты. Кора тонкая от серого до красновато-бурого цвета. Хвоя четырехгранная, темно-зеленая, 2–3 см длины. Очень полиморфный вид.

Естественный ареал: северная часть Европы, Альпы, Карпаты.

Издревле в культуре. В НБС введена в 1813 г. Хотя в восточном районе ЮБК встречается довольно часто, повсеместно страдает от засухи даже при наличии полива. Деревья никогда не достигают выс. более 10–12 м. Декоративны только в молодом возрасте, более старые растения подсыхают, теряют декоративность.

Теневынослива, влаголюбива, зимостойка, нуждается в свежих влажных хорошо дренируемых почвах.

В парке Карадагского заповедника несколько молодых экз. и 1 дерево (возраст неизвестен) выс. ~16 м и диам. ствола 24 см подсыхает, страдает от засухи.



Рис. 7*. Кедр ливанский в парке пансионата «Крымское Приморье» (п. Курортное)

Для зеленого строительства восточного района ЮБК перспектив не имеет.

***P. pungens* Engelm.** – **е. колючая.** Дерево до 20–30 м выс. с плотной конусовидной кроной, образованной относительно толстыми горизонтальными ветвями. Кора ствола серовато-коричневая, трещиноватая. Хвоя 1,2–3 см дл., 4-гранная, прямая или слабоизогнутая, остроконечная, от зеленой до серебристо-белой, расположенная равномерно вокруг побега.

Естественный ареал: лесной пояс Скалистых гор (Северная Америка), где встречается вдоль рек по склонам северной экспозиции на выс. от 2000 до 3500 м н.у.м.

В Крыму с 1858 г. (НБС), в настоящее время довольно широко применяется в озеленении. В степном Крыму деревья ели колючей в возрасте 35 лет достигают выс. 10 м и диам. ствола 20 см; засухо- и зимостойки. В восточной части ЮБК встречается часто, выглядит весьма декоративно, не подсыхает, однако, как правило, деревья имеют выс. 5–7 м (не превышают 10–12 м). Используется в парках рекреационных объектов, в городском озеленении: в партерах у административных зданий, в виде небольших групп и т.п.

Теневынослива, морозоустойчива, мирится с сухостью воздуха и высокими летними температурами. Не требовательна к плодородию и степени влажности почвы (мирится с сухими почвами), хорошо растет на карбонатных и каменистых почвах. Растет медленно, в природных условиях доживает до 600 лет, ветроустойчива. Плодоносит, самосев не отмечен. В культуре размножается семенами и черенками.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Наиболее декоративная из елей для сухого юга. Лучше высаживать одиночными деревьями или в виде небольших групп с редким стоянием деревьев.

В восточном районе ЮБК отмечены следующие декоративные формы:

`Glauca` – дерево с голубовато-зеленой окраской хвои, которая сохраняется круглый год. Крона симметричная, конусовидная. Побеги доходят до земли, расположены ярусами почти горизонтально.

Встречается довольно часто среди деревьев основного вида. В условиях степного Крыма растения этой формы засухо- и зимостойкие, в возрасте 35 лет достигают выс. 11 м и диам. ствола 25 см.

Устойчива в городских условиях: к задымлению, копоти, пыли, ветру. Ветки не ломаются под тяжестью мокрого снега. Зимостойка и засухоустойчива.

Пригодна для создания крупных массивов, небольших куртин, для одиночных посадок и аллей. Рекомендуются высаживать на почетных местах в городе, на территориях промышленных предприятий, на улицах, в парках и скверах, в садах.

`Argentea` – прямоствольное дерево с конусовидной кроной и четко мутовчато расположенными горизонтальными ветвями. Хвоя серебристо-белая, со светлым восковым налетом, который сохраняется и на старых растениях; молодая хвоя имеет нежно-зеленую с беловатым оттенком окраску.

Встречается довольно часто. В условиях степного Крыма растения засухо- и зимостойкие, в возрасте 35 лет достигают выс. 12 м и диам. ствола до 30 см.

Растет нормально. Устойчива к загрязнению воздуха.

Данная форма может быть использована в одиночных и групповых посадках, эффектна в аллеях. Можно высаживать на партере возле административных зданий, в парках, скверах, в садах.

Род *Pinus* L. – сосна

***Pinus halepensis* Mill.** – **сосна алепская.** Дерево до 20 м выс. с прямым или наклоненным стволом (у взрослых деревьев ствол, как правило, наклонен на юг или юго-запад). Крона у молодых деревьев пирамидальная, у старых – широкая раскидистая или зонтиковидная. Молодая кора ствола серая, старая – красно-бурая, неглубоко бороздчатая. Хвоя по 2, тонкие, мягкие, торчащие, скрученные у концов ветвей, темно-зеленые, дл. 6–10 см. Характерным отличительным признаком являются отогнутые вниз женские шишки.

Естественный ареал: Средиземноморье – вдоль берегов Средиземного моря от Испании и северной Африки до юга Балканского полуострова, Кипра и Палестины в высотных пределах от 0 до 1700 м н.у.м.

В Крыму в культуре с 1813 г. (НБС). Распространение ограничено ЮБК, где ранее была самой распространенной сосной в парках (Аннотированный каталог сосен... 1977). В восточной части ЮБК отмечена только в поселке Рыбачье: в пансионате «Троянда» – роща сосны алепской, в пансионате «Шахтер» растут несколько деревьев.

Светолюбивая, засухоустойчивая, теплолюбивая сосна. В суровые зимы на ЮБК у растений, не защищенных от холодных ветров, хвоя и молодые ветки повреждаются морозами. К почвам не требовательна: приспособлена к жизни на морском песке и на сухих почвах из выветренных пород, выносит соленосные брызги моря (Аннотированный каталог сосен... 1977). Плодоносит, самосев не отмечен. На ЮБК – быстрорастущая порода, начинает обильно плодоносить с 4–7 лет. В культуре размножается семенами и прививкой.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Лучшее место для массовых декоративных посадок – приморские откосы над пляжами около моря. Сильный аромат, испускаемый ее хвоей в жаркое время года, дает прекрасное живительное сочетание с запахом моря. В исследуемом районе сосна алепская, вероятно, может использоваться только в его западном подрайоне. Восточнее применение данной культуры ограничивается низкими зимними температурами. Однако возможно испытать ее в защищенных от ветра, наиболее прогреваемых местах, поскольку ценными качествами являются декоративность и высокая степень засухоустойчивости.

***P. nigra* J.F. Arnold subs. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (= *P. pallasiana* D.Don)** – **с. Палласова, крымская.** Дерево 20–30 (45) м выс. и до 1 м диам. ствола с пирамидальной кроной. Скелетные ветви расположены горизонтально. Кора ствола темно-серая растресканная, в верхней части – красноватая. Хвоя по 2 в пучках, 13–18 см дл., жесткая, прочная, колючая, темно-зеленая.

Естественный ареал: Горный Крым, Западное Закавказье, Малая Азия, Балканский п-ов, о. Кипр. Высотные пределы 0–1200 (1400) м н.у.м. В Крыму растет преимущественно на сухой каменистой известковой почве, но максимальной выс. достигает на свежих глубоких известковых суглинках. В нижнем поясе ЮБК почти полностью исчезла и лишь в немногих не освоенных человеком местах сохранилась до самого моря (Батилиман, мыс Мартьян).

Часто встречается в парках Крыма. В степном Крыму деревья сосны крымской в возрасте 35–40 лет достигают выс. 8 м и диам. ствола 34 см; зимостойки, в засушливые годы страдают от засухи. В зеленых насаждениях восточной части ЮБК встречается практически повсеместно.

Светолюбивая, морозостойкая, относительно засухоустойчивая сосна. Поражения морозами не отмечены даже в самые холодные зимы. Менее засу-



Рис. 8*. Сосна итальянская в п. Рыбачье

Самое старое дерево сосны крымской (около 100 лет) имеет выс. ~15 м и диам. ствола 62 см. Молодые саженцы растут быстро при поддерживающем поливе. Взрослые деревья также лучше растут при условии проведения весеннего и осеннего влагозарядного полива.

Сосну крымскую можно использовать для озеленения во всем регионе, особенно в крайних восточных точках (Шебетовка, Коктебель, Феодосия), где более теплолюбивые сосны (*P. pityusa*, *P. halepensis*, *P. pinea*) в суровые зимы сильно подмерзают, часто до полной гибели растения. Однако в восточном районе ЮБК сосна крымская требует более влажных мест произрастания или поддерживающего полива в засушливые годы.

***P. pinea* L. – С. итальянская, пиния.** Дерево выс. до 20–25 (30) м с прямым стволом и толстыми сучьями, образующими очень декоративную густую светло-зеленую зонтиковидную крону (у молодых деревьев – округлую, почти шаровидную). Кора ствола красновато-бурая, продольно-бороздчатая. Хвоя в пучках по 2, плотная, зеленая, торчащая, шероховатая.

Естественный ареал: Средиземноморье в пределах 0–600 (1000) м н.у.м. Имеет два центра естественного распространения (на Пиренейском п-ве и в Малой Азии). В связи с древностью культуры трудно различить ее естественные и культурные местообитания.

В Крыму в культуре с 1814 г. (НБС). В возрасте ~120 лет имеет выс. 16 м и диам. ствола 100 см (Малеев, 1939). Широко используется в парках центральной части ЮБК (от мыса Айя до г. Кабель). В восточной части ЮБК встречается только в его западном подрайоне: в поселках Солнечногорское, Рыбачье, ур. Семидворье, Канакской балке, что подтверждает теплолюбивый характер данного вида. Самые крупные пинии (2 экз.), достигающие выс. 15 и 16 м, отмечены в п. Рыбачье. Одно дерево многоствольное, диам. ствола другого – 76 см (рис. 8). В восточном подрайоне пинии отмечались нами в доме отдыха «Судак» (1 экз.), а также детском оздоровительном комплексе «Коктебель» (п. Курортное) выс. ~6 м и диам. ствола 35 см. В настоящий момент отсутствует (вероятно, погибла от морозов).

Светолюбива и засухоустойчива. К почвам не требовательна, но предпочитает рыхлые, глубокие, свежие. Теплолюбивый вид: при -15°C и ветре хвоя обмерзает, а при более низких температурах деревья поражаются морозом сильнее, иногда до полной гибели. Растет достаточно быстро, особенно в молодом возрасте. Плодоносит. Самосев не отмечен. В культуре размножается семенами.

хоустойчива, чем сосна Станкевича: в сухих местах, особенно с шиферными почвами, подсыхает, иногда погибает. Растет достаточно быстро, в первые годы жизни в сухих местах требует полива. Плодоносит, дает самосев в местах с искусственным поливом. В культуре размножается семенами. При весеннем посеве семян без предварительной подготовки имеют грунтовую всхожесть от 70 до 100% и такую же высокую сохранность сеянцев (Соломаха, 2013).

В парке Карадагского заповедника более 20 экз. разного возраста.

В настоящее время в парке Карадагского заповедника отсутствует. Весной 2002 г. здесь были высажены 5 молодых деревьев пинии (саженцы из НБС). Все они вымерзли зимой 2005/06 гг.

С древнейших времен культивируется в Средиземноморье из-за съедобных семян. Одно из самых красивых деревьев, подчеркивающее средиземноморский характер культурного ландшафта Крыма. Может широко применяться в западном подрайоне как в солитерной посадке, так и в аллеях. Положительный пример оформления набережной аллеями пинии есть в пансионате «Волна» в Канакской балке и пансионатах балки Сотера.

P. brutia* Ten var. *pityusa (= *P. brutia* var. *stankewiczii* (Fom.) Gaussen., *P. stankewiczii* (Zukacz.) Fomin.) – **С. пицундская** (С. Станкевича, судакская). Дерево выс. до 20–30 (35) м с широкораскидистой кроной. Ствол покрыт толстой растрескивающейся красновато-бурой корой. Хвоя светло-зеленая, торчащая, колючая, тонкая, 10–15 см дл.

Естественный ареал: согласно современным данным сосна Станкевича (*P. stankewiczii*) в Крыму и сосна пицундская (*P. pityusa*) на Черноморском побережье Кавказа являются изолированными популяциями сосны брутской (Ена, 2006; 2012). В Крыму данная популяция произрастает на юге горного Крыма (мыс Айя – урочище Аязьма, Батилиман, Ласпи, в окрестности Судака – гора Сокол, урочище Новый Свет) в пределах 0–200 (300) м н.у.м.

Используется как в парках ЮБК, так и в лесных культурах (чаще всего I–II классов возраста) Ялтинского горно-лесного заповедника, Алуштинского, Судакского и Севастопольского лесхоззагов. В культурфитоценозах восточной части ЮБК встречается повсеместно.

Светолюбивый, засухоустойчивый вид. К почвам не требовательна, переносит слегка засоленные почвы. Может переносить кратковременные морозы до –25°C. В экстремально холодную зиму 2005/06 гг. при длительных морозах до –24°C сосна Станкевича получила сильные повреждения (вымерзли многолетние ветви кроны) в Курортном, Коктебеле, Феодосии. В засушливые годы нуждается в поддерживающем поливе. Лучше проводить влагозарядный полив в осенний и весенний периоды. Плодоносит, дает самосев. В культуре размножается семенами.

В парке Карадагского заповедника более 20 деревьев разного возраста, в том числе самосевные экземпляры. Настоящим украшением современного парка являются вековые сосны напротив административного здания. Эти деревья имеют свою историю. Они были высажены в парк в 1917 и 1921 гг. первым директором Карадагской научной станции А.Ф. Слудским и названы в честь дочери Александры (сосна «Шура») и сына Адриана (сосна «Адя») (рис. 9, 10).

Сосна Станкевича – ценная декоративная порода для восточного района ЮБК. Красива в солитерной посадке, группе, аллее.

Семейство Taxaceae S.F.Gray – Тиссовые

Род *Taxus* L. – тисс

***Taxus baccata* L. – тисс ягодный.** Дерево до 20 м выс. с широкой раскидистой кроной. Кора ствола темно-бурая или красновато-коричневая, отслаивающаяся (после отслаивания светло-охристая, гладкая). Хвоя темно-зеленая, блестящая, плоская, до 3 см дл.



Рис. 9. Сосны «Шура» и «Адя»
(рисунок Е. И. Владимирова, 1991 г.)



Рис. 10. Сосна «Шура» с дочерью
А. Ф. Слудского Александрой
(примерно середина 1980-х гг.)

Естественный ареал: Западная, Центральная и Юго-Восточная Европа, горные массивы Средиземноморья, Кавказ, Ближний Восток. На юге – до Азорских островов, Северной Африки и Ирана. В Украине – Карпаты (Предкарпатье, Закарпатье), Горный Крым. В Горном Крыму группами или единичными экземплярами от Караби-яйлы до Ай-Петри. Наиболее многочисленные популяции в Крыму в Большом Каньоне, долине р. Бельбек, на г. Тырке. Самые старые деревья имеют возраст более 1000 лет и диаметр ствола более 1,5 м (ур. Уч-Кош).

В культуре в Крыму издревле. Широко используется в садах и парках ЮБК и городах Крыма. В степном Крыму растения тисса ягодного в возрасте 44 лет имеют выс. 2,8 м и диам. ствола 10 см; засухо- и зимостойкие. Плодоносят, не повреждается болезнями и вредителями. В восточной части ЮБК практически повсеместно в парках и других зеленых зонах городов и поселков.

Являясь теневыносливой породой влажных лесов, тем не менее, тисс в культуре исследуемого района относительно засухоустойчив и может расти на солнечных местоположениях. Морозостоек. Для нормального роста требует глубоких свежих почв, на сухих почвах нуждается в поливе. Растет медленно. Плодоносит, самосев не отмечен. В культуре размножается семенами и черенками.

В парке Карадагского заповедника 4 экз. из Приморского отделения НБС, посаженные в 1985 г. Самый крупный выс. ~6 м и диам. ствола 13 см, имеет проекцию кроны 5×7 м. Все деревья ежегодно плодоносят, самосев не отмечен.

Тисс ягодный – ценная декоративная порода. Хорошо переносит стрижку. Может использоваться солитерами, группами в виде живых изгородей.

В восточном районе ЮБК отмечены следующие декоративные формы:

`Fastigiata` – высокий кустарник с широкой чашеподобной кроной, направленными вверх (восходящими) ветвями и темно-зеленой хвоей.

В восточном районе ЮБК единичные экз. отмечены в доме отдыха «Судак» (г. Судак), пансионате «Волна» и оздоровительно-спортивном лагере им. Жуковского «ИКАР» (п. Рыбачье), п. Малореченское (территория винзавода). В условиях степного Крыма растения этой формы засухо- и зимостойкие, в возрасте 40 лет достигают выс. 2,3 м, диам. ствола 8 см.

Очень ценен для регулярных садов, партеров, небольших групп и как солитер для контраста с растениями других форм.

`Stricta` – дерево с узкоколонновидной кроной, плотно прижатými направленными вверх ветвями и темно-зеленой хвоей.

Единичные деревья растут в парке дома отдыха «Сокол» (г. Судак), детского оздоровительного центра «Сотера», базы отдыха «Алые паруса» (балка Сотера), пансионате «Крымское Приморье» (п. Курортное), доме творчества писателей «Коктебель» (п. Коктебель), пгт Щебетовка, г. Феодосии.

Может использоваться так же, как и предыдущая форма.

Семейство Taxodiaceae Nees

Род *Cryptomeria* D.Don – криптомерия

***Cryptomeria japonica* Don – криптомерия японская.** Вечнозеленое дерево до 45–60 м выс. с конусовидной кроной. Кора ствола красно-коричневая, продольно борозчатая. Хвоя заостренная, заметно искривленная, расположена спирально; изменяет цвет по сезонам года: весной – светло-зеленая, летом – от зеленой до темно-зеленой, поздней осенью и зимой – буровато-зеленая и бурая. Бурая окраска хвои зимой иногда дает неправильные основания садоводам полагать, что дерево погибло (высохло).

Естественный ареал: Япония и Юго-Восточный Китай. Растет высоко в горах (до 200–300 м абсолютной выс.) на влажных и сырых почвах, образуя чистые и смешанные с другими хвойными насаждения.

В культуре в Крыму с 1847 г. (НБС). В парках ЮБК встречается редко, где 60–70-летнем возрасте имеет выс. 13 м, диам. ствола 31 см. В восточной части ЮБК также встречается редко: оздоровительный комплекс «Семидворье», пансионат «Шахтер» (п. Рыбачье), пансионат «Солнечный камень» (п. Морское), территория винзавода (п. Малореченское). Везде страдает от почвенной и воздушной засухи. Недостаточно морозостойка.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Для зеленого строительства исследуемого района перспектив не имеет.

В восточном районе ЮБК отмечена декоративная форма:

`Elegans` – небольшое дерево или кустарник с густой неправильно-колоннообразной кроной, ветки опускаются вниз, и затем концы их поднимаются вверх. Хвоя мягкая, тонкая, на солнце – ярко-зеленая, в тени – голубовато-зеленая, зимой красновато-коричневая.

Встречается редко – единичные экземпляры в доме отдыха «Судак» (г. Судак), пансионате «Рыбачье» (п. Рыбачье), территория детского сада (пгт Щебетовка).

Легко переносит тень, но хорошо растет и на солнце. На ЮБК она гораздо устойчивее типичной формы. В пгт Щебетовка на территории детского сада без полива растут 2 хороших экз. возрастом ~35 лет и выс. 8 и 9 м. В суровые зимы подмерзают однолетние побеги.

В парке Карадагского заповедника из 6 саженцев, высаженных в 2010 г., к настоящему времени сохранились лишь 2 даже в условиях поддерживающего полива.

Очень декоративна. Может ограниченно использоваться в обеспеченных водой частях парков.

Род *Sequoiadendron* Buchholz – секвойядендрон

***Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz – секвойядендрон гигантский.** Вечнозеленое дерево до 80–90 м выс., живет до 2500–4000 лет. Крона молодых деревьев коническая, старых – раскидистая. Ствол прямой с расширенным у земли основанием и темно-бурой трещиноватой толстой корой. Хвоя серовато-зеленая, узколанцетная.

Естественный ареал: западные склоны гор Сьерра-Невада в Калифорнии на выс. 1300–2000 м н.у.м.

В Крыму с 1859 г. (НБС). Встречается в парках ЮБК, Симферополе, испытывается в лесных культурах Крыма. В восточном районе ЮБК встречается редко: оздоровительный комплекс «Семидворье», пансионат «Троянда» (п. Рыбачье), пансионаты «Зенит» и «Солнечный камень» (п. Морское), п. Солнечная долина. Самые крупные экз. отмечены нами в оздоровительно-спортивном лагере им. Жуковского «ИКАР» (п. Рыбачье): 1 дерево выс. 10 м, диам. ствола – 45 см; и 2 дерева в центре пос. Солнечная Долина у Дома культуры: 1 – выс. ~20 м и диам. ствола 82 см; второе – несколько меньше. В 2003 г. высота первого дерева была 7 м, второго – 4 м.

Светолюбивый морозостойкий вид (без повреждений переносит морозы до –32°C). Требуется глубоких свежих почв, на сухих почвах нуждается в поливе. Растет быстро. Плодоношение не отмечено. В культуре размножается семенами, укорененными черенками.

В парке Карадагского заповедника отсутствует.

Декоративен густой интенсивно-зеленой кроной, спускающейся до земли. Поскольку секвойядендрон гигантский является долговечным крупным деревом, рекомендуется для одиночных посадок с учетом необходимого пространства для роста.

Заключение. Таким образом, нами проанализированы 29 видов и 18 декоративных форм хвойных древесных растений, которые культивируются в зеленых насаждениях восточного района ЮБК. Абсолютное большинство видов (90,0%) – это деревья; 1 вид, *Juniperus sabina* – кустарник; 2 вида *Juniperus communis* и *J. deltoides* могут быть как деревом, так и кустарником. Из 18 исследованных декоративных форм также большинство (83,3%) – деревья, и только 3 – кустарники: *Platycladus orientalis* `Aurea`, *P. o.* `Globosa`, *Taxus baccata* `Fastigiata`.

Большинство (82,8%) из рассматриваемых хвойных древесных растений являются интродуцентами, к аборигенной крымской флоре принадлежат лишь 5 (17,2%) видов: *Juniperus excelsa*, *J. deltoides*, *Pinus brutia* Ten var. *pityusa* (Steven) Silba, *P. nigra* J.F. Arnold subs. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Taxus baccata*. Лидирующее положение (41,4%) занимают виды, происходящие из области Древнего Средиземья. Причем именно они представлены массово, часто составляют основной фон парков и других зеленых зон: *Cupressus sempervirens*, *Cedrus atlantica*, *Pinus brutia* Ten var. *pityusa* (Steven) Silba и др.

Происходящий из засушливых областей Северной Америки *Cupressus arizonica* также хорошо адаптирован к условиям исследуемого района. Виды Тихоокеанского побережья Северной Америки, а также Восточно-Азиатской и Циркумбореальной флористических областей растут здесь плохо, повсеместно страдая от засухи.

Как показали наши исследования, существующий ассортимент хвойных для зеленого строительства в восточном районе ЮБК довольно бедный, в то время как почвенно-климатические условия этого региона позволяют его значительно расширить. Пути такого расширения могут идти по нескольким направлениям.

Во-первых, полагаем, что основным источником пополнения ассортимента, в первую очередь, должна служить Средиземноморская флористическая область. Как отмечал еще А. М. Кормилицын (1971), хвойные этой области широко распространены в парках Крыма, но довольно слабо здесь представлено их внутривидовое разнообразие, особенно таких видов, как *Cedrus atlantica*, *C. libani*, *C. deodara*, *Pinus halepensis*, *P. pinea*, *Abies cilicica*, *A. hispanica*, *A. cephalonica*, *A. numidica*, а также таких крымских аборигенов, как *Pinus brutia* Ten var. *pityusa* (Steven) Silba, *P. nigra* J.F. Arnold subs. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe.

Во-вторых, следует обратить внимание на Западный Тихоокеанский центр разнообразия. А. М. Кормилицын (1971) отметил, что отрицательные результаты испытания североамериканских хвойных связаны с неудачным подбором климата того или иного вида. По его мнению, следует испытать из Калифорнии такие виды, как *Pinus albicaulis*, *P. aristata*, *P. attenuata*, *P. balfouriana*, *P. coulteri*, *P. jeffreyi*, *P. lambertiana*, *P. monticola*, *P. sabiniana*, *P. torreyana* и др., а также следует обратить внимание на Мексиканский центр разнообразия хвойных, особенно на их горные климаты, прежде всего, многие виды сосен. Большой интерес представляет его мысль о том, что центры разнообразия хвойных в Северной Америке являются природными генцентрами, в которых сосредоточено разнообразие систематических форм и популяций. Наряду с макрогенцентрами имеют место и микрогенцентры хвойных видов.

Кроме того, следует использовать метод индивидуального отбора А.Г. Григорьева (1968), который путем массовых посевов сумел отобрать для степного Крыма морозостойкие формы *Pinus halepensis*, *Cupressus arizonica* и других хвойных. Нам представляются перспективными в этом отношении многие виды рода *Cupressus*. Кроме того, следует изучить позитивный опыт использования хвойных в условиях сухих степей Северного Причерноморья и особенно «Аскании Нова».

Как уже отмечалось выше, исследованный район является неоднородным и может быть разделен на два подрайона: западный (от Семидворья до Судака) и восточный (от Судака до Феодосии). Отличающийся набор интродуцированной дендрофлоры подтверждает ботанико-географические различия этих двух частей. В парках западного подрайона мы наблюдаем такие теплолюбивые виды, как *Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl., *Nerium oleander* L., *Olea europaea* L. *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H. Wendl., *Viburnum tinus* L. и др., которые либо полностью отсутствуют в восточной части, либо представлены единичными растениями, которые полностью вымерзают в суровые зимы. То же самое можно сказать и о хвойных экзотах. Более теплые зимы в западном подрайоне позволяют культивировать здесь такие теплолюбивые виды, как *Pinus pinea* L., *P. halepensis* Mill., *Cupressus funebris* Endl., *C. macrocarpa* Hartweg, *C. torulosa* D. Don и др. Эти

различия необходимо учитывать при подборе ассортимента деревьев и кустарников для озеленения.

Создание регионального ботанического сада, например, в г. Феодосии, будет способствовать выполнению поставленных научно-практических задач, а также повысит привлекательность города как рекреационного центра Юго-Восточного Крыма.

Литература

Аннотированный каталог сосен арборетума Никитского ботанического сада / [состав. Ю.К. Подгорный]. – Ялта: НБС, 1977. – 47 с.

Аннотированный каталог хвойных растений для озеленения Южного берега Крыма / [состав. А.В. Хохрин, Г.С. Захаренко, Ю.К. Подгорный, А.П. Максимов]. – Ялта: НБС, 1984. – 33 с.

Багрова Л.А., Боков В.А., Гаркуша Л.Я., Драган Н.А. Крымское субсредиземноморье // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: тематич. сб. науч. трудов / под ред. В.Г. Мишнева, А. Н. Олиферова. – Симферополь: Таврия, 2003. – Вып. 13. – С. 95–105.

Бобра Т.В., Багрова Л.А. Крымское южнобережное субсредиземноморье (восточная часть) // Перспективы создания Единой природоохранной сети Крыма / ред. кол. В.А. Боков, Н.В. Багров, Л.А. Багрова и др. – Симферополь: Крымское учебно-педагогическое гос. изд-во, 2002. – С. 158–159.

Васильев В.Ф. Описание растительности Судак-Алуштинского района / Материалы по флоре и растительности Крыма // Записки Гос. Никитского опытного ботан. сада. – 1928. – Т. 10. – Вып. 2. – С. 3–36.

Воинов Г.В. Парковая растительность Крыма // Записки Гос. Никитского опытного ботан. сада. – 1930. – Т. 13. – Вып. 1. – 70 с.

Вульф Е.В. Флора Крыма. – Ялта; М.-Л.: ОГИЗ, Сельхозгиз, 1927–1969. – Т. 1–3.

Галушко Р.В., Потапенко И.Л. Аборигенные и интродуцированные древесные растения в озеленении Юго-восточного Крыма / Декоративные растения и их рациональное использование. Сб. науч. трудов / под ред. Г. С. Захаренко. – Симферополь: ОАО «Симферопольская городская типография», 2004. – Т. 124. – С. 14–23.

Григорьев А.Г. Индивидуальный отбор зимостойких семян в массовых посевах сосны алеппской и кипариса аризонского // Бюлл. Никитского ботан. сада. – 1969. – Вып. 1(8). – С. 20–25.

Григорьев А.Г. Итоги интродукции и перспективы использования некоторых видов хвойных в степном Крыму // Бюлл. Никитского ботан. сада. – 1974а. – Вып. 94. – С. 32–36.

Григорьев А.Г. Хвойные экзоты предгорного и степного Крыма // Тр. Никитского ботан. сада. – 1974б. – Т. 63. – С. 43–55.

Григорьев А.Г., Голубева И.В. Древесная растительность садов и парков Феодосии // Бюлл. Никитского ботан. сада. – 1978. – Вып. 1(35). – С. 23–26.

Дендрофлора України. Дикорослі та культивовані дерева й кущі. Голонасінні / М.А. Кохно, В.І. Гордієнко, Г.С. Захаренко та ін.; [за ред. М.А. Кохна, С.І. Кузнецова]. – К.: Вища школа, 2001. – 207 с.

Деревья и кустарники, культивируемые в Украинской ССР. Голосеменные. Справочное пособие / Кузнецов С.И., Чуприна П.Я., Подгорный Ю.К. и др. [отв ред. Е.Н. Кондратюк]. – К.: Наук. думка, 1985. – 199 с.

Ена Ан.В. Новые данные об эндемиках флоры Крыма // Український ботанічний журнал. – 2006. – Т. 63. – № 2. – С. 143–152.

Ена Ан.В. Природная флора Крымского полуострова: монография. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 232 с.

Забелин И.А. Деревья и кустарники арборетума Никитского ботанического сада. Голосеменные // Тр. Никитского ботан. сада [под общ. ред. Е.В. Вульфа, В.П. Малеева]. – 1939. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 35–178.

Захаренко Г.С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.). – К.: Аграрна наука, 2006. – 256 с.

Захаренко Г.С., Галушко Р.В., Шкарлет О.Д. Деревья и кустарники в озеленении Судака // Бюлл. Никитского ботан. сада. – 1985. – Вып. 56. – С. 18–21.

Каменских Л.Н., Потапенко И.Л. Итоги инвентаризации дендропарка Карадагской биостанции / науч. ред. А. Л. Морозова, В. Ф. Гнубкин. Карадаг. История, геология, ботаника, зоология (сборник научных трудов, посвященных 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника). Книга 1-я – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 264–276.

Кормилицын А.М. Мировые древоводственные ресурсы и их использование в субаридных и аридных субтропиках СССР // Тр. Никитского ботан. сада. – 1971. – Т. 50. – С. 87–107.

Кохно М.А., Кузнецов С.И. та ін. Дендрофлора міст півдня УРСР / Укр. Ботан. журн. – 1983. – Вип. 40. – № 5. – С. 12–14.

Кузнецов С.И. Основы интродукции и культуры хвойных Древнего Средиземья на Украине и других районах юга СССР. – К.: Наук. думка, 1984. – 124 с.

Методические рекомендации по озеленению новых курортных комплексов на Юго-Востоке Крыма / состав. Г.С. Захаренко, Г.Д. Ярославцев. – Ялта: ГНБС, 1981. – 36 с.

Mosyakin S. & Fedoronchuk M. Vascular Plants of Ukraine: A nomenclatural checklist. – Kiev: спец. Друк. науч. журн. НАНУ, 1999. – 345 с.

Потапенко И.Л., Владимиров Ж.К., Владимиров Е.И. История и современное состояние парка Карадагской биостанции / науч. ред. А.Л. Морозова, В.Ф. Гнубкин. Карадаг. История, геология, ботаника, зоология (сборник научных трудов, посвященных 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника). Книга 1-я – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 53–66.

Потапенко И.Л., Кузнецов С.И. Древесные растения в озеленении населенных пунктов восточного района Южного берега Крыма // Интродукція рослин. – 2009. – № 1. – С. 63–67.

Потапенко И.Л., Летухова В.Ю. Итоги изучения дендрофлоры парка «Семидворье» // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Тематич. сб. науч. трудов / гл. ред. В.Г. Мишнев. – Симферополь: ТНУ, 2006. – Вып. 16. – С. 111–121.

Потапенко И.Л., Летухова В.Ю. Парк Канакской балки // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь, 2009. – Вып. 20. – С. 201–211.

Колодяженська Т.І., Похильченко О.П., Клименко Ю.О. Укорінення живців мезафанофітів роду *Juniperus* L. залежно від віку маточної рослини // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. 2013. – № 4 (57). – С. 15–21.

Ругузова А.И. Формы можжевельника красного (*Juniperus oxycedrus* L.) и их использование в зеленом строительстве // Теоретичні та прикладні аспекти інтродукції рослин і зеленого будівництва: матеріали II міжнар. наук. конф. молодих дослідників. (Умань, 17–21 чер. 2002 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 257–258.

Ругузова А.И. Биологические особенности можжевельника красного (*Juniperus oxycedrus* L.) в Крыму в связи с его охраной: автореф. дисс.канд. биол. наук. – Ялта, 2006. – 20 с.

Сарандинаки В.Н. К флоре восточного Крыма // Тр. Карадагской Биологической Станции Московского общества испытателей природы. – Симферополь: Крымгосиздат, 1930, 1931 – Вып. 3, 4.

Соломаха Н.Г. Интродукція видів роду *Pinus* L. у лівобережному степу України та перспективи їх використання у культурі автореф. дис.... канд. сільгосп. наук. – Харків, 2013. – 24 с.

Станков С.С. От мыса Айя до Феодосии. Краткий предварительный отчет о ботанико-географическом исследовании Южного Крыма летом 1929 г. // Бюлл. Никитского ботан. сада. – 1930. – Вып. 4. – С. 14–18.

Станков С.С. Южный берег Крыма. Ботанические экскурсии / под ред. Е.В. Вульфа. – Нижний Новгород: Нижполиграф, 1926. – 149 с.

Ярославцев Г.Д., Захаренко Г.С. Деревья и кустарники для озеленения новых курортов восточной части Большой Алушты // Бюлл. Никитского ботан. сада. – 1980. – Вып. 2 (42). – С. 51–54.

Ярославцев Г.Д., Кузнецов С.И. Хвойные породы // Деревья и кустарники для озеленения на юге СССР, их биология и экология. Сб. науч. тр. / под ред. А.М. Кормилицына. – Ялта: ГНБС, 1971. – Т. 5. – Вып. 1. – С. 7–47.

Krussmann G. Die Nadelgehölze. – Ibid., 1979. – 264 s.

Krussmann G. Handbuch der Nadelgehölze. – Berlin; Hamburg, 1971. – 321 s.

Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. – New York: Macmillan, 1949. – 996 s.

Conifera trees and shrubs in planting of greenery the East Region of the South Crimean Coast. Potapenko I. L., Kuznetsov S.I., Klimenko N.I. The information on geographical origin, morphological, biological and ornamental features of 29 species and 18 decorative forms of arboreal conifera plants is given. The results of their culture in parks and gardens of East Region of the South Crimean Coast have been evaluated. Recommendations on use of every studied species and decorative form in the region planting of greenery were given.

Key words: Conifera Arboreal Plants, Morphology, Biology, Decorative Features, Planting of Greenery, East Region of the South Crimean Coast.

И.И. Коршиков¹, д-р биол. наук, зав. отд., А.В. Николаева¹, канд. биол. наук, науч. сотр.,
М.Е. Кузнецов², науч. сотр.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ВЫСОКОГО (*JUNIPERUS EXCELSA* VIEB.) НА КАРАДАГЕ

Исследовали семенную продуктивность, онтогенетическую структуру, морфометрическую изменчивость шишкоягод и генетический полиморфизм популяции можжевельника высокого *Juniperus excelsa* Vieb. в Карадагском природном заповеднике для оценки ее жизнеспособности. Установлено, что *J. excelsa* на Карадаге отличается очень низким содержанием полнотелых семян в шишкоягодах, низкой активностью возобновления, в популяции доминируют молодые и среднегенеративные растения. При этом не наблюдается потери разнообразия, как по морфометрическим, так и генетическим показателям по сравнению с другими крымскими популяциями. Это является залогом жизнеспособности Карадагской популяции *J. excelsa*.

Ключевые слова: *Juniperus excelsa* Vieb., Карадаг, изменчивость, жизнеспособность

Изучение биологического разнообразия обязательно затрагивает популяционный уровень. Особую актуальность приобретает исследование природных популяций редких исчезающих видов для оценки их структурного и генетического разнообразия, на основе которого определяется и прогнозируется уровень их жизнеспособности. В Крыму одним из охраняемых видов является реликт третичного периода *Juniperus excelsa* Vieb. – можжевельник высокий (Cupressaceae F. Neger.), локально образующий уникальные можжевельниковые редколесья, которые выполняют почвозащитную, водоохранную и средообразующую роль. Небольшие изолированные популяции этого вида распространены в Крыму от мыса Айя до Карадага. Крупнейшие по численности древостои произрастают на Северном макросклоне: в Байдарском заказнике и его окрестностях. Усиливающееся антропогенное воздействие, связанное, прежде всего, с избыточной рекреационной нагрузкой, строительством и пожарами, целенаправленной браконьерской рубкой для изготовления сувениров, а также лимитированность естественного возобновления, ведут к угрозе исчезновения этого вида в некоторых локалитетах в пределах Крыма. Состояние популяций *J. excelsa* на северной границе его естественного ареала, а именно в Крыму, плодотворно изучал А.Н. Григоров (1983). В дальнейшем исследования *J. excelsa* в крымской части ареала имели узкоспециализированную направленность или же касались отдельных мест произрастания вида (Василенко и др., 2009; Киричок, 2009; Кузнецов, 2009; Склонная и др., 1992; Фатерыга, 2011). Активно в различных направлениях проводятся исследования популяций *J. excelsa* и в других частях его ареала (Abdullah-Al-Refai, 2003, Ahmed et al., 1990; Avşar, 2004; Carus, 2004; Mazur et al, 2004; Douaihy et al., 2012; Ozkan et al., 2010). Следует отметить, что формирование природоохранной стратегии для видов, находящихся под угрозой исчезновения, требует оценки генетического разнообразия в их уцелевших популяционных системах (Алтухов, 2003). К таким условно можно отнести популяцию *J. excelsa* на восточной границе природного распространения этого вида на Карадаге. Благодаря режиму

¹ Донецкий ботанический сад Национальной Академии Наук Украины, г. Донецк, Украина.

² Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

заповедания, а также тому, что растения расположены, в основном, на крутых склонах, эта популяция *J. excelsa*, вероятно, еще сохраняет разнообразие, свойственное данному виду.

Способность природных популяций к самосохранению можно определить по состоянию самовозобновления, оценив его динамику, а также на основе анализа онтогенетической и виталитетной структур (Злобин, 1989). На устойчивость популяций древесных растений в значительной степени влияет соотношение возрастных групп и прежде всего, пополнение популяций молодыми особями (Коршиков, 2010). Однако для понимания микроэволюционных процессов и адаптации *J. excelsa* к разнообразным эколого-эдафическим условиям, важно знать распределение генетической изменчивости данного вида в пределах крымской части ареала, а также в сравнении с популяциями из других районов его обитания. Несмотря на то, что актуальность изучения генетического полиморфизма древесных видов неоспорима, работ, посвященных изучению генетической структуры *J. excelsa* в пределах его ареала, крайне мало и они практически не охватывают его Крымскую часть (Douaihy et al., 2011, Yucedag, 2008). Уровень генетического разнообразия в популяции рассматривается как ключевой параметр, определяющий устойчивость популяции и обеспечивающий возможность ее стабильного воспроизводства (Алтухов, 1985; Коршиков, 2010).

Цель настоящей работы – проанализировать онтогенетический состав, интенсивность возобновления, морфометрическую и генетическую изменчивость популяции *J. excelsa* на Карадаге в сравнении с популяциями Горного Крыма.

Материал и методы. Основным объектом исследований была популяция *J. excelsa* на территории Карадагского природного заповедника (рис. 1). Для сравнительного анализа исследованы еще пять популяций этого вида в Горном Крыму (Айя, Мартьян, Байдарская долина, Ласпи и Гаспра). Онтогенетическое



Рис. 1. Насаждения *J. excelsa* на Береговом хребте Карадага

состояние особей определяли по методике А.Н. Григорова (1983) с дополнениями Е.И. Киричок (2009). Для количественной оценки возобновления использовали коэффициент интенсивности возобновления ($K_{ин}$), рассчитанный как отношение количества подростка к количеству генеративных особей (Григоров, 1983). Характеристику возрастного состояния популяций приводили по методике А.А. Уранова (1975). Исследовали изменчивость количественных признаков, характеризующих размеры и форму шишкочягод для изучения особенностей фенотипического разнообразия, как чаще всего используемых в качестве диагностических параметров для оценки внутривидового фенотипического разнообразия видов (Путенихин, 2000). С каждого дерева брали по 10 шишкочягод. У каждой шишкочягоды с помощью штангенциркуля измеряли линейные размеры: длину (L) и диаметр (D); определяли вес сухих шишкочягод, и подсчитывали количество семян в них. Уровень изменчивости признаков оценивали по величине коэффициента вариации, согласно классификации С.А. Мамаева (1973).

С целью определения уровня аллозимной изменчивости *J. excelsa* природных популяций применяли метод электрофоретического анализа изоферментов. Для определения генотипа растения в качестве молекулярных маркеров использовали изоферменты 9 ферментных систем. Ферменты экстрагировали из эндоспермов 6–7 семян и разделяли в вертикальных пластинках 7,5%-го полиакриламидного геля по методике (Davis, 1964) на приборе ЕЛФ–2 (Трувеллер, Нефедов, 1974). Статистическую обработку данных осуществляли с помощью пакета компьютерных программ: GenAlEx V.6 (Демкович, 2007, Peakall, Smouse, 2006).

Результаты и обсуждение. Анализ спектра онтогенетического состояния, показал, что карадагская популяция *J. excelsa* является нормальной, то есть способной к самоподдержанию, хотя и неполноценной, и относится к категории не имеющих начала (отсутствуют особи нескольких прегенеративных стадий) (рис. 2). Популяция Карадаг характеризуется правосторонним онтогенетическим спектром с максимальным количеством молодых и среднегенеративных особей. Возобновительный процесс практически отсутствует, что подтверждает низкое значение коэффициента возобновления ($K_{ин}=8$) и соответственно высокие значения индекса возрастности (0,45). При этом коэффициент интенсивности возобновления пяти крымских популяций *J. excelsa* варьировал от 14 (Айя) до 615 (Байдарская долина), а индекс возрастности – от 0,15 (Байдарская долина) до 0,52 (Айя). Таким образом, в Карадагской популяции можжевельника практи-

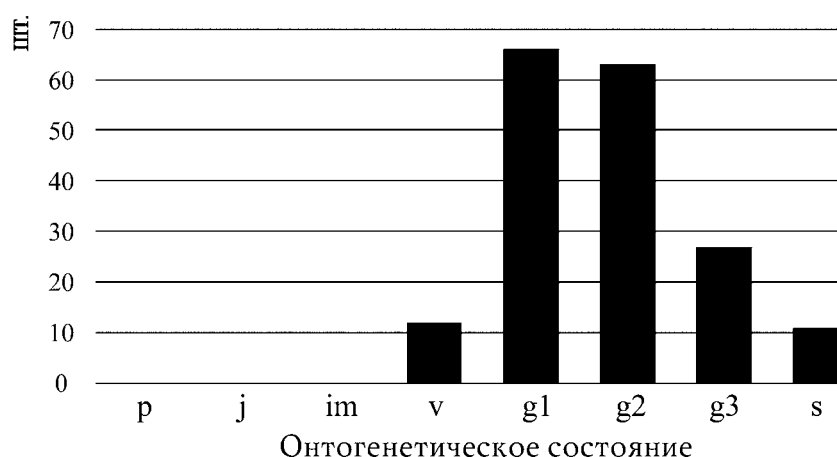


Рис. 2. Онтогенетический спектр популяции *Juniperus excelsa* на Карадаге (Крым)

чески отсутствует возобновительный процесс, что связано с дефицитом влаги в весеннее время, ведущим к гибели проростков (Кузнецов, 2009).

Благодаря исследованиям внутривидовой изменчивости можно выяснить, происходит ли реализация потенциальных возможностей вида и не наблюдается ли потери его разнообразия. Для этого была изучена изменчивость количественных признаков, характеризующих размеры и форму шишкочкогод *J. excelsa*, количество семян в них урожаях двух лет (2008 и 2009 гг.). При сравнении средних значений в разные годы для большинства показателей они достоверно отличались, кроме длины шишкочкогод и количества семян в них. Карадагская популяция характеризовалась самыми крупными шишками, если рассматривать в сочетании диаметр-длина. При этом длина шишкочкогод варьировала в пределах от 7,9 до 13,0 мм, диаметр – 7,3–11,8 мм, составив в среднем – 9,7 и 9,4 мм, соответственно (табл. 1). Коэффициенты вариации (CV) внутривидовой изменчивости линейных размеров шишкочкогод составили 11,0 и 10,3 %, что позволяет отнести их к признакам с низким уровнем изменчивости (Заугольнова, Смирнова, 1988).

При исследовании изменчивости диаметра шишкочкогод *J. excelsa* турецких популяций отмечено подобное значение коэффициента вариации (CV=10,5%) (Yucedag, 2008). Более низкими значениями вариации (длины и диаметра) характеризовались популяции Ливана – 7,2 и 8,2 соответственно (Douaihy et. al., 2012).

Табл. 1. Статистические показатели, характеризующие морфологическую изменчивость шишкочкогод и семянную продуктивность *Juniperus excelsa* на Карадаге и в среднем для крымских популяций урожаях 2008 – 2009 гг.

Название популяций/годы	Кол-во деревьев	Показатель	Характеристика шишкочкогоды			Количество семян, шт			
			длина, мм	диаметр, мм	масса, г	всего	полных	пустых	гнилых
Карадаг 2008	15	M±m	9,3±0,29	8,7±0,20	0,3±0,02	4,9±0,24	0,1±0,03	3,9±0,25	1,0±0,2
		CV%	11,9	8,9	30,9	19,2	99,3	24,9	78,1
		лимиты	12,6–7,9	10,1–7,3	0,5–0,2	6,9–3,6	0,3–0	5,8–2,6	2,9–0
Карадаг 2009	30	M±m	9,9±0,18	9,8±0,16	0,4±0,02	5,2±0,11	0,3±0,05	4,6±0,10	0,3±0,05
		CV%	10,1	8,7	25,6	11,9	93,3	12,2	98,0
		лимиты	13,0–8,6	11,8–8,4	0,6–0,3	6,7–3,7	1,1–0	5,7–3,3	1,0–0
Среднее Карадаг/всего	45	M±m	9,7±0,16	9,4±0,15	0,4±0,02	5,1±0,11	0,2±0,04	4,4±0,12	0,5±0,09
		CV%	11,0	10,3	28,5	14,6	106,7	18,3	114,7
		лимиты	7,9–13,0	7,3–11,8	0,2–0,6	3,6–6,9	0,0–1,1	2,6–5,8	0,0–2,9
Среднее Крым/всего	382	M±m	9,2±0,04	9,1±0,05	0,3±0,01	5,6±0,05	0,2±0,02	4,7±0,07	0,7±0,04
		CV%	9,5	11,04	37,6	19,2	170,3	28,0	117,6
		лимиты	13,0–7,1	11,8–6,9	1,13–0,1	8,9–2,6	2,3–0,0	8,9–1,2	5,3–0,0

Среднее значение массы шишкочкогод имеет более высокую амплитуду колебания, которая характеризуется лимитами 0,2–0,6 г, при этом средний коэффициент внутривидовой изменчивости был высоким – 28,5. Высокие значения коэффициента вариации весовых характеристик объясняются тем, что наблюдается как бы сложение амплитуды колебания линейных измерений (Мамаев, 1973).

Воспроизводство исследуемого реликтового вида в Горном Крыму происходит семенным путем, поэтому важным показателем жизнеспособности вида и его популяций в конкретных условиях обитания является семенная продуктивность растений. Среднее суммарное количество всех категорий семян в шишкочкогодах

карадагской популяции *J. excelsa* изменялось в пределах от 3,6 до 6,9 шт., в среднем составило 5,1 шт. и достоверно не отличалось в урожаях 2008 – 2009 гг. Внутри популяций этот признак варьировал в достаточно широком диапазоне и, соответственно, коэффициенты вариации были от 11,9 до 19,2, составив в среднем 14,6, что по шкале С.А. Мамаева соответствует признаку со средним уровнем изменчивости. Средний уровень изменчивости количества семян в шишкочьягодах приводится и в других исследованиях *J. excelsa* (Douaihy et al., 2012; Mazur et al., 2004; Yucedağ, 2008). При этом среднее количество семян в шишкочьягоде в карадагской популяции было несколько ниже ранее установленного в популяциях: Батилиман ($5,5 \pm 0,12$) и Судак ($6,0 \pm 0,13$), «Мартьян» ($6,0 \pm 0,13$) (Григоров, 1979), Балкан (5,5) (Mazur et al., 2004), Ливан (6,16), Греция (5,9), Кипр (5,5) (Douaihy et al., 2012), Турции (5,3) (Yucedağ, 2008). Популяция *J. excelsa* на Карадаге, по классификации Мамаева, характеризуется низким уровнем внутрипопуляционной изменчивости линейных параметров шишкочьягод, средним и высоким уровнем – количества семян и массы шишкочьягод соответственно, что согласуется с данными по Крыму и в целом для всех хвойных видов. В целом, не отмечено существенной потери фенотипического внутрипопуляционного разнообразия *J. excelsa* на Карадаге.

В годы наших исследований в популяции Карадаг, как и во всех изученных крымских популяциях, у *J. excelsa* отмечена очень низкая семенная продуктивность. Так, средний процент выхода полнозернистых семян составил 4,7%, хотя это выше показателя для популяций Айя, Гаспра, Ласпи и Байдарская долина этих же годов исследований, но ниже значений популяции Мартьян урожая 2004 г. (13,2%). Уступает Карадагская и популяциям из Белуджистана (Пакистан), разных районов Турции, где процент выхода полнозернистых семян в среднем составил 21%, 17,49 % и 15,6 % соответственно (Ahmed et al., 1990, Avşar, 2004, Yucedağ, 2008).

От генетической изменчивости популяции зависит потенциал ее приспособительных возможностей и экологическая пластичность (Алтухов, 2003), поэтому нами исследована генетическая изменчивость шести популяций *J. excelsa* в Горном Крыму, включая и Карадагскую. В результате электрофоретического разделения изоферментов девяти ферментных систем *J. excelsa* идентифицированы аллели 18 полиморфных локусов. В общей выборке 156 деревьев *J. excelsa* в Крыму определено 55 аллельных вариантов, из которых четыре были редкими (встречались в отдельных популяциях с частотой $\leq 0,05$) и три уникальными (два в популяции Айя и один – на Карадаге с частотой $\leq 0,05$). Наибольшее количество генотипов (70) выявлено в карадагской популяции. Это составило 76,9% от общего количества генотипов, а в остальных популяциях их количество варьировало от 55 (60,4%) до 60 (65,9%).

Таким образом, несмотря на достаточно высокий уровень общего количества семян в шишкочьягодах *J. excelsa*, в популяции Карадага, так и в целом в крымских популяциях, обнаружен очень низкий уровень продуктивности полнозернистых семян по сравнению с деревьями из других частей ареала. Тем самым подтверждая тот факт, что низкая продуктивность жизнеспособных семян и значительная продолжительность процесса прорастания является одной из главных экологических проблем в целом у представителей рода *Juniperus* (Garcia et al., 2002, Johnson, 1995), которая со всей очевидностью проявляется и на Карадаге.

В исследованных популяциях доля полиморфных локусов варьировала от 0,833 до 1,000, а количество аллелей на локус изменялось в пределах 2,333

(Мартьян) – 2,778 (Карадаг) (табл. 2). Популяция Мартьян отличалась высоким уровнем генетической изменчивости, а Карадаг – наибольшим количеством редких аллелей и генотипов, что дает основания рекомендовать данные популяции в качестве генетических резерватов.

Табл. 2. Значения основных показателей генетического полиморфизма природных популяций для *Juniperus excelsa* в Крыму

Название популяций	Количество деревьев	Доля полиморфных локусов	Среднее число аллелей на локус	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта, F
				ожидаемая	наблюдаемая	
Ласпи	19	0,833	2,444	0,317±0,023	0,333±0,023	-0,050
Гаспра	22	0,889	2,389	0,317±0,021	0,318±0,021	-0,003
Карадаг	37	1,000	2,778	0,378±0,018	0,393±0,017	-0,040
Байд. дол.	18	0,944	2,611	0,347±0,025	0,352±0,025	-0,014
Мартьян	30	0,889	2,333	0,356±0,019	0,459±0,018	-0,289
Айя	30	0,889	2,500	0,349±0,019	0,400±0,018	-0,146
Среднее		1,000	2,778	0,355±0,008	0,385±0,008	-0,084

Выводы. Несмотря на краевое положение и длительное самобытное существование небольших популяций можжевельника высокого, все они характеризуются высоким уровнем генетической изменчивости. Карадагская популяция отличается высоким уровнем генного разнообразия и генной множественности, но низкой интенсивностью самовозобновления. Представляется своевременным и целесообразным выделение в этой популяции уникальных и декоративных особей для создания на их основе клоновых коллекций. Популяцию *J. excelsa* на Карадаге потенциально можно рассматривать в качестве генетического резервата Восточного Крыма с целью сохранения наиболее полного разнообразия этого реликтового вида.

Литература

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Учеб. пособие [3-е изд. перераб. и доп.]. – М.: ИКЦ «Академкнига», – 2003. – 431 с.
- Алтухов Ю.П. Молекулярная эволюция популяций // Молекулярные механизмы генетических процессов. Молекулярная генетика, эволюция и молекулярно-генетические основы селекции. – М.: Наука, 1985. – С. 100 – 131.
- Василенко С.М., Кузьманенко О.Л. Характеристика популяції *Juniperus excelsa* Bieb. в урочищі Кизилташ (Південно-Східний Крим): щільність, вікова структура, ценотична і екологічна оцінка // Чорноморський ботан. Журн. – 2009. – 5, № 1 – С. 133 – 139.
- Григоров А.Н. Можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* Bieb.) в Крыму (биоэкологические особенности, возобновление и охрана): автореф. дисс... канд. биол. наук. – Киев, 1983. – 22 с.
- Григоров А.Н. Семеношение и качество семян можжевельника высокого в Крыму // Бюлл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1979. – Вып. 3 (40). – С. 10 – 13.
- Демкович А.Е. Программа GenRes для анализа данных популяционно-генетических исследований хвойных // Промышленная ботаника. – 2007. – Вып. 7. – С. 33 – 36.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комарова А.С., Ханина П.Г. Мониторинг фитопопуляций. // Успехи совр. биологии. – 1988. – 113, №4. – С. 402 – 414.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
- Киричок Е.И. Онтогенез *Juniperus excelsa* Bieb (Cupressaceae) // Вестник ТвГУ, Серия «Биология и экология». – 2009. – Вып. 13. – С. 124 – 132.
- Коршиков И.И. Популяционная генетика и репродуктивная биология сосны крымской. – Донецк, 2010. – 244 с.

Коршиков И.И., Николаева А.В. Изменчивость семенной продуктивности можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Bieb.) в Горном Крыму в разные годы // Автохтонні та інтродуковані рослини. – 2011. – 7. – С. 78–82.

Кузнецов М.Е. Оценка состояния популяций можжевельника высокого *Juniperus excelsa* Bieb. природно-заповедного фонда региона Юго-восточного Крыма // Карадаг–2009. Сб. научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2009. – С. 109–112.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере Pinaceae на Урале). – М., 1973. – 284 с.

Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис.... докт. биол. наук. – Красноярск, 2000. – 48 с.

Склонная Л.У., Рыгузов И.А., Костина В.П. Закономерности формирования семян у древовидных можжевельников в Крыму // Эмбриологические и цитогенетические аспекты высших растений: сб. деп. статей. – Минск, 1992. – С. 64–77.

Трувеллер К.А., Нефедов Г.Н. Многоцелевой прибор для вертикального электрофореза в параллельных пластинках ПААГ // Биол. науки. – 1974. – № 9. – С. 137–140.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

Фатерпуга В.В. Високоялівцеві ліси Криму в умовах рекреації: автореферат дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук. – Ялта, 2011. – 20 с.

Abdullah-Al-Refai, El-Kateb H., Stimm B. Quality and germination of seeds of *Juniperus excelsa* M.-Bieb. in the Kalamoun mountains // Forstliche Forschungsberichte Munchen. – 2003. – 192. – P. 164–175.

Ahmed M. Nagi E.E., Wang L.M. Present state of juniper in Rodhmallazai forest of Balochistan, Pakistan // Pakistan Journal of Forestry. – 1990. – 40 (3). – P. 227–236.

Azşar M.D. The Variation of the Number of Seeds, Number and Proportion of Filled Seeds per Cone in Trees and Relationships between These Properties in a Crimean Juniper (*Juniperus excelsa* Bieb.) Stand of the Tekir Region, Kahramanmara // KSU Journal of Science and Engineering. – 2004. – 7 (1). – P. 53–58.

Carus S. Increment and growth in Crimean Juniper (*Juniperus excelsa*) stands in Isparta-Sutculer Region of Turkey // Journal of Biological Sciences. – 2004. – 4 (2). – P. 173–179.

Davis B.J. Disk electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins // Ann. N.Y. Acad. Sci. – 1964. – № 121. – P. 404–427.

Douaihy B., Vendramin G., Boratyński, A. et al. High genetic diversity with moderate differentiation in *Juniperus excelsa* from Lebanon and the eastern Mediterranean region // AoB PLANTS. – 2011. – plr003.

Douaihy B., Sobierajska K., Jasinska A.K. et al. Morphological versus molecular markers to describe variability in *Juniperus excelsa* subsp. *excelsa*

(Cupressaceae) // AoB PLANTS first published online April 18. – 2012. – doi:10.1093/aobpla/pls013.

Garcia D., Zamora R., Gomez J.M., Hodar J.A. Annual Variability in Reproduction of *Juniperus communis* L. in a Mediterranean Mountain: Relationship to Seed Predation and Weather // Ecoscience. – 2002. – 9 (2). – P. 251–255.

Johnson G. The Basic Biology of *Juniperus* Seed Production // Western Forest & Conservation Nursery Association Meeting (Nebraska, 7–11, August). – Nebraska, – 1995. – P. 44–46.

Mazur M., Boratyńska K., Marcysiak K. et al. Low level of inter-populational differentiation in *Juniperus excelsa* M. Bieb. (Cupressaceae) // Dendrobiology. – 2004. – 52. – P. 39–46.

Ozkan K., Gulsoy S., Aerts, R. Mays. Site properties for Crimean Juniper (*Juniperus excelsa*) in semi-natural forests of south western Anatolia, Turkey // Environmental Biology. – 2010. – 31. – P. 97–100.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlexV 6: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. – 2006. – 6. – P. 288–295.

Yucedag C. Studies on genetic variation of seed and seedlings of some crimean juniper (*Juniperus excelsa* Bieb.) populations in Turkey's Lakes District: Ph.D. Thesis Suleyman Demirel University Graduate School of Applied and Natural Sciences Department of Forest Engineering. – 2008. – 124 p.

Variability and population viability *Juniperus excelsa* Bieb. in Karadag. Korshikov I.I., Nikolaeva A.V., Kuznetsov M.E. The seed production, ontogenetic structure, morphometric variability of galberries and genetic polymorphism of *Juniperus excelsa* Bieb. population were studied in Karadag natural reserve to assess this population viability. The study has revealed a very low full seed number per cone, low regeneration activity and predominance of young and average generative *J. excelsa* plants in Karadag. At the same time, no losses of diversity by genetic or morphometric parameters compared to other populations were observed. It is a precondition for viability of *J. excelsa* population in Karadag.

Keywords: *Juniperus excelsa* Bieb., Karadag, Variability, Viability

И.С. Саркина¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Л.П. Миронова², канд. биол. наук, зав. лаб.
**РОЛЬ ЛЕСОКУЛЬТУРЫ В ФОРМИРОВАНИИ МИКОБИОТЫ
КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА (МАКРОМИЦЕТЫ)**

Представлены результаты изучения макромицетов лесокультур Карадагского природного заповедника. К настоящему времени в этих сообществах зарегистрировано 85 видов макромицетов или почти треть от общего числа выявленных на всей территории, дан их систематизированный список. Приведены результаты таксономического и эколого-трофического анализа макромицетов лесокультуры сосны крымской (*Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe). Сделан вывод, что по сочетанию видов, обедненному видовому составу, преобладанию сапротрофов и некоторым другим характеристикам эта лесокультура ближе к многорядным лесополосам, чем к полноценным лесным сообществам. Тем не менее, наличие лесокультур сосны (*Pinus nigra* и *P. brutia* Ten. var. *pityusa* (Steven) Silba) на территории заповедника существенно обогатило его микобиоту и обусловило присутствие в ее составе 31 вида макромицетов, специфичных для сосновых лесов. Для других лесокультур специфичных видов не выявлено.

Ключевые слова: микобиота, макромицеты, Карадагский природный заповедник, лесокультура

Введение. Целенаправленное изучение макроскопической составляющей микобиоты Карадагского природного заповедника (ПЗ) проводится авторами настоящей статьи с 2005 г. За этот период список макромицетов увеличился с 37 (Исиков, 2004) до 276 таксонов видового и внутривидового ранга сумчатых и базидиальных грибов из 96 родов, 46 семейств и 10 порядков; впервые выявлено 2 вида миксомицетов. Наряду с инвентаризацией видов изучались динамика, обилие и общественность плодоношения, особенности распределения макромицетов по территории заповедника и их приуроченность к различным типам экотопов заповедных природных комплексах, экологический и созологический состав (Саркина, Миронова, 2007, 2009 а, б, 2010; Миронова, Саркина, 2011). Результаты исследований ежегодно включаются в Летопись природы заповедника.

Естественная растительность Карадагского ПЗ представлена широколиственными летнезелеными лесами и редколесьями, кустарниковыми зарослями и различными типами травянистых сообществ (Саркина, Миронова, 2009а). Кроме аборигенных древесных видов во флоре заповедника насчитывается 27 интродуцентов, 8 из которых образуют искусственные насаждения. Посадки различных древесных растений, не свойственных аборигенной флоре, проводились на ныне заповедной территории периодически с 1940 по 1970 гг. Судакским лесхоззагом, т.е. до организации Карадагского (ПЗ) (1979 г.). При этом осуществлялось террасирование склонов, применялась глубокая (60–80 см) механическая подготовка почвы, которая в сочетании с террасированием нарушала, а местами полностью уничтожала естественный растительный покров. В результате, по данным лесохозяйства 1983–1984 гг., производные древостои заняли 274,8 га, т.е. 18,4%

¹ Государственное бюджетное учреждение Республики Крым «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр», г. Ялта, РФ.

² Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

облесённой территории заповедника (1229,9 га). По данным лесоустройства 2005 г. площадь, занимаемая лесокультурами, сократилась за 21 год до 220,1 га (составила 14,7%).

При облесении склонов ныне заповедной территории в качестве основного культивируемого древесного растения использовалась сосна крымская (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana*), посадки которой заняли около 90% всей площади искусственных насаждений неаборигенных растений. Реже осуществлялась посадка сосны пицундской, плосковечника восточного (в материалах лесоустройства этот вид ошибочно именуется туей восточной), айланта высочайшего, маклюры яблоконосной, клена татарского, а из плодовых культур высаживались миндаль обыкновенный и алыча (табл. 1).

Табл. 1. Лесокультуры древесных растений на территории Карадагского ПЗ, их возраст и занимаемая площадь

Вид древесного растения	Годы посадки	Площадь, га		Возраст на 2014 г.	
		1984	2005	min	max
<i>Pinus nigra</i> J. F. Arnold subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe [<i>Pinus pallasiana</i> D. Don]. – Сосна крымская (Сосна Палласа).	1940–1970 (1966)	206,5 (16,9%)	130,1	43	74
<i>Pinus brutia</i> Ten. var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba [<i>Pinus pityusa</i> Steven]. – Сосна пицундская.	1940–1970	2,4 (0,2%)	2,8	43	74
<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco – Плосковечник восточный (Туя восточная)	1969, 1974	3,8 (0,3%)	2,5	40	45
<i>Prunus dulcis</i> (Mill.) D. A. Webb [<i>Amygdalus communis</i> L.] – Миндаль обыкновенный.	1954, 1956	12,6 (1%)	3,7	58	60
<i>Prunus domestica</i> L. – Слива домашняя (Слива растопыренная – алыча)	1961 1970	0,7 (0,1%)	0,5	44	53
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle – Айлант высочайший.	1949	0,8 (0,1%)	0,2	-	65
<i>Maclura pomifera</i> (Rafin.) Schneid. – Маклюра яблоконосная	1958	0,1 (0,01%)	0,2	-	56

Микобиота искусственных насаждений заповедника частично уже рассматривалась нами (Саркина, Миронова, 2009). В настоящей статье подробно обсуждаются результаты, полученные в ходе обследования лесокультур, и приводится аннотированный список выявленных в этих сообществах видов макромицетов.

Материал и методы. Сборы плодовых тел макромицетов в лесокультурах заповедника производили в ходе маршрутных обследований. Методика сбора и обработки материала соответствовала общепринятым подходам к изучению макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ (Бондарцев, Зингер, 1950; Васильева, 1959). При обработке собранного материала составляли анкеты-описания, в которых отмечали характерные диагностические признаки свежих карпофоров. Исследование микроструктур и особенностей морфологии плодовых тел осуществляли на световом микроскопе МБИ – 11 – как на свежем, так и на гербаризованном материале.

Список грибов составлен в соответствии с 9-м изданием «Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi» (Kirk and all., 2001), латинские названия приводятся согласно Index Fungorum (Index... 2013). Для всех видов указаны тип растительного сообщества, время плодоношения и принадлежность к экологической группе. Для редко встречающихся макромицетов указана конкретная дата находки.

Латинские названия растений и объемы таксонов приводятся согласно «Природной флоре Крымского полуострова» (Ена, 2012).

В систематизированном списке макромицетов используются следующие условные обозначения: ** первая находка в Украине, * – первая находка/первая публикация о находке в Крыму, (*) – новый вид для заповедника; экологические группы грибов: *Mr* – симбиотроф (микоризообразователь), *Hu* – гумусовый сапротроф, *Fd* – сапротроф на опаде, *St* – сапротроф на подстилке, *Le* – сапротроф на древесине, ксилотроф, *Hb* – герботроф, *C* – карботроф; сокращения: хр. – хребет, скл. – склон, г. – гора.

Результаты и обсуждение. Искусственные насаждения большинства инродуцентов занимают незначительные площади, встречаются в различных частях заповедника фрагментарно и только лесокультура сосны крымской распространена по всей территории заповедника относительно равномерно (рис. 1).

В большинстве посадок деревья сосны крымской имеют низкий темп роста, у них отсутствует семенное возобновление. Травяной покров представлен преимущественно степным и сорным элементом и не соответствует травостой естественных сосновых лесов. Состояние и степень сохранности связаны со временем посадок, микроклиматом и микрорельефом (экспозиция и крутизна склона) мест их произрастания.

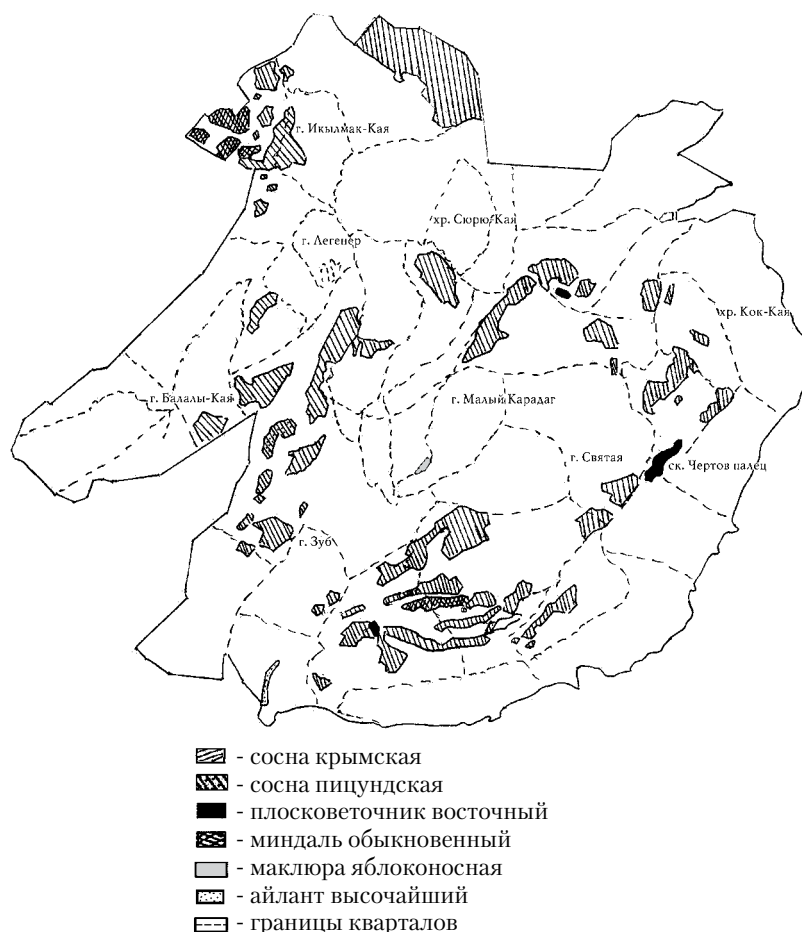


Рис. 1. Размещение искусственных насаждений древесных растений на территории Карадагского ПЗ (по данным лесоустройства 1984 года)

В настоящее время сохранилось всего 42% первично высаженных деревьев. Одна из основных причин неудовлетворительной приживаемости и периодического отмирания сосны заключалась в несоответствии экологических условий (климатических, почвенных – состава и структуры почв, орографических – местами близкого залегания материнских пород) для произрастания этого вида, имело место и влияние гидротермических условий в год высадки деревьев. Массовое отмирание сосны крымской – в среднем по территории до 30% от первично высаженных деревьев – наблюдалось в период с лета 1986 по 1988 год, что, возможно, было связано с аварией на Чернопольской атомной станции. Отрицательное влияние на рост деревьев в посадках и их состояние оказывает значительная загущенность древостоя в рядах по террасам. В настоящее время (на 2014 г.) возраст сосновых насаждений – от 43 до 74 лет, то есть согласно классификации древостоев по возрастным группам все сосновые насаждения Карадагского ПЗ являются средневозрастными. По состоянию и степени сохранности лесокультуры весьма неоднородны.

Так, лесокультура сосны крымской посадки 1964 г. в центральной части Карадагской долины характеризуется сохранностью 99,5% от первоначально высаженных деревьев и удовлетворительным состоянием. Возраст посадки в настоящее время – 50 лет, сомкнутость крон 0,7–0,8, расстояние между рядами 1,5 м. Характерно самовозобновление аборигенных древесных растений: груши лохолистной (*Pyrus elaeagnifolia* Pall.), дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd.), розы собачьей (*Rosa canina* L.) и др.

Лесокультура сосны крымской посадки 1970 г. (под домом Вяземского, севернее колодца) первоначально имела отмирание 20%, а в период с 1986 по 1987 гг. погибло еще 20% деревьев. В настоящее время ее возраст – 43 года, сомкнутость крон в ряду 0,6–0,9, расстояние между рядами 4–6 м. Отмечено внедрение в лесокультуру сосны аборигенных древесных растений.

Более удовлетворительное состояние в условиях заповедника имеет сосна пицундская: сохранилось до 92,5% первоначально высаженных деревьев. Отмечается самовозобновление и расширение площади насаждения с 2,4 (1984 г.) до 2,8 га (2005 г.).

Посадки плосковetchника восточного (ранее в материалах лесоустройства вид именовался как туя восточная) характеризуются удовлетворительным состоянием и сохранностью до 62% первоначально высаженных деревьев, но площадь насаждений вида сократилась по данным лесоустройства 2005 г. на 1,3 га (табл. 1). Возраст посадок – 40–45 лет.

Интенсивное отмирание вследствие старения наблюдается для посадок миндаля обыкновенного. Почти у всех деревьев отмечена суховершинность и отсутствие возобновления. Подавляющая часть деревьев поражена болезнями и вредителями. Так, в районе Тумановой балки в посадке 1956 г. поражённость миндаля обыкновенного составляет 100%. Сомкнутость крон в ней не более 0,4%. Характерно наличие активного роста под пологом деревьев аборигенных древесных растений: дуба пушистого, груши лохолистной, кизильника крымского (*Cotoneaster tauricus* Pojark.), розы собачьей (*Rosa canina* L.) и розы щитконосной (*Rosa corymbifera* Borkh.), держи-дерева колючего (*Paliurus spina-christi* Mill.), отмечено даже возобновление можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Bieb.). Состав травяного яруса близок к разнотравно-злаковой степи с элементами лугово-степной растительности. На формирование травостоя оказало влияние сенокосение, проводимое ежегодно до установления заповедного режима. На месте посадки формируется редколесье со степным травостоем, а местами фрагменты пушистодубово-грабинникового леса.

Успешно растет и возобновляется клён татарский (*Acer tataricum* L.), который был высажен в середине прошлого века у северо-западного подножия горы Шапка Мономаха. В настоящее время в составе его посадки много аборигенных древесных растений; по структуре и видовому составу эти насаждения приближаются к пушистодубово-грабинниковому лесу, где клён татарский доминирует в первом ярусе.

К настоящему времени в лесокультурах заповедника зарегистрировано 85 видов макромицетов, это почти треть от общего числа: в лесокультуре сосны крымской – 77, сосны Станкевича – 5, плоскочеточника восточного – 4, миндаля обыкновенного – 3, в других культурных насаждениях базидиомы напочвенных грибов не выявлены, отмечено лишь несколько растущих на древесине видов. Приведенные цифры иллюстрируют, что достаточным видовым разнообразием обладают только микоценозы лесокультуры сосны крымской. Посадки сосны Станкевича не образуют обособленных ценозов и к тому же занимают относительно небольшую площадь, что не способствует реализации потенциального видового состава микосимбионтов этого вида сосны. Поэтому ниже будут в основном обсуждаться результаты, полученные для лесокультуры сосны крымской.

Сосна крымская в лесокультуре заповедника, как правило, не образует сплошного насаждения, это более или менее сомкнутые ряды сосен, растущие среди естественной лесной или травянистой растительности. Как следствие, микоценоз рассматриваемых сообществ включает как лесные виды, так и виды открытых местообитаний. Рассмотрим аспект специфичности данного микоценоза. Из 75 зарегистрированных в лесокультуре сосны крымской видов специфичны для сосновых лесов лишь 30, т.е. менее половины. Остальные макромицеты являются компонентами смешанных и лиственных лесов (33 вида), прочих древесных и кустарниковых сообществ, включая культурфитоценозы (10) и травянистые сообщества (4).

Виды, составляющие специфику сосновых лесов, по экологической принадлежности распределяются в Карадагском ПЗ следующим образом (табл. 2): симбиотрофов – 16, сапротрофов – 14 (*Hu* и *Fd* – по 3, *St* – 6, *Le* – 2). Симбиотрофы в основном представлены видами семейств Russulaceae и Suillaceae, сапротрофы – видами семейств Tricholomataceae и Marasmiaceae (табл. 2). Наиболее массовыми видами сосновых лесов являются *Chroogomphus rutilus*, *Clitocybe candicans*, *Lactarius deliciosus*, *L. sanguifluus*, *Lepista flaccida*, *Mycena aetites*, *M. purpureofusca*, *Russula sanguinea*, *R. xerampelina*, *Suillus granulatus*, *Tricholoma alboprunneum*, *T. terreum*.

Среди видов – компонентов смешанных лесов в лесокультуре сосны крымской преобладают сапротрофы семейства Tricholomataceae. Симбиотрофы представлены небольшим числом видов семейств Russulaceae, Tricholomataceae, Cortinariaceae и Boletaceae. Наиболее многочисленными представителями этой группы видов являются *Collybia butyracea*, *C. dryophila*, *Lepiota clypeolaria*, *Mycena epipterygia*, *M. pura*, *M. vitilis*, *Xerula radicata*.

Виды – компоненты прочих древесных и кустарниковых сообществ (лесных полян, вырубков, парков, садов, различных культурфитоценозов и пр.) представлены сапротрофами и единичными представителями гербо- и карботрофов. Это, как правило, эвритопные виды. Наиболее обычны среди них *Lycoperdon perlatum* и *Macrolepiota procera*.

Из стенотопных компонентов лугово-степной растительности в лесокультуре сосны крымской растут *Agaricus velenovskyi* и *Macrolepiota excoriata*, причем *A. velenovskyi* составляет специфику видового состава шляпочных грибов заповедных целинных степей, в частности заповедных типчаково-ковыльных (Васер, Солдатова, 1977).

Табл. 2. Распределение макромицетов лесокультуры сосны крымской по ценотическим, таксономическим и экологическим группам

Семейства	Виды – компоненты								
	сосновых лесов		смешанных лесов		травянистых сообществ		прочих сообществ		
	Mr	Сапротрофы	Mr	Сапротрофы	Сапротрофы	Hb	Сапротрофы	Hb	C
Agaricaceae	-	1	-	3	2	-	2	-	
Boletaceae	-	-	2	-	-	-	-	-	
Bolbitiaceae	-	-	-	-	1	-	-	-	
Coprinaceae	-	-	-	-	-	-	1	-	
Cortinariaceae	-	-	2	3	-	-	-	-	
Geastraceae	-	1	-	-	-	-	-	-	
Gomphidiaceae	1	-	-	-	-	-	-	-	
Hygrophoraceae	1	-	-	-	-	-	-	-	
Lycoperdaceae	-	-	-	-	-	-	2	-	
Marasmiaceae	-	4	-	3	-	1	1	-	
Polyporaceae	-	1	-	-	-	-	-	-	
Peniophoraceae	-	1	-	-	-	-	-	-	
Pyronemataceae	1	-	-	-	-	-	-	-	
Russulaceae	7	1	4	-	-	-	-	-	
Suillaceae	4	-	-	-	-	-	-	-	
Tricholomataceae	2	5	2	14	-	-	1	1	1
Всего видов	16	14	10	23	3	1	8	1	1
	30		33		4		10		

Примечание: *Mr* – симбиотроф (микоризообразователь), *Hb* – герботроф, *C* – карботроф.

Как видно из изложенного, процент специфичных для сообществ сосны крымской видов в заповеднике сравнительно невысок, а видовой состав своеобразен. Преобладающей эколого-трофической группой являются сапротрофы (63,2%), тогда как симбиотрофы составляют чуть более трети (34,2%). Несмотря на то, что большинство видов являются компонентами лесных сообществ, таксономический и эколого-трофический спектр макромицетов свидетельствует, что лесокультура сосны на Карадаге не является в полной мере лесным сообществом. Скорее, ее можно сравнивать с многорядными лесными полосами. В частности к лесокультуре сосны крымской заповедника приложимы 5 из 7 положений, сформулированных Б.П. Васильковым: 1) в лесополосах встречаются виды, которые известны и обычны в соответствующих лесах лесной зоны, только в несколько ином сочетании; 2) при наличии общих с естественными лесами видов грибов, их флора по сравнению с флорой лесов чрезвычайно обеднена как в видовом отношении, так и в отношении количества особей одного и того же вида; 3) наблюдается спорадичность появления настоящих лесных видов; 4) чаще всего встречаются такие виды шляпочных грибов, которые в естественных лесах в лесной зоне обычно растут на опушках, полянках, просеках, в редианах, на замусоренных участках, а также те, которые растут на лесной подстилке, гнилых пнях и ветках; 5) во флоре шляпочных грибов ползащитных полос принимают участие виды, свойственные степям, и чем эти полосы уже, чем они светлее, тем таких видов больше (Васильков, 1955, стр. 39 – 44). Углубленно исследовавший лесополосы степной зоны Украины С.П. Вассер также пришел к выводу, что для искусственных насаждений наиболее характерны виды, которые являются компонентами заповедных целинных степей, природных и искусственных лесных

массивов. По полученным им данным, в экологическом спектре грибов лесополос преобладают сапротрофы, а симбиотрофы составляют около трети (Вассер, Солдатова, 1977).

Непосредственно в лесокультуре сосны Станкевича в силу указанных выше причин зарегистрировано всего 5 видов, однако среди них 4 являются симбионтами сосны (*Lactarius deliciosus*, *Suillus bellini*, *S. collinitus*, *S. granulatus*) и только один (*Leucoagaricus carneifolius*) относится к неспецифическим сапротрофам. Примечательно также, что 2 из 5 видов (*L. carneifolius* и *S. bellinii*) найдены пока только в лесокультуре сосны Станкевича, а для последнего из них это – первая находка в Украине.

В лесокультуре сосны крымской отмечен один из охраняемых видов – *Lactarius sanguifluus* (Червона... 2009), два вида (*Geopora cooperi* и *Suillus collinitus*) являются новыми для Украины.

Ниже представлен систематизированный список макромицетов, выявленных в лесокультурах Карадагского ПЗ к настоящему времени.

ASCOMYCOTA

ASCOMYCETES

Pezizomycetidae

PEZIZALES

Pyrenomataceae

***Geopora cooperi* Harkn. – Геопора Купера. *Mr*, к юго-востоку от «дома Вяземского», лесокультура сосны, 28.10 – 01.11.2008.

BASIDIOMYCOTA

BASIDIOMYCETES

Agaricomycetidae

AGARICALES

Agaricaceae

Agaricus placomyces Peck – Шампиньон тёмночешуйчатый. *Hu*, хр. Беш-Таш, верхняя часть западного скл., лесокультура сосны, 24.10.2008.

**Agaricus velenovskyi* Pilát – Шампиньон Веленовского. *Hu*, хр. Беш-Таш, западный скл., лесокультура сосны с лугово-степным травостоем в междурядьях, октябрь–декабрь.

Lepiota castanea QuéL. – Лепиота каштановая. *Hu*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 19.11.2009.

Lepiota clypeolaria (Bull.) P. Kumm. – Зонтик мелкощитовидный. *Hu*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; часто.

Lepiota helveola Bres. – Лепиота кирпично-красная. *Hu*, Карадагская долина, лесокультуры сосны и туи, октябрь–ноябрь; хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, ноябрь.

**Leucoagaricus carneifolius* (Gillet) Wasser [syn. *Leucoagaricus densifolius* (Gillet) Bobos] – Лейкоагарикус телеснопластинковый (Белошампиньон телеснопластинковый). *Hu*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны Станкевича, открытый участок, среди травостоя, 16.11.2007.

Leucoagaricus wichanskyi (Pilát) Bon & Boiffard [syn. *Lepiota wichanskyi* Pilát, *Leucoagaricus sublittoralis* (Kühn.) Singer] – Белошампиньон Виханского (Лепиота Виханского). *Hu*, Карадагская долина, посадки туи, 23.10.2008, 17.11.2010.

Macrolepiota excoriata (Schaeff.) Wasser – Гриб-зонтик полевой. *Hu*, г. Святая, восточный скл., лесокультура сосны, разнотравно-злаковый травостой

в междурядьях, 12.11.2005; хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 22.11.2010; компонент лугово-степной растительности.

***Macrolepiota konradii* (Huijsman ex P.D. Orton) M.M. Moser** – Гриб-зонтик Конрада. *Hu*, хр. Беш-Таш, западный скл., пушистодубовый лес на границе с лесокультурой сосны, 24.10.2008; лесокультура туи, 17.11.2010.

***Macrolepiota mastoidea* (Fr.) Singer** – Гриб-зонтик сосцевидный. *Hu*, г. Святая, восточный скл., лесокультура сосны, разнотравно-злаковый травостой в междурядьях 12.11.2005; хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, разнотравно-злаковый травостой в междурядьях, 19 – 22.12.2010.

***Macrolepiota procera* (Scop.) Singer** – Гриб-зонтик большой. *Hu*, хр. Беш-Таш, западный скл., лесокультура сосны, 24.10.2008.

***Macrolepiota rhacodes* (Vittad.) Singer** – Гриб-зонтик краснеющий. *Hu*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, разнотравно-злаковый травостой в междурядьях, 19.12.2010.

Bolbitiaceae

***Agrocybe praecox* (Pers.) Fayod** – Агроцибе ранний. *Hu*, г. Святая, северо-восточный скл., лесокультура сосны с лугово-степным травостоем в междурядьях, 05.05.2006; там же, восточный скл., аналогичный экотоп, 10.06.2008.

Coprinaceae

***Coprinus micaceus* (Bull.) Vilgalys** – Навозник искристый (мерцающий). *Hu*, Карадагская долина, подножье западного скл. хр. Лобового, лесокультура сосны, 25.10.2006.

Cortinariaceae

****Cortinarius saturninus* (Fr.) Fr.** – Паутинник лилово-коричневый. *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., травянистый экотоп на границе дубово-грабинникового леса и лесокультуры сосны, 16.11.2007.

***Galerina cedretorum* (Maire) Singer** – Галерина кедровая. *Hu*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 06 – 19.11.2009.

***Galerina marginata* (Batsch) Kühner** – Галерина окаймленная. *Hu*, западная граница заповедника, лесокультура сосны с участием аборигенных лиственных деревьев, 14.11.2007.

***Inocybe flocculosa* Sacc.** – Волоконница клочковатая. *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, 16.11.1007.

***Tubaria furfuracea* (Pers.) Gillet** – Тубария отрубистая (Тубария шершавая). *Hu*, долина Беш-Таш, лесокультура сосны с лугово-степным травостоем в междурядьях, 16.11.2007.

****Tubaria conspersa* (Pers.) Fayod** – Тубария обсыпанная. *Hu*, северная часть заповедника, культура миндаля, среди травостоя, 20.11.2009, 16.12.2010; массовый вид.

Hygrophoraceae

****Hygrophorus erubescens* (Fr.) Fr.** – Гигрофорус краснеющий. *Mr*, хр. Беш-Таш, западный склон, лесокультура сосны, 24.10.2008.

Lycoperdaceae

***Lycoperdon perlatum* Pers.** – Дождевик шиповатый (Дождевик жемчужный). *Hu*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; часто.

***Lycoperdon lividum* Pers.** – Дождевик каштановый. *Hu*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 20.11.2009.

Marasmiaceae

***Beospora myosura* (Fr.) Singer** – Беоспора мелкоспорная. *Fd*, лесокультура сосны октябрь–ноябрь; обычный вид для сосновых лесов.

***Marasmiellus perforans* (Hoffm.) Antonín [*Micromphale perforans* (Hoffm. et Fr.) Singer]** – Марасмиеллус пронизывающий (Микромфале пронизывающий). *St*, Карадагская долина, лесокультура сосны, 26.09.2005; хр. Беш-Таш, северо-западные скл., лесокультура сосны, 20.11.2009.

***Marasmiellus tricolor* (Alb. & Schwein.) Singer** – Марасмиеллус трехцветный. *Hb*, Карадагская долина, лесокультура сосны, 26.09.2005.

***Marasmius androsaceus* (L.) Fr.** – Марасмиус тычинковидный. *Fd*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, на опад (веточках) можжевельника колючего, 10.11.2009. ***Marasmius epiphyllus* (Pers.) Fr.** – Марасмиус (негниючник) листовый. *Fd*, северо-западный скл., лесокультура сосны, 15.11.2007.

(*)*Marasmius rotula* (Scop.) Fr. – Марасмиус колесовидный. *Fd*, сообщество дуба пушистого с участием сосны крымской, 03.07.2010.

***Marasmius wynneae* Berk. & Broome** – Марасмиус (негниючник) Виннея. *St*, хр. Беш-Таш, северо-западные скл., лесокультура сосны, 15.11.2007, 20.11.2009.

(*)*Strobilurus tenacellus* (Pers.) Singer – Шишколюб крепкий. *St*, *Fd*, хр. Беш-Таш, северо-западные скл., лесокультура сосны, на шишках, 22.12.2010.

***Xerula radicata* (Relhan) Dörfelt** – Ксерула корненогая (Корневидный гриб). *Hu*, в пограничных с дубово-грабниниковым лесом экотопах, июнь, август–сентябрь; широко распространенный в лиственном лесу вид.

Tricholomataceae

***Clitocybe candicans* (Pers.) P. Kumm.** – Говорушка беловатая. *St*, лесокультура сосны, конец октября–ноябрь; обычный вид для сосновых лесов.

****Clitocybe metachroa* (Fr.) P. Kumm.** *St*, Икалмык-Кая, лесокультура сосны, травянистый экотоп с моховым покровом, 20.11.2009.

***Collybia butyracea* (Fr.) P. Kumm.** – Коллибия масляная. *St*, лесокультура сосны, ноябрь, часто.

***Collybia dryophila* (Bull.) P. Kumm.]** – Коллибия лесолюбивая (Денежка). *St*, лесокультура сосны, май–июнь, октябрь–ноябрь, массовый вид.

***Collybia peronata* (Bolton) P. Kumm.** – Коллибия обернутая. *St*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, ноябрь.

***Crinipellis scabella* (Alb. & Schwein.) Murrill [syn. *Crinipellis stipitaria* (Fr.) Pat.]** – Кринипеллис коричневый. *Hb*, Карадагская долина, у подножья западного скл. хр. Лобового, лесокультура сосны, 25.10.2006.

***Delicatula integrella* (Pers.) Fayod** – Деликатула маленькая. *St*, *Le*, Карадагская долина, у подножья западного скл. хр. Лобового, 25.10.2006; Икалмык-Кая, 02.07.2010; лесокультура сосны.

***Hemimycena lactea* (Pers.) Singer** – Гемимицена молочно-белая. *St*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 10.11.2009.

***Lepista flaccida* (Sowerby) Pat. [syn. *Lepista inversa* (Scop.) Pat.]** – Леписта рыже-бурая. *St*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; обычен для сосновых лесов.

***Lepista nebularis* (Fr.) Harmaja [syn. *Clitocybe nebularis* (Fr.) P. Kumm.]** – Леписта серая. *St*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 10.11.2009.

***Melanoleuca polioleuca* (Fr.) Kühner & Maire** – Меланолевка гладко-белая. Икалмык-Кая, лесокультура сосны, 20.11.2009.

***Mycena aetites* (Fr.) Quél.** – Мицена жизненная. *St*, хр. Беш-Таш и хр. Балалы-Кая – Легенер, северо-западные скл., лесокультура сосны, ноябрь–декабрь.

***Mycena atrocyanea* (Batsch) Gillet [syn. *Mycena nigricans* Bres.]** – Мицена чёрно-синяя. *St*, Икалмык-Кая, лесокультура сосны, 19.11.2009.

***Mycena citrinomarginata* Gillet** – Мицена лимонноокаймленная. *St*, хр. Беш-Таш, северо-западные скл., лесокультура сосны, 20.11.2009.

Mycena epipterygia (Scop.) Gray – Мицена скользкая. *St*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 19.11.2009.

Mycena pura (Pers.) P. Kumm. – Мицена чистая. *St*, лесокультуры туи и сосны, ноябрь–декабрь.

Mycena purpureofusca (Peck) Sacc. – Мицена пурпурно-бурая. *St*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 10 – 19.11.2009.

Mycena rosea Gramberg – Мицена розовая. *St*, северо-западнее хр. Лобового, лесокультура сосны, 15.11.06; редко.

Mycena vitilis (Fr.) Quél. – Мицена коричнево-белая. *St*, хр. Беш-Таш, северо-западные скл., лесокультура сосны, 14 – 16.11.2007; широко распространенный в заповеднике вид.

Mycena vulgaris (Fr.) Quél. – Мицена обыкновенная. Северо-западная граница заповедника, нижняя часть склонов, пушистодубово-грабинниковый лес (КмЛ); там же, лесокультура сосны; северо-западные скл. хр. Беш-Таш, лесокультура сосны (МкЛк), 14 – 16.11.2007. Растет на подстилке, группами, обычный вид.

Mycophalia maura (Fr.) Hora – Миксомфалия пожарищевая. Северо-западная граница заповедника, нижняя часть скл., лесокультура сосны, 14.11.2007.

Omphalina umbilicata (Schaeff.) Quél. – Омфалина пупочная. *Hu*, западная граница заповедника, лесокультура сосны, 14.11.2007.

Tricholoma albobrunneum (Pers.) P. Kumm. – Рядовка бело-коричневая. *Mr*, лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; массовый вид.

Tricholoma atosquamosum Sacc. – Рядовка чёрночешуйчатая. *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., пограничный экотоп между лесокультурой сосны и пушистодубово-грабинниковым лесом, 16.11.2007.

Tricholoma batschii Gulden [syn. *Tricholoma subannulatum* (Batsch.) Bres.] – Рядовка каштаново-коричневая. *Mr*, западный скл. хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 24.10.2008.

Tricholoma orirubens Quél. – Рядовка красноватая. *Mr*, Карадагская долина, лесокультура сосны, 20.08.1997.

Tricholoma terreum (Schaeff.) P. Kumm. – Рядовка напочвенная («мышата»). *Mr*, лесокультура сосны, преимущественно в ноябре-декабре, иногда в конце мая – начале июня; массовый вид.

BOLETALES

Boletaceae

Boletus chrysenteron Bull. – Моховик трещиноватый. *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западные скл., лесокультура сосны, 16.11.2007.

(*) *Boletus porosporus* Imler ex Bon et G. Moreno – Боровик усечённоспоровый. *Mr*, Икалмык-Кая, подножье, лесокультура сосны, 02.07.2010.

Suillaceae

***Suillus bellinii* (Inzenga) Kuntze – Маслёнок Беллини. *Mr*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны Станкевича, 16.11.2007.

***Suillus collinitus* (Fr.) Kuntze – Маслёнок жёлто-коричневый. *Mr*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 24.10.2008.

Suillus granulatus (L.) Roussel – Маслёнок зернистый. *Mr*, лесокультура сосны, преимущественно ноябрь – декабрь, в отдельные годы май–начало июня, конец августа; массовый вид.

Suillus luteus (L.) Roussel – Маслёнок обыкновенный (поздний, желтый). *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультуры сосны крымской и судакской, 16.11.2007.

Suillus variegatus (Sw.) Richon & Roze – Моховик жёлто-бурый. *Mr*, хр. Беш-Таш, западные склоны, лесокультура сосны, 24.10.2008.

Gomphidiaceae

***Chroogomphus rutilus* (Schaeff.: Fr.) O.K. Mill.** – Мокруха жёлто-красная. *Mr*, лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; обычный для сосновых лесов вид.

HYMENOGYALES**Hymenochaetaceae**

***Phellinus tuberculatus* (Pers.) Maire** – Феллинус бугорчатый, Сливовый трутовик. *Le*, на стволах старых деревьев *Prunus armeniaca* L. /*Armeniaca vulgaris* Lam./, *Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb [*Amygdalus communis* L.] и *Pyrus communis* L.; часто (Исиков, 2004).

PHALLALES**Geastraceae**

***Geastrum badium* Pers.** – Звездовик тёмно-каштановый. *Hu*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, 16.11.2007.

POLYPORALES**Hapalopilaceae**

***Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst.** – Бьеркандера обугленная. На отмерших деревьях, пнях и валежной древесине *Ailantus altissima* (Исиков, 2004).

Polyporaceae

****Tyromyces albidus* (Schaeff.) Donk** – Тиромицес беловатый. *Le*, хр. Беш-Таш, лесокультура сосны, 10 – 19.11.2009.

RUSSULALES**Auriscalpiaceae**

***Auriscalpium vulgare* Gray** – Ауриस्कальпиум обыкновенный. *Fd*, лесокультура сосны, на опавших шишках, ноябрь–декабрь; обычен для сосновых лесов.

Peniophoraceae

***Peniophora pini* (Schleich.) Boidin** – Пениофора сосновая. На отмерших ветвях сосны крымской (Исиков, 2004).

Russulaceae

***Lactarius deliciosus* (L.) Gray** – Рыжик настоящий (сосновый, деликатесный). *Mr*, лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; периодически массово.

***Lactarius sanguifluus* (Paulet) Fr.** – Рыжик красный (крово-красный). *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, ноябрь–декабрь. Занесен в Красную Книгу Украины (Червона... 2009).

***Lactarius scrobiculatus* (Scop.) Fr.** – Груздь жёлтый. *Mr*, хр. Беш-Таш, верхняя часть западного скл., пограничный экотоп между лесокультурой сосны и сообществом дуба пушистого (редкие молодые сосны, видимо самосев, среди дубового леса), 24.10.2008.

***Lactarius semisanguifluus* R. Heim & Leclair** – Рыжик полукрасный (зелено-красный, зеленый). *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; г. Святая, юго-восточный скл., 10.06.2008.

***Russula delica* Fr.** – Сыроежка белая. *Mr*, лесокультура сосны, 26.09.2005.

***Russula ochroleuca* Fr. [syn. *R. citrina* Gillet]** – Сыроежка охряно-жёлтая. *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, 16.11.2007.

***Russula puellaris* Fr.** – Сыроежка девичья. *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, 16.11.2007.

***Russula rosacea* (Pers.) Gray** – Сыроежка розовеющая. *Mr*, лесокультура сосны, 20.08.1997; подножье западного скл. хр. Лобового, лесокультура сосны, 25.10.2006.

***Russula sanguinea* Fr.** – Сыроежка крово-красная. *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, ноябрь–декабрь; часто.

(*) *Russula torulosa* Bres. – Сыроежка морщинистая. *Mr*, Карадагская долина, подножье западного скл. хр. Лобового, лесокультура сосны, 26.09.2005, 25.10.2006.

Russula xerampelina (Schaeff.) Fr. – Сыроежка буреющая (селёдочная). *Mr*, хр. Беш-Таш, северо-западный скл., лесокультура сосны, 16.11.2007.

Заключение. К настоящему времени в лесокультурах Карадагского ПЗ зарегистрировано 85 видов макромицетов или почти треть от общего числа выявленных на всей территории заповедника. Для трех видов (*Geopora cooperi*, *Suillus bellinii* и *S. collinitus*) это первая находка в Украине, для 7 (*Agaricus velenovskyi*, *Clitocybe metachroa*, *Cortinarius saturninus*, *Hygrophorus erubescens*, *Leucoagaricus carneifolius*, *Tyromyces albidus* и *Tubaria conspersa*) – первая находка в Крыму, 9 (*Boletus porosporus* *S. metachroa*, *Marasmius rotula*, *Russula torulosa*, *Strobilurus tenacellus*, *S. bellinii*, *S. collinitus*, *T. albidus* и *T. conspersa*) впервые приводятся для заповедника.

В лесокультурах сосны (*Pinus nigra* и *P. brutia*) зарегистрировано 78 видов макроскопических грибов. Таксономический и эколого-трофический анализ макромицетов показал, что по сочетанию видов, обедённому видовому составу, преобладанию сапротрофов и некоторым другим характеристикам лесокультура сосны на Карадаге ближе к многорядным искусственным лесным полосам, чем к полноценным лесным сообществам.

Тем не менее, наличие лесокультур сосны (*Pinus nigra* и *P. brutia*) на территории заповедника существенно обогатило его микобиоту и обусловило присутствие в ее составе 31 вида макромицетов, специфичных для сосновых лесов. Для других лесокультур заповедника специфичных видов макромицетов не выявлено.

В видовом составе макромицетов лесокультур сосны, наряду с широко распространёнными в хвойных лесах и эвритопными видами, присутствуют и характерные для сосновых сообществ редкие виды, в том числе занесённый в Красную книгу Украины *Lactarius sanguifluus*, что делает эти лесокультуры хранителем части реликтовой составляющей микобиоты заповедника.

Литература

Бондарцев А.С., Зингер Р.А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. – 1950. – Сер. 2., вып. 6. – С. 499 – 543.

Васильева Л.Н. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 378 – 398.

Васильков Б.П. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 87 с.

Вассер С.П., Солдатова И.М. Высшие базидиомицеты степной зоны Украины. – Киев: Наукова думка, 1977. – 365 с.

Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова: монография. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 232 с.

Исиков В.П. Микобиота древесных растений Карадагского природного заповедника // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сборник научных трудов, посв. 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 131 – 148.

Миронова Л.П., Саркина И.С. Макроскопические (высшие) грибы Карадагского природного заповедника // Карадаг заповедный: научно-популярные очерки / под ред. А. Л. Морозовой. – Симферополь: Н. Оріанда, 2011. – С. 86 – 104.

Саркина И.С., Миронова Л.П. Редкие и новые для Крыма виды макромицетов из Карадагского природного заповедника: первые результаты инвентаризации // Заповедники Крыма – 2007: Материалы VI международной научно-практической конф. (2 ноя-

бря 2007 г., Симферополь). – Ч. 1 Ботаника. Общие вопросы охраны природы. – Симферополь, 2007а. – С. 157 – 163.

Саркина И.С., Миронова Л.П. Макроскопические грибы основных типов растительных сообществ Карадагского природного заповедника // Карадаг–2009. Сб. науч. трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009а. – С. 78 – 101.

Саркина И.С., Миронова Л.П. Особенности таксономического состава макромицетов Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Чёрноморском регионе: Материалы V Международной научно-практической конференции (Симферополь, 22 – 23 октября 2009 г.). – Симферополь, 2009б. – С. 225 – 230.

Саркина И.С., Миронова Л.П. Макромицеты Карадагского природного заповедника (Крымский полуостров), занесенные в Красную книгу Украины // Матеріали міжнар. наукової конф. «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин» (11 – 15 жовтня 2010 р., м. Київ). – Київ: Альтерпрес, 2010а. – С. 238 – 239.

Проект организации и развития лесного хозяйства Карадагского государственного заповедника АН УССР Крымской области. Объяснительная записка // Киев, 1983 – 1984. – Том 1, книга 1. – С. 98 – 103 (рукопись).

Проект организации территории и охраны природных комплексов Карадагского природного заповедника НАН Украины. Пояснительная записка // Ирпень, 2005. – Том 1. Книга 1. – С. 87 – 88 (рукопись).

Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. Ed. 9 / P.M. Kirk, P.F. Cannon, J.C. David and J.A. Stalpers. – Oxon, Wallingford: CAB International, 2001. – 655 p.

Index Fungorum [Электронный ресурс]: the global fungal nomenclator. – 2013. – Режим доступа к базе данных: <http://www.indexfungorum.org/>

Role of forest culture in mycobiota forming in Karadag Nature Reserve (macromycetes). I.S. Sarkina, L.P. Mironova.

The results of macromycetes study for forest culture in Karadag Nature Reserve have been presented. 85 macromycetes species or nearly third part from total number of species identified on territory in whole have been registered in these communities by present time; their systematic list has been given. The results of taxonomic and ecological-trophic analysis macromycetes for forest culture *Pinus nigra* J. F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe have been given. The conclusion has been done that this forest culture is closer to multirows forest belts then to full forest communities according to species combination, poor species composition, prevalence of saprotrophs and some other characteristics. Nevertheless, the presence of forest culture *P. nigra* and *P. brutia* Ten. var. *pityusa* (Steven) Silba on the territory of reserve is significantly enriched its mycobiota and determined the presence in its composition of 31 macromycetes species specific to pine forests. Specific species for other forest culture have not been identified.

Keywords: Mycobiota, Macromycetes, Karadag Nature Reserve, Forest Culture

*Я.П. Дідух^{1,2}, чл.-кор. НАНУ, д-р. біол. наук, проф., І.Г. Вишенська¹,
канд. біол. наук, проф., О.О. Халаїм¹, асп., О.Л. Качалова¹, ст. викл.,
В.О. Лапченко³, н.с., О.В. Лапченко³, О.Л. Заєць¹, асп., В.В. Іваник¹, маг.*
**ВІДПОВІДІ ТРАВ'ЯНИХ УГРУПОВАНЬ ПІВДЕННО-СХІДНОГО КРИМУ
(КАРАДАЗЬКИЙ ПРИРОДНИЙ ЗАПОВІДНИК) ЩОДО ЗМІНИ
КІЛЬКОСТІ ОПАДІВ НА ПОЧАТКОВИХ СТАДІЯХ ЕКСПЕРИМЕНТУ**

Наведено аналіз реакції трав'яних угруповань Південно-Східного Криму на зміну кількості опадів у шести типах експерименту та контролі на першому в Східній Європі дослідному стаціонарі зі штучної модифікації опадів на території Карадазького природного заповідника. Показані зміни видового складу, екосистемного та ґрунтового дихання, складу ґрунту та інших показників у відповідь на модифікацію кількості опадів.

Ключові слова: трав'яні угруповання, зміна режиму опадів, вуглецевий цикл.

Природні екосистеми адаптовані до дії зовнішніх факторів і відповідним чином реагують на їхню зміну. Однією з найактуальніших проблем сучасності є оцінка впливу змін клімату на природні екосистеми, складність яких полягає в тому, що сценарії таких змін досить неоднозначні, тому побудовані на їх основі дедуктивні моделі недосконалі.

Одним із способів підвищення їхньої надійності є застосування інших методів, підходів, зокрема таких експериментальних досліджень, що ґрунтуються на індуктивному підході – оцінці реакції, наслідків екосистеми на дію одного прямого фактора. При цьому на «вході» задаються певні параметри, а на «виході» реєструються їх зміни. В математиці це знаходить вираження в байєсівському підході, перевага якого полягає у дослідженні причинно-наслідкових зв'язків між факторами, які можуть мати нелінійний характер (Сергієнко, Гупал, 2002). Для швидкого отримання відповідного ефекту в ході експерименту на вході змінюють показники в бік їх збільшення чи зменшення від норми навіть за межі таких екстремальних значень, які не характерні для природних екосистем даного типу. Цей напрямок експериментальних досліджень реакції екосистем на зміни клімату зараз бурхливо розвивається у світі. Існує біля десяти міжнародних мереж, що об'єднують польові дослідження за тематикою глобальних кліматичних змін. Так, у 2011 р. в США було створено мережу INTERFACE, що включає не тільки польові кліматичні експерименти, а й дослідження з моделювання процесів на екосистемному рівні. Мережа об'єднує такі типи експериментів, як зміна концентрації CO₂ у повітрі, зміни кількості азоту в ґрунті, маніпуляції з опадами, підвищення температури повітря та різноманітні поєднання факторів впливу не тільки у США, а і у Німеччині, Англії, Канаді і Новій Зеландії. Однією з найновіших мереж кліматичних експериментів можна вважати ініціативу американських вчених EcoSeRE, яка з'явилась у 2013 р. за підтримки Національного Наукового Фонду (NSF) США і об'єднує експерименти з тривалістю від трьох років (так звані середньострокові дослідження). Мережа відрізняється включенням в неї різних типів екосистем (пустелі, луки, ліси та чагарники) і зорієнтована

¹ Національний університет «Києво-Могилянська академія», Київ, Україна.

² Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ, Україна.

³ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

на експерименти, що включають в себе «екстремальне» зниження рівня опадів (дослідження впливу посух).

У 2011 р. на території Карадазького природного заповідника було створено дослідний стаціонар і започатковано довготривалий експеримент, суть якого полягає у дослідженні реакції різних компонентів степової екосистеми на зміну кількості опадів. Ідея експерименту та його організація була розроблена в рамках міжнародного наукового проекту «Нелінійна реакція степів України на зміну кількості опадів» (2010 – 2012), що виконувався Центром дослідження екосистем, змін клімату і сталого розвитку Національного університету «Києво-Могилянська академія» у співпраці з Лабораторією ботаніки і мікробіології Університету Оклахоми (США) та Карадазьким природним заповідником.

Карадазький експериментальний стаціонар можна вважати першою в Східній Європі спробою експериментально оцінити реакцію природної екосистеми на зміни клімату, зокрема на зміну кількості опадів, що організований за загальноприйнятою методикою, а, отже, в перспективі може бути включеним до складу найбільших світових моніторингових мереж.

Матеріал та методи

Експериментальний стаціонар. Експериментальний стаціонар розташований у південній частині Карадазького природного заповідника, в околицях біостанції (с. Курортне Феодосійської міськради, АР Крим) біля підніжжя Берегового хребта (N 44° 54,914'; E 50° 12,289'). Полігон знаходиться на висоті 41 м н.р.м, має розміри 17 x 30 м, площу 0,051 га, розміщений на пласкій терасі Карадазької долини. У межах полігону була закладена 21 дослідна ділянка розміром 2 x 2 м. По периметру ділянок для забезпечення вологоізоляції прокладено бар'єр з поліхлорвінілової плівки, глибиною 0,6 м. Над кожною ділянкою встановлено конструкцію для перерозподілу опадів, що складається з металевого каркасу, на якому під кутом 9° відносно горизонталі розміщуються прозорі акрилові ринви, які забезпечують часткове перехоплення опадів без суттєвого впливу на процеси фотосинтезу. Таке устаткування дає змогу регулювати режим опадів, збільшуючи або зменшуючи їх на 20, 40 та 60% на дослідних ділянках. Дослідні ділянки з «додатнім» та «від'ємним» типом експерименту розміщені попарно (наприклад, – 20 та +20); між ними розташовані контрольні ділянки. Отже, полігон представляє типові трав'яні угруповання для даного регіону і відповідає всім технічним вимогам для організації експерименту.

Кліматичні дані. Показники температури повітря та кількості опадів визначалися за даними станції фонового екологічного моніторингу Карадазького природного заповідника, розташованого на відстані 5 км від стаціонару. Для порівняння також бралися кліматичні дані з Карадазького ландшафтно-екологічного стаціонару, що знаходиться на віддалі 1,8 км.

Параметри ґрунту. Температура ґрунту на кожній ділянці вимірювалася один раз на тиждень на глибинах 5 та 10 см аналоговим термометром. Вологість ґрунту вимірювалася на глибинах 15, 30 та 60 см за допомогою аналогового вологоміра фірми Spectrum Technology Ltd. (США) щодня протягом п'яти діб після кожного дощу, а у період без опадів – один раз на тиждень. Проби ґрунту для хімічного аналізу відбиралися два рази на рік з трьох шарів: 0–7, 7–14 та 14–21 см пробовідбірником із горизонтів Hdk (гумусовий горизонт) та Нр(і)km (ілювіально-карбонатний горизонт) до початку експерименту із штучною маніпуляцією опадів (березень 2011 р.), через місяць після початку експерименту (травень 2011 р.), наприкінці вегетаційного сезону першого року експерименту (кінець жовтня 2011 р.) та влітку другого експериментального року (кінець червня 2012 р.).

Проби транспортувалися і зберігалися до лабораторної обробки у замороженому стані, для того щоб унеможливити бактеріальний розклад органічних сполук. Визначення вмісту органічного вуглецю в ґрунті проводилось методом мокро-го озолення за Тюрінім в модифікації Сімакова (Мовсисян, 1939; НСУ, 2007). Вміст амонійного азоту (NH_4^+) та нітратів (NO_3^-) у ґрунті проводили методом колориметрування (Минеев, 2001).

Рослинний покрив та чиста первинна продукція угруповання. Видовий склад угруповань на дослідних ділянках фіксувався протягом всього вегетаційного сезону. Ступінь частоти трапляння видів визначався щороку в першій половині травня методом сітки (Kent, Soker, 1992) з комірною 10 x 10 см, на кожній ділянці на площі 1,5 м² (37,5 % від загальної площі ділянки, що достатньо репрезентує ступінь трапляння видів. Чиста первинна продукція угруповання (запас біомаси) у різних частинах фітоценозу визначався стандартним повітряно-ваговим методом (Программа..., 1974). Оскільки було важливо зафіксувати середній запас фітомаси на полігоні на початок експерименту, для уникнення порушень на експериментальних ділянках зелену фітомасу і опад у 2011 р. збирали на калібрувальних ділянках, що знаходяться в межах дослідного полігону (6 проб з площ 0,5 x 0,5 м в третій декаді червня). У 2012 р. зелена фітомаса і опад збиралися безпосередньо на дослідних ділянках з площ 0,5 x 0,15 м. Річний приріст кореневої біомаси визначався методом «вростальних циліндрів» (Steen, 1984). Вростальні циліндри були встановлені перед початком експерименту шляхом видалення коренів з ґрунтових циліндрів діаметром 5,4 і глибиною 25 см, після чого в червні 2012 р. були взяті проби у тих самих місцях. Коренева маса, що вросла в циліндри протягом року, приймалася як річний приріст.

Фенологічні дослідження проводилися за загальноприйнятою методикою (Голубев, Миронова, 1989) і включали сезонний розвиток рослин та ритмологічну структуру. Серед усіх характеристик була використана для досліджень фенофаза квітання як така, що найбільш диференційована в часі та тісно пов'язана з абіотичними особливостями місцезростання. За початок квітання приймали термін розкриття квіток у перших 1 – 3 особин, кінець фази квітання визначали за в'яненням квіток у більшості особин. За основу класифікації ритмів вегетації та квітання було прийнято часовий принцип поділу року на сезони: весна – 3 – 5-й місяці, літо – 6 – 8-й, осінь – 9 – 11-й місяць. Так, ритми квітання 3 – 8 свідчив про ранневесняно-пізньолітній вид, а 7 – 11 – середньолітньо-пізньо-осінній. За тривалістю фенофази квітання виділяли короткоквітуючі (квітання триває до 1 місяця), середньоквітуючі (квітання триває 1 – 2 місяці) та довгоквітуючі види (квітання триває понад 2 місяці).

Параметри вуглецевого обміну. Показники дихання різних частин екосистеми (динаміка концентрації вуглекислого газу) вимірювалось камеро-статистичним методом за допомогою замкненої системи для вимірювання концентрації вуглекислого газу у повітрі (Qubit Systems CO650 Plant CO₂ Analysis Package). Для цього для вимірювання загального дихання ґрунту (дихання рослинних коренів та ґрунтових мікроорганізмів) на кожній дослідній ділянці було наполовину вкопано у ґрунт пластикову трубу (діаметр 10 см, довжина 5 см), з якої видалялася зелена частина біомаси, і на яку встановлювалася камера циліндричної форми діаметром 10,2 см і об'ємом 1 л. Чистий екосистемний обмін вуглецю (NEE) і дихання екосистеми (ER) вимірювалися за допомогою прозорої і затемненої кубічної камери розміром 0,5 x 0,5 x 0,5 м (Халаїм, Вишеньська, 2012). Одночасно проводилося вимірювання температури та вологості повітря в системі за допомогою сенсору, а також вимірювання освітленості за допомогою люксметра

Ю – 116. Отримані дані в режимі реального часу через даталогер (Logger Pro 3) потрапляли на обробку в базу даних, з відповідним програмним забезпеченням LabPro Interface. Тривалість вимірювань складала 3 хв. для кожного параметру; вимірювання дихання ґрунту проводилось раз на місяць з березня по жовтень 2012 р. у бездошові дні з 9 до 15 години за методикою Жу та Шеррі (Zhou, Sherry et al., 2006). Вимірювання NEE та ER проводилось раз на місяць з травня по жовтень 2012 р. у сонячні дні з 8 до 12 години за методикою Хаксмана (Huxman, Cable, 2004).

Для оцінки дихання ґрунту та валової продуктивності розраховували показники зміни концентрації вуглекислого газу у повітрі з врахуванням температури повітря, площі поверхні ґрунту та об'єму камери розраховувався за формулою (Jasoni, Smith et al., 2005):

$$F_c = \frac{VP_{av}}{RS(T_{av} + 273)} \times \frac{dC}{dt},$$

де: F_c – це концентрація вуглекислого газу на одиницю площі на одиницю часу ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); V – об'єм повітря в системі, включаючи камеру (m^3); P_{av} – атмосферний тиск на момент вимірювань (кПа); R – константа ідеального газу ($8,314 \text{ J}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$); S – площа поверхні ґрунту накритего камерою (m^2); T_{av} – середня температура повітря на період вимірювань ($^{\circ}\text{C}$); dC/dt – кут нахилу лінійної апроксимації до графіку концентрацій CO_2 за певний проміжок часу. Показник валової продуктивності екосистеми (GEP) відображався як різниця між чистим екосистемним обміном (NEE) та диханням екосистеми (ER).

Синфітоіндикаційний аналіз. На основі авторської методики (Дідух, Плюта, 1994; Didukh, 2011) була проведена оцінка показників провідних екологічних факторів, що мають відповідні розмірності шкал: вологість ґрунту ($Hd = 23$ бали), змінність зволоження ($fH = 11$), аерація ґрунту ($Ae = 15$), кислотність ($Rc = 13$), сольовий режим ($Sl = 19$), вміст карбонатів ($Ca = 13$), мінеральних форм азоту ($Nt = 11$) в ґрунті, терморезим угруповань ($Tm = 17$), омброрезим ($Om = 23$), кріорезим ($Cr = 15$), континентальність ($Kp = 17$) клімату, а також ступінь освітленості ($Lc = 9$). Методика передбачає використання геоботанічних описів, де кожному виду присвоєно бальна оцінка, яка відображає середній показник амплітуди його відношення до провідних екологічних факторів та ступінь трапляння виду. Це виражається у формулі:

$$\gamma = \frac{k_1 m_1 + k_2 m_2 + \dots + k_n m_n}{m_1 + m_2 + \dots + m_n},$$

де: m_1, m_2, m_n – середнє значення амплітуди толерантності виду $1, 2, \dots, n$ відповідного фактору; k_1, k_2, k_n – коефіцієнти трапляння чи проективного вкриття відповідних видів.

Результати та їх обговорення. Природні умови полігону. Одним із факторів формування екосистем кримського узбережжя є сухий середземноморський субтропічний клімат, з теплою, багатою на опади короткою зимою, коли при високій зимовій температурі ($>1,5^{\circ}\text{C}$) ґрунти не промерзають, і тривалим сухим, навіть спекотним літом. Карадаг є одним із найпосушливіших районів Гірського Криму, де середня кількість опадів становить 406 мм, біля 5% яких випадає у вигляді снігу. При цьому прослідковується два виражених максимуми їх розподілу: ранньолітній (червень – липень), коли опади іноді випадають у вигляді злив, тому швидко випаровуються і не промивають ґрунт, та тривалий осінньо-зимовий.

Аналіз багаторічних даних показує, що середньорічна кількість опадів на Карадазі з 1920 по 2010 рр. характеризується трендом зростання від 330 до 430 мм, тобто зросла на 100 мм, як і по Україні в цілому (Добровольский, Никитин, 2000). При цьому навесні (березень – квітень) кількість опадів зростає, на початку літа (червень – липень) знижується, тому період «спокою» настає дещо раніше, в серпні – грудні – зростає. При цьому показники континентальності за 90 років характеризуються трендом до зниження від 170 до 160%, що викликано в основному підвищенням середньо зимових температур. Особливості ґрунтоутворення в цьому районі зумовлені двома потужними факторами – кліматом та рельєфом. Ґрунтові води залягають глибоко і не беруть участі у ґрунтоутворенні. Геологічну основу складають осадові породи – важкі глинисті сланці, на продуктах вивітрювання яких сформувалися коричневі ґрунти. Ці ґрунти елювіально-ілювіального типу, характеризуються важким механічним складом, сильно оглинені, мають високу насиченість обмінними основами (СП = 30 – 45 мг-екв.), високу здатність обміну, нейтральну реакцію (рН = 6,8 – 7,1). Для коричневих ґрунтів Карадагу характерні такі особливості: по-перше, спостерігається поступове зменшення вмісту гумусу вниз по профілю, по-друге, добре виражений горизонт накопичення карбонатів і широкий інтервал накопичення тонкодисперсних частинок, по-третє, реакція ґрунтового розчину у верхній частині профілю близька до нейтральної, в нижній слабо лужна (Добровольский, Никитин, 2000). Вибрана для досліджень ділянка представлена угрупованням саваноїдно-степового типу. Основу саваноїдів – ксеромезофітних однорічних злакових угруповань, що мають короткий період вегетації, формують *Dasypyrum villosum* (L.) P.Candargy та *Aegilops triuncialis* L. Основу степової рослинності утворює *Festuca valesiaca* Gaudin, а також *Teucrium chamaedrys* L. та *Galatella villosa* (L.) Rchb.f. Одними із провідних екологічних факторів їх розвитку є коливання вологості ґрунту та температури протягом року, тобто різка зміна гідротермічного режиму. Це спричинює зимову та літню перерву в розвитку рослин, а відтак сезонні та річні флуктуації, що проявляється на різних ознаках травостою. Різноманіття наявних на стаціонарі однорічників, що за життєвою стратегією відносяться до експлерентів, є важливим в плані проведення даного експерименту, оскільки вони швидко здатні реагувати на зміни зовнішнього середовища, хоча такі зміни й можуть мати флуктуаційний характер.

Відповідно до флористичної класифікації рослинності, угруповання належать до класу Festuco-Brometea союзу Veronici multifidae – Stipion ponticae Didukh 1983, ас. Eryngio-Stipetum ponticae Didukh 1983 (Дидух, 1983). Детальний опис та характеристика рослинності на початковому етапі експерименту наведено у нашій публікації (Дідух, Кузьманенко, 2013).

Кліматичні характеристики. Температурні показники 2011 р. суттєво відрізняються від багаторічних: максимальна температура липня досягала +36,6 °С, мінімальна в лютому –12,8 °С. Показник континентальності становив 181,6 %, тобто перевищував середній на 10 %, що характеризується збільшенням амплітуд між липневими та лютевими показниками. Протягом року на Карадазі випало 358,4 мм опадів, що становить 88 % від середньорічної норми. При цьому в лютому та березні опадів практично не випадало (що не характерно для цієї території), а в квітні випала двомісячна норма (70,5 мм). Однак, враховуючи достатнє насичення ґрунту вологою взимку, це майже не вплинуло на характер вегетації рослинного покриву. В цілому такий нерівномірний характер розподілу опадів протягом року суттєво впливає на відповідні гідротермічні показники.

Одним із найважливіших кліматичних характеристик є омброрежим, який відображає гумідність-аридність клімату і пов'язаний з кількістю опадів, їх стоком, випаровуванням, транспірацією, вологістю ґрунту і рівнем ґрунтових вод. В цілому цей в Україні становить від -600 до 0 мм, а для Карадага він дещо зміщений і в середньому становить $-637,2$ мм, тобто характеризує досить аридні умови.

Ще одним важливим показником, який має велике практичне значення для сільського господарства, є коефіцієнт зволоження (K). При $K > 1$ кількість опадів перевищує можливе при даній температурі їх випаровування, що характерно для гумідного клімату, а при $K < 1$ потенційна випаровуваність перевищує кількість опадів, що в умовах аридного клімату сповільнює чи навіть припиняє вегетацію рослин у літній період. У цілому для Карадага цей показник коливається від $0,19$ до $0,71$, тобто в досить широких межах, але він завжди нижче 1 і в середньому за 90 років він є постійним і становить $0,38$, що характерно для степового аридного клімату і свідчить про дефіцит літньої вологи. Відсутність тренду змін пояснюється тим, що поряд із збільшенням кількості опадів зростає середньорічна та середньозимова температура, що підвищує показник випаровуваності. Найнижчі показники коефіцієнта зволоження притаманні літнім місяцям, найвищі – зимовим. 2011 рік можна охарактеризувати як досить посушливий з контрастним розподілом показників температури та опадів, що важливо для забезпечення проведення експерименту і подальшої інтерпретації даних. Однак, 2012 р. виявився ще більш посушливим. При більш високій середньорічній температурі ($+12,8$ °C), річна кількість опадів становила $293,3$ мм, що становило 72 % від багаторічних показників.

Інші дослідження стосувалися безпосередніх вимірів відповідних кліматичних показників на ділянках полігону і характеризували стартовий стан експерименту.

Характеристики ґрунту та його складових. На кожній ділянці $2 - 3$ рази в місяць на горизонтах 5 і 10 см вимірювалися показники температури ґрунту, які для різних горизонтів були досить близькими і загальна закономірність їх змін зберігалася. В літній період вони були дещо вищі, ніж температура повітря, через низьке значення альbedo ґрунту. Період вегетації тривав з 12 квітня по 27 жовтня, лише 198 днів. Перехід температури ґрунту через $+5$ °C та $+10$ °C не було зафіксовано, бо це відбулося в квітні, а перехід через $+15$ °C відбувся відповідно 17 травня та 16 жовтня. Таким чином, літо тривало 152 дні (на 4 дні довше багаторічної норми) із запізненням по відношенню до показників повітря на 5 днів навесні та 8 днів восени. У жовтні почалося інтенсивне випадіння опадів, сума яких протягом місяця склала 102 мм (що становить 28 % від річної норми і є майже у 10 разів вища, ніж у вересні). Це позначилося на показниках вологості ґрунту, який на глибині до 60 см почав промочуватися з 10 жовтня, а з $12-17$ жовтня наситився вологою повністю по всьому профілю, що визначало характер весняної вегетації наступного року. У 2012 р. температура ґрунту по горизонтах 5 та 10 см піднялась вище $+15$ °C 14 травня, а понизилася нижче $+20$ °C 10 жовтня, тобто утримувалась протягом 150 днів. Максимальна температура була досягнута 23 липня на глибині 5 см і становила $+29,8$ °C, мінімальна – 2 березня ($+1,7$ °C). У $2011 - 2012$ рр. було зафіксовано, що показники вологості у верхньому та середньому ґрунтових горизонтах мають незначну відмінність (в межах 6 балів), в той час як у нижньому вона вища (7 балів). В цілому при збільшенні кількості опадів різниця між вологістю нижнього і верхнього горизонтів зменшується. При підвищенні кількості опадів на 20 % вологість ґрунту зростає на один бал (до $6,5 - 7,0$) балів, а при подальшому підвищенні опадів на $40 - 60$ % цей показник уже не збільшується, тому можна вважати, що відбувається до-

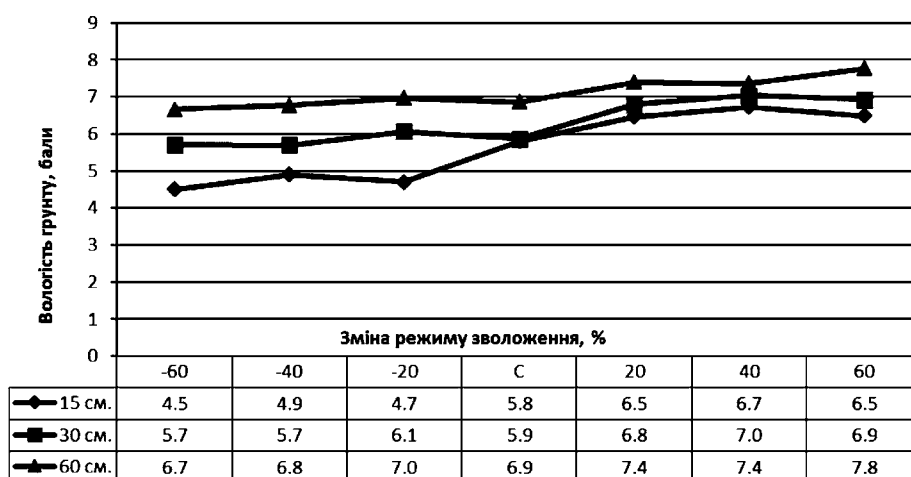


Рис. 1. Середньорічна зміна вологості ґрунту (в балах) на ділянках з різним режимом зволоження (2011 – 2012 рр.)

статне насичення водою ґрунту такого типу за рахунок нижнього горизонту, у якому вологість тримається на рівні 7,0 – 8,0 балів. Як видно з графіка (рис. 1), найбільше реагував на зміну опадів середній горизонт (до 1,3 бала), а найменше – нижній (0,5 – 1,0 бала); при цьому збільшення вологості на +60 % призводить до того, що нижній горизонт значно більше насичується водою і досягає показника середнього горизонту (табл. 1). При зниженні кількості опадів ситуація з вологістю ґрунтів змінюється зовсім інакше. Зокрема, спостерігається значне збільшення диференціації зволоження ґрунту по горизонтах (рис. 1). При цьому вологість нижнього та середнього горизонтів у 2011 р. знизилася на 0 – 0,7 бала, у 2012 р. – на 0,2 бала, а верхнього горизонту відповідно на 0,7 – 1,0 та 0,9 – 1,3 бала по відношенню до контролю, тобто досить суттєво. Таке «пересушення» верхнього горизонту, який реагує на модифікацію рівня опадів найбільше і де показник вологості опускається до 4,3 – 5 балів, суттєво впливає як на характер вегетації однорічників, коренева система яких розміщена саме у цьому горизонті, так і на інші характеристики, описані нижче.

Табл. 1. Відхилення (в балах) від контролю середніх значень вологості ґрунтів на різних глибинах у 2011 та 2012 рр. при зміні кількості опадів на ділянках

Глибина	15 см		30 см		60 см	
	2011	2012	2011	2012	2011	2012
Зміна опадів/рік						
+60 %	-1,0	-0,7	-1,0	-1,1	-0,7	-0,9
+40 %	-1,3	-0,9	-1,3	-1,2	-0,3	-0,5
+20 %	-1,0	-0,7	-1,3	-0,9	-0,7	-0,5
контроль	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
-20 %	1,0	1,1	-0,7	-0,2	0,0	-0,1
-40 %	0,7	0,9	0,0	0,2	0,0	0,2
-60 %	1,0	1,3	0,0	0,2	0,3	0,2

Мінеральні форми азоту (амонійний азот та нітрати). Концентрація мінеральних форм азоту у ґрунті аналізувалася на основі вмісту амонійного азоту та нітратів. Вміст амонійних форм азоту у зразках, відібраних перед початком експерименту (у березні 2011 р.) коливався у межах 32,51 – 60,44 мг/100 г ґрунту в поверхневому п'ятисантиметровому шарі, 22,69 – 63,49 мг/100 г ґрунту в серед-

ньому шарі (8–12 см) та 41,05 – 66,55 мг/100 г ґрунту на глибині 20 см. Це свідчить про те, що з глибиною кількість амонійного азоту зростала, що, можливо пов'язано із збільшенням вологості ґрунту, показники якої зростають у нижчих шарах (рис. 1). В кінці травня, тобто на початку експерименту, коли йшли дощі і температура поверхневого шару ґрунту була вища, ніж нижнього, кількість амонійного азоту у верхніх шарах була вищою, ніж у нижніх: поверхневий шар 8,29 – 15,14 мг/100 г ґрунту, середній 7,59 – 15,58 мг/100 г ґрунту, нижній 6,85 – 10,52 мг/100 г ґрунту.

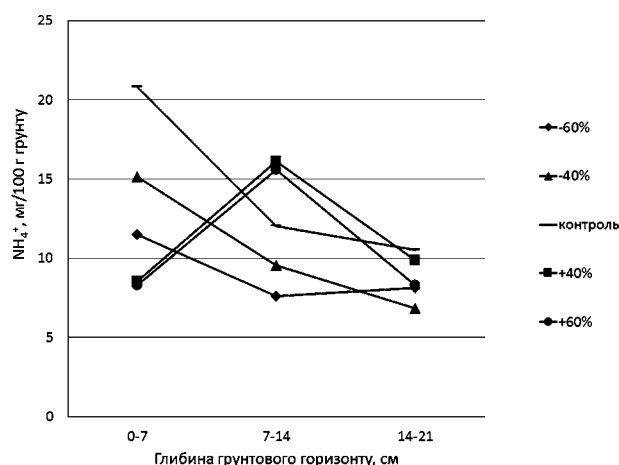


Рис. 2. Пошаровий розподіл кількості амонійного азоту у ґрунті ділянок з різним режимом зволоження, травень 2011 р.

Слід зазначити, що вже через місяць після початку експерименту (в кінці травня 2011 р.) характер розподілу амонійного азоту у зразках ґрунту з ділянок з різним режимом зволоження суттєво відрізнявся (рис. 2). Так, на ділянках з додатковим режимом зволоження (+60 та +40%) вміст амонійного азоту зростав з поверхневого шару до середнього, з максимумами 15,58 – 16,12 мг/100 г ґрунту, і спадав до нижнього шару. В контролі та від'ємних типах експерименту (–60, –40%) характер пошарового розподілу амонійного азоту був рівномірним з високим вмістом у верхніх шарах та з поступовим зменшенням до нижніх. Отже, можна припустити, що концентрація амонійного азоту залежать не стільки від вологості ґрунту, скільки від характеру проникнення води у нижчі шари, куди ці сполуки вмиваються. В нижчих щільних шарах ґрунту на початку експерименту ці показники були стабільними (6–85–10,52 мг/100 г ґрунту).

Річний характер динаміки вмісту амоній- та нітрат-іону у різних ґрунтових горизонтах на контрольній ділянці відображено на рис. 3 та 4. Характерним виявилось те, що на контрольній ділянці вміст NH_4^+ варіювався у незначних межах у верхньому шарі. Вміст нітратної форми азоту у ґрунті на контрольній ділянці протягом експериментального періоду (травень 2011 р. – червень 2012 р.) значно змінювався в залежності від сезону відбору зразків та глибини. Найбільший вміст нітрат-іону зафіксовано у листопаді 2011 р. у верхньому шарі ґрунту (0–4 см). Такий вміст нітратів у верхньому шарі ґрунту перевищує в 4 рази їх вміст на тій же ділянці у травні 2011 р. та в 1,7 рази – у червні 2012 р. (рис. 4).

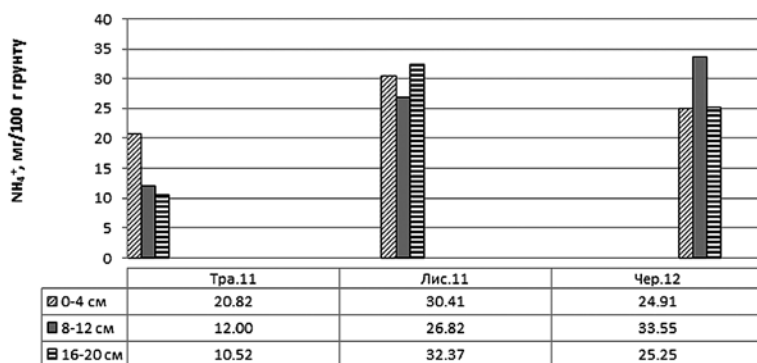


Рис. 3. Вміст амоній-іону, мг/100 г ґрунту, ділянка №7 (контроль)

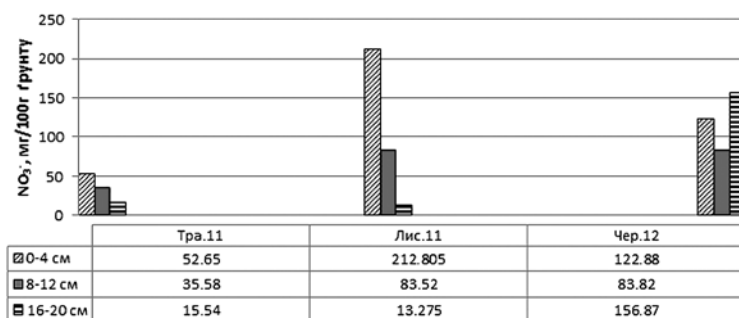


Рис. 4. Вміст нітрат-іону, мг/100 г ґрунту, ділянка №7 (контроль)

На ділянці з режимом опадів – 60 % концентрація амоній-іону зменшувалася з глибиною шару ґрунту наприкінці весни 2011 р., тоді як восени 2011 р. його вміст збільшився у 1,8 – 3,1 рази для різних шарів ґрунту, причому найбільш значущим є зростання у 3,1 рази у шарі 8–12 см. Вміст NH_4^+ у ґрунтових шарах влітку 2012 р. порівняно з аналогічним періодом 2011 р. зріс у 2,66, 5,22 та 1,96 рази. Вертикальний розподіл нітратів із зменшенням їх кількості вниз по профілю спостерігався лише у листопаді 2011 р., тоді як для травня 2011 р. та червня 2012 р. така закономірність була нечіткою. На ділянці з режимом екстремального зволоження +60 % вміст амоній-іону був у 2,1 – 3,7 рази вищий у різних товщах ґрунту у листопаді 2011 р. порівняно з травнем 2011 р. У червні 2012 р. вміст амоній-іону зріс в 2–3 рази, а найбільшу кількість нітрат-іону зафіксовано у травні 2011 р. та у червні 2012 р. у середньому шарі ґрунту (8–12 см).

Вміст органічного вуглецю в ґрунті. Загальний вміст органічного вуглецю в ґрунті на початку експерименту (травень 2011 р.) на всіх ділянках був майже однаковий. Змінюється він лише з глибиною, що є досить логічним: верхній шар найбільш багатий на вуглець (який поступає з відмиранням рослинної біомаси), а у нижньому шарі спостерігається найменша його кількість (рис. 5). У всіх ґрунтових горизонтах вміст вуглецю коливався незначно: від 3,9 до 4,5 % у верхньому, від 2 до 2,5 % у середньому та від 1,5 до 2 % у нижньому шарі. Такі дані свідчать про однотипність вихідних умов на початку експерименту і дають змогу стверджувати, що зміни у вмісті органічного вуглецю в майбутньому будуть спричинені саме модифікацією режиму зволоження, адже інші умови залишаються незмінними. Восени 2011 р., через півроку після початку експерименту,

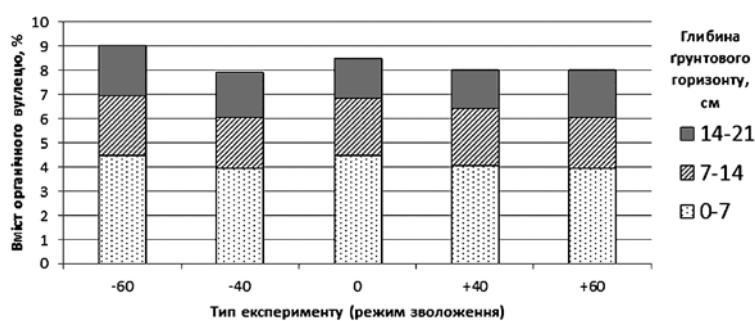


Рис. 5. Загальний вміст вуглецю в ґрунті на початку експерименту (травень 2011 р.)

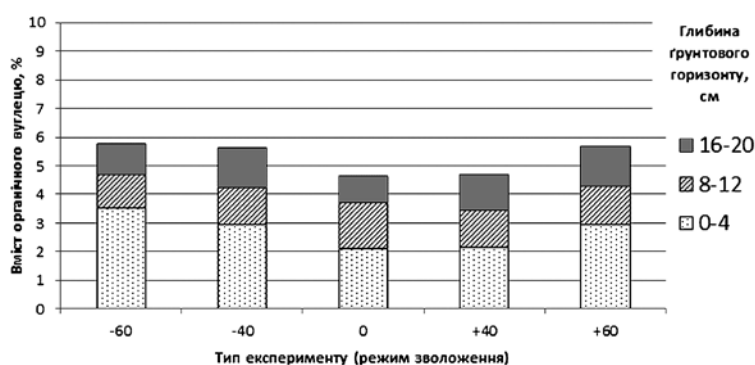


Рис. 6. Загальний вміст вуглецю в ґрунті у листопаді 2011 р.

загальний вміст вуглецю на всіх ділянках та по всіх шарах знизився (рис. 6). Зокрема, у верхньому шарі різниця становить 1,5–2,5%, у середньому – близько 1% та у нижньому – 0,7–1,2%. Таке загальне зменшення пов'язане з літньою активністю ґрунтової мікрофауни та мікробного комплексу, що спожили накопичений вуглець.

При збільшенні кількості вологи вміст вуглецю у верхніх шарах ґрунту зростає. Вірогідно, це спричинено тим, що при достатній або надлишковій кількості вологи органіка не висихає і не вивірюється, а залишається в приповерхневому шарі. Отже, досить очевидним є те, що кількість вуглецю на контрольній ділянці менша ніж на експериментальних. Але варто також звернути увагу на те, що верхній шар 0–4 см піддається впливу багатьох зовнішніх факторів, тому його репрезентативність щодо модифікації вологості в деякій мірі можна вважати відносною.

Показники дихання екосистеми. Динаміку вивільнення вуглекислого газу всіма компонентами екосистеми характеризує показник дихання екосистеми, який показує збільшення концентрації CO_2 у певному об'ємі повітря дослідної зони за умов відсутності фотосинтезу. Як видно з рис. 7, найбільш інтенсивне екосистемне дихання було зафіксовано у травні та липні 2012 року. В цілому дихання екосистеми мало помірний кореляційний зв'язок з рівнем опадів ($r = 0,51$, $p < 0.0001$).

Показник дихання ґрунту, який відображає інтенсивність вивільнення вуглекислого газу в процесі дихання кореневої маси рослин та мікроорганізмів, у період з березня по жовтень 2012 р. також показав помірну залежність від зміни

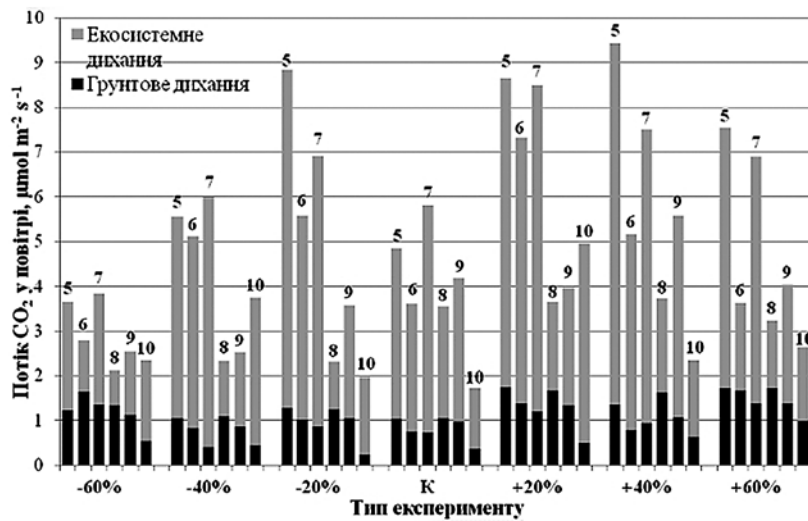


Рис. 7. Динаміка екосистемного та ґрунтового дихання на дослідних ділянках в 2012 році, $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

Примітки: 5 – травень, 6 – червень, 7 – липень, 8 – серпень, 9 – вересень, 10 – жовтень

рівня опадів на дослідних ділянках ($r=0,54$, $p<0.0001$). Як видно з рис. 7, найвищі рівні ґрунтового дихання було відмічено на ділянках з типом експерименту +60%; найнижчі рівні – на ділянках –40%. Найбільшою інтенсивністю дихання ґрунту характеризувалось в квітні; другий пік інтенсивності ґрунтового дихання прийшовся на серпень (рис. 7).

В цілому можна побачити, що залежність між динамікою загального дихання ґрунту та змінами рівня опадів на даному етапі досліджень виглядає нелінійною. Рівень ґрунтового дихання підвищується з підвищенням кількості вологи, що потрапляє на ділянки, але при цьому режим +20% в деякі місяці сприяє більшої інтенсивності дихання ніж режим +40%. За досліджуваний період ґрунтове дихання складало в середньому від 21% від дихання екосистеми (контрольні ділянки) до 43% (тип експерименту –60%). Найбільша доля ґрунтового дихання в екосистемному спостерігалась у серпні та вересні 2012 р., коли дослідні ділянки характеризувались невисокою продуктивністю.

Видовий склад та продуктивність фітоценозу. Зміни у видовому складі та ступені трапляння видів. Видовий склад ділянок стаціонару нараховує 82 види судинних рослин, які належать до 62 родів і 20 родин, що складає 4:3:1. Головну частину родинного спектра представляють Fabaceae (18 видів), Asteraceae (14), Poaceae (16), Brassicaceae (6), Lamiaceae (5), Apiaceae (3), Rubiaceae (3), Liliaceae (2), Caryophyllaceae (3), Rosaceae (3). Перші три родини складають 58,5% видів флори, що зафіксовано на стаціонарі. Відмітимо, що родина Fabaceae займає перше місце в ценофлорах Південного берега Криму (ялівцеві рідколісся, фісташники і саваноїди, що сформовані на місці цих рідколіс) (Дидух, 1983). Число родин, представлених одним видом, – 10, тобто половина від загальної кількості. Такий спектр нетиповий для степів і притаманний для середземноморських флор. Найбільшою кількістю видів характеризуються середземноморські родини Fabaceae: *Medicago* – 4 і *Vicia* – 4 види. Досить високим є співвідношення терофітів до гемікриптофітів (0,7 – 1,9: 1), а в середньому 40: 33 > 1. Відношення гемікриптофітів до загального числа видів на ділянках коливається від 28,6 до 53,7%. Показники свідчать про те, що дані угруповання ще далекі від клімаксо-

вого (стійкого) стану. Підтвердженням є співвідношення родини Brassicaceae (де переважають однорічники) до Poaceae (гемікриптофіти) = 2,7: 1.

Хоча полігон і представляє собою саваноїдно-степові угруповання, однак, на окремих ділянках їх видовий склад досить відрізняється від типових. Порівняння весняних та літніх показників ступеню трапляння дало можливість оцінити зміну ступеня трапляння протягом 2011 р. та їх максимумами. Весняним максимумом трапляння характеризуються, в основному, дрібні ефемери та геофіти: *Cardamine hirsuta* L., *Lathyrus cicera* L., *Leopoldia comosa* (L.) Parl., *Trigonella fisheriana* Ser., *T. gladiata* Steven ex M.Bieb., *Veronica hederifolia* L. З настанням літа ці види закінчують цикл розвитку і переходять у стан спокою, поступаючись місцем видам, що починають розвиток пізніше. Літній максимум мають, з одного боку, більш великі за розмірами однорічники, які на початку червня досягають піку свого розвитку (*Aegilops triuncialis*, *Dasypyrum villosum*, *Trifolium campestre* Schreb., *T. leucanthum* M.Bieb., *Xeranthemum cylindraceum* Sibth. & Smith) та багаторічники, що поступово розростаються, займаючи вивільнене місце після закінчення вегетації ранньовесняних видів (*Galatella villosa*, *Dactylis hispanica* Roth, *Eryngium campestre* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Medicago falcata* L. aggr., *Plantago lanceolata* L., *Seseli tortuosum* L., *Teucrium chamaedrys* та ін.).

Був також відмічений вплив режиму зволоження на річну зміну коефіцієнту трапляння деяких видів порівняно з початковими (Дідух, Кузьманенко, 2013) значеннями. Зокрема, високий ступінь кореляції трапляння з режимом зволоження відмічено у *Medicago minima* (L.) Bartal., *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb., *Dactylis hispanica*, *Falcaria vulgaris*, *Achillea nobilis* L. Також позитивно відреагували, хоча і в меншій мірі, багаторічні трави, що формують куртини – *Teucrium chamaedrys* та *Galatella villosa*. При цьому види-ефемери середземноморських ксеротермних угруповань саваноїдного типу (*Trifolium campestre*, *Aegilops triuncialis*, *Dasypyrum villosum*) навіть дещо зменшили свій ступінь трапляння при зміні режиму зволоження від крайніх негативних до крайніх позитивних значень. Це підтверджує гіпотезу про те, що з аридизацією клімату, зростання нерівномірності зволоження все більшу роль в рослинності Криму буде відігравати середземноморський блок видів-ефемерів, а у випадку рівномірного зростання рівня опадів до відповідної межі, навпаки, будуть формуватися степові ценози багаторічних полікарпиків.

В той же час, біологічною ознакою, що найшвидше реагує на зміни зволоження, є кількісні ценотичні характеристики (висота та надземна біомаса травостою). Середній запас рослинної біомаси на полігоні у 2011 р. становив 1073,4 г/м², з яких 330,1 г/м² (30,8%) припадає на надземну зелену частину, 335,6 г/м² (31,3%) на опад, та 407,7 г/м² (38,0%) на підземну фракцію. Показники запасу надземної фітомаси приблизно дорівнює значенням для степової рослинності Карадага, отриманим раніше (Кузнецова, Кузнецов, 2002). Через рік після початку експерименту, у червні 2012 р., спостерігався значний вплив модифікації кількості опадів на чисту первинну продуктивність, а саме значення первинної продуктивності позитивно корелювали ($r^2=0,42$; $p=0,001$) з кількістю опадів, що потрапляли на ділянки. Причому активно реагував на зміну кількості опадів річний приріст зеленої надземної маси, в той час як залежності приросту коренів від зміни кількості опадів у перший рік експерименту майже не спостерігається (рис. 8).

Середня валова продуктивність екосистеми, що оцінюється за ступенем інтенсивності асиміляції CO₂, рослинністю, в період з травня по жовтень 2012 р. мала помірний позитивний зв'язок зі рівнями модифікації зволоження ($r=0,7$, $p<0,0001$). Найбільші значення валової продуктивності екосистеми спостеріга-

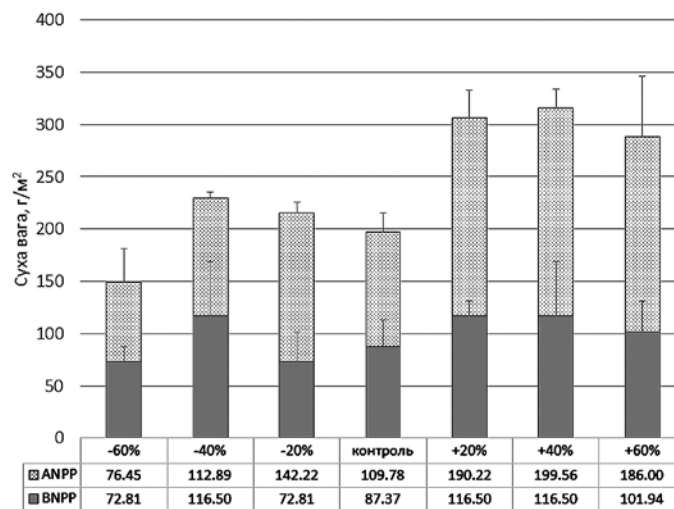


Рис. 8. Значення чистої первинної продукції (ЧПП) на ділянках з різним режимом зволоження у 2012 р. (ANPP – ЧПП надземної частини; BNPP – ЧПП підземної частини)

лись на ділянках з підвищеним рівнем опадів; серед місяців найбільш продуктивним був травень, найменша продуктивність спостерігалась у жовтні. Розрахована на основі середньомісячних даних за травень-жовтень 2012 р. середньорічна валова продуктивність екосистеми мала позитивний кореляційний зв'язок з річною чистою первинною продуктивністю екосистеми на рівні $r=0,84$ ($p=0,01$).

Синфітоіндикаційний аналіз. З метою оцінки залежності між факторами та рослинними угрупованнями було використано методику синфітоіндикації з наступним застосуванням методу непрямой ординації та кластерного аналізу. Встановлено, що хоча зміна показників відбувалася у вузьких діапазонах (фактично не перевищувало одного бала), проте і в цьому випадку спостерігалась кореляція між показниками певних факторів. Так, прямолінійна залежність відмічена між зміною термо- і кріорежиму, вмістом азоту і вологості ґрунту, континентальності і кислотності ґрунтів, зворотньолінійна між сольовим режимом та вологістю, кислотністю та вологістю ґрунтів, бо чим більше випаровується вологи, тим більше концентрація солей у ґрунті, а відтак вищі показники рН. Порівняння за середніми значеннями екологічних факторів ділянок показали, що останні не мають якогось закономірного розташування. Ступінь їх подібності мала високий ($<3,0$) показник Linkage Distance. Це означає, що ділянки досить подібні і на обраному полігоні немає суттєвих градієнтів змін екофакторів, а такі зміни мають флуктуаційний характер. Всі фактори мають високий ступінь подібності весняних і літніх значень ($<2,0$ Linkage Distance). Аналіз закономірностей розподілу угруповань за відношенням до зміни показників екофакторів показав, що останні поділені на три групи: 1) аерація, вміст азоту та змінність зволоження; 2) сольовий режим, кислотність, вміст карбонатів, вологість ґрунту та освітленість ценозу; 3) кліматичні фактори. Саме зміна показників цих трьох груп факторів визначатиме характер зміни рослинного покриву в експерименті.

Фенологічна характеристика угруповань. Фенологічні спостереження за окремими видами і угрупованнями у цілому дозволяють оцінити кліматичні особливості конкретних років та динаміку клімату у різні роки (Голубев, Миронова, 1989). За тривалістю фенофази цвітіння види поділялись на короткоцвітуючі, у котрих цвітіння триває до одного місяця; середньоквітуючі – цвітіння від одного

до двох місяців; та довгоквітуючі, що квітували понад два місяці. Процес цвітіння почали фіксувати з кінця березня. Першими з зафіксованих видів у третій декаді березня (28.03.11) цвіли *Thlaspi perfoliatum* L. і *Taraxacum erythrospermum* Andr. На початку квітня почали цвісти *Alyssum hirsutum* M.Bieb. (8.04.11), *Lamium amplexicaule* L. (3.04.11), *Myosotis incrassata* Guss. (11.04.11). Максимум видів, що зацвітали, відмічений у першій та третій декаді травня, найбільша кількість видів, що квітують і відцвітають, припадає на третю декаду травня і першу декаду червня, що характеризує еколого-фенологічний оптимум даних рослинних угруповань. Закінчується цвітіння у більшості видів у кінці червня, проте для невеликої кількості видів (5–8) воно може продовжуватися до листопада (*Consolida regalis* S.F. Grey, *Galatella linosyris* (L.) Rchb.f., *G. villosa*, *Seseli tortuosum*) (табл. 2). У складі ритмологічних типів цвітіння у рослинному покриві на стаціонарі домінують пізньовесняно-ранньолітньоквітуючі види (25), які квітують у травні-червні. На другому місці стоять середньо-пізньовесняноквітуючі (13); третє місце належить пізньовесняноквітуючим (12). Значною у складі травостою є присутність ранньо-середньолітньоквітуючих видів (9) і пізньовесняно-середньолітньоквітуючих (5). Таким чином, більше половини (59 видів, 62%) відцвітають до липня, що характерно для вторинних різнотравно-злакових ксерофітних угруповань перелогового та постпасквального типу.

Табл. 2. Динаміка цвітіння видів на ділянках стаціонару у 2011 р.

Місяць	Декада	Кількість видів		
		зацвітаючих	квітучих	відцвітаючих
Березень	1			
	2			
	3	3	3	
Квітень	1	2	5	
	2	4	9	
	3	8	17	1
Травень	1	14	30	1
	2	11	40	9
	3	17	48	16
Червень	1	8	40	17
	2	-	23	6
	3	2	19	4
Липень	1	3	18	5
	2	2	15	5
	3	2	12	5
Серпень	1	1	8	-
	2	1	7	-
	3	1	8	1
Вересень	1	-	8	1
	2	1	8	-
	3	-	8	1
Жовтень	1	1	8	1
	2	-	7	-
	3	-	7	2
Листопад	1	-	5	-
	2	-	5	1
	3	-	4	4
Грудень	1			

За ритмами вегетації на всіх ділянках переважали види з середньозимово-літньо-ранньозимовою (1 – 12) або цілорічною вегетацією. На основі аналізу ритмологічної структури угруповань для подальших багаторічних спостережень було запропоновано 16 видів з числа масових, що зустрічаються на всіх або на великій кількості ділянок. Серед них короткоживучі ефемери із родини Fabaceae (*Lathyrus cicera*, *L. sphaericus* Retz., *Medicago minima*, *Trifolium leucanthum*, *T. campestre*, *Vicia cordata* Wulfen ex Hoppe) та інші однорічники (*Xeranthemum cylindraceum*), оскільки внаслідок їх короткого життєвого циклу очікується, що вони швидко відреагують на зміну умов середовища; полікарпіки *Achillea nobilis*, *Cardaria draba* (L.) Desv., *Falcaria vulgaris*, *Galatella villosa*, *Limonium platyphyllum*, *Scorzonera mollis* M. Bieb., *Seseli tortuosum* L., *Tragopogon dasyrhyinchus* Artemcz., які, в свою чергу, можуть продемонструвати характер пристосувань.

Висновки

Моніторинг кліматичних параметрів показав, що за вегетаційний період 2011 – 2012 рр. максимальна температура ґрунту становила +29,8°C (23 липня 2012 р.), а мінімальна – +1,7°C (2 березня 2012 р.). Значення температурних показників на глибинах 5 та 10 см відрізнялись незначно, істотної різниці температур ґрунту на ділянках з різним рівнем зволоження не спостерігалось. Загальна сума опадів у місці розташування полігону у 2011 р. становила 358,4 мм, а у 2012 р. – 293,3 мм, що становить 88 і 72% багаторічної норми відповідно.

У перший же місяць від початку експерименту відбулася значна зміна вмісту амонійного азоту в ґрунті ділянок з різним типом експерименту: за додаткового режиму зволоження (+60 та +40%) вміст амонійного азоту зростав з поверхневого шару до середнього, і спадав до нижнього шару. В контролі та від'ємних типах експерименту (–60, –40%) характер пошарового розподілу амонійного азоту був рівномірним з високим вмістом у верхніх шарах та з поступовим зменшенням до нижніх. Річна динаміка вмісту амонію та нітратів на контрольній ділянці показала загальне зростання, із значними коливаннями по горизонтах.

Через півроку після початку експерименту загальний вміст вуглецю на всіх ділянках та по всіх шарах знизився. Зокрема, у верхньому шарі різниця становить 1,5 – 2,5%, у середньому – близько 1% та у нижньому – 0,7 – 1,2%. При збільшенні кількості вологи вміст вуглецю у верхніх шарах ґрунту зростає.

Значення дихання ґрунту підвищується із зростанням кількості вологи, що потрапляє на ділянки, але при цьому режим «+20%» в деякі місяці сприяє більшій інтенсивності дихання, ніж режим «+40%». В цілому, можна говорити про нелінійний характер залежності цього показника від режиму зволоження.

Чиста первинна продуктивність екосистеми у перший рік експерименту показала позитивний кореляційний зв'язок з режимом зволоження ($r^2=0,42$; $p=0,001$). Більша залежність відмічена для зеленої надземної маси, в той час як приріст кореневої маси майже не відреагував на зміну кількості опадів.

Валова продуктивність екосистеми в період з травня по жовтень 2012 р. мала помірний позитивний зв'язок зі рівнями модифікації зволоження ($r^2=0,48$; $p=0,002$). Валова продуктивність екосистеми зростала з підвищенням рівня опадів; серед місяців вегетаційного періоду найбільш продуктивним був травень, найменша продуктивність спостерігалась у жовтні.

Максимум видів, що зацвітають, відмічений у першій та третій декаді травня, найбільша кількість видів, що квітуть і відцвітають, припадає на третю декаду травня і першу декаду червня, котрі і є еколого-фітоценотичним оптимумом досліджуваних рослинних угруповань. Закінчувалось цвітіння у більшості

видів у кінці червня, проте для невеликої кількості видів (5–8) воно могло тривати до листопада (*Consolida regalis*, *Galatella linoisyris*, *G. villosa*, *Seseli tortuosum*). У всіх досліджених угрупованнях за ритмами вегетації домінуючим типом є середньозимово-літньо-ранньозимовий (1–12) або тип рослин цілорічною вегетацією.

Синфітоіндикаційний аналіз виявив пряmlinійну залежність між зміною термо- і кріорежиму, вмістом азоту і вологості ґрунту, континентальності і кислотності ґрунтів, зворотньолинійну – між сольовим режимом та вологістю, кислотністю та вологістю ґрунтів.

Подяки Дослідження виконані у рамках проекту «Нелінійна реакція степів України на зміну кількості опадів» за грантом Фонду цивільних досліджень США (CRDF) та Державного комітету України з питань науки, інновацій та інформатизації UKG1–2967-KV09. Колектив авторів висловлює щирі подяки канд.біол. наук, с.н.с. Л.П. Мироновій за допомогу в організації і проведенні фенологічних спостережень.

Література

- Голубев В.Н., Миронова Л.П. Растительность. Эколого-биологическая структура растительных ассоциаций // Природа Карадага. – К.: Наук. думка, 1989. – С.117–158.
- Дідух Я. П. Опыт классификации ксерофильной полукустарничковой и травянистой растительности Горного Крыма // Ботан. журн. – 1983. – 68, №11. – С. 1456–1466.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
- Дідух Я.П., Кузьманенко О.Л. Реакція трав'яних угруповань на штучну зміну кількості опадів у Карадазькому природному заповіднику: вихідний стан експерименту // Укр. бот. журн. – 2013. – 70, №1. – С. 3–15.
- Добровольський Г.В., Никитин Е.Д. Сохранение почв как незаменимого компонента биосферы: функционально-экологический подход. – М.: Наука, 2000. – 185 с.
- Кузнецова Е.Ю., Кузнецов С.А. Структура и продуктивность степных фитоценозов Карадага // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана / Сб. науч. трудов. – 2002. – Вып. 12. – С. 148–152.
- Мовсисян Е.М. Новый метод определения органического углерода в почве (гумуса) при помощи бертолетовой соли. – Ереван, 1939. – 84 с.
- Національний стандарт України «Визначення органічного вуглецю сульфохромним окислюванням». – К., 2007. – 4 с.
- Практикум по агрохимии: Учеб. пособие. – 2-е изд., перераб. и доп. / Под ред. Акад. РАСХН В.Г.Минеева. – М.: Изд-во МГУ, 2001. – 689 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований / отв. ред. Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1974. – 404 с.
- Сергієнко І.В., Гупал А.М. Індуктивна математика // Вісн. НАН України. – 2002. – № 5. – С. 19–25.
- Халаїм О. О., Вишенська І. Г. Особливості добової динаміки екосистемних потоків вуглецю степових угруповань південно-східного Криму // Наукові записки НаУКМА. Серія Біологія та екологія. – 2012. – Т. 132. – С. 48–54.
- Didukh Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. – Kyiv: Phytosociocentre. – 2011. – 300 с.
- Huxman T.E., Cable J.M., Ignace D.D. et al. Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semi-arid grassland: the role of native versus non-native grasses and soil texture // Oecologia. – 2004. – 141. – P. 295–305.
- Jasoni R.L., Smith S.D., Arnone J.A. Net ecosystem CO₂ exchange in Mojave Desert shrublands during the eighth year of exposure to elevated CO₂ // Global Change Biology. – 2005. – 11. – P. 749–756.
- Kent M., Coker, P. Vegetation Description and Analysis – A Practical Approach. – New York: John Wiley & Son, 1992. – 363 pp.
- Steen E. Variation of root growth in a grass ley studied with a mesh bag technique // Swed. J. Agric. Res. – 1984. – V. 14. – P. 93–97.

Zhou X.Y., Sherry R.A. *et al.* Main and interactive effects of warming, clipping, and doubled precipitation on soil CO₂ efflux in a grassland ecosystem // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2006. – V. 20. – GB1003, doi:10.1029/2005GB002526

Реакция травянистых сообществ юго-восточного Крыма (Карадагский природный заповедник) на изменение количества осадков в начальных стадиях эксперимента. Я.П. Диду́х, И.Г. Вишенская, А.О. Халаим, О.Л. Качалова, В.А. Лапченко, Е.В. Лапченко, Е.Л. Заец, В.В. Иванык. В статье приводится анализ реакции травянистых сообществ Юго-восточного Крыма на изменение количества осадков в шести типах эксперимента и контроле на первом в Восточной Европе опытном стационаре по искусственной модификации осадков на территории Карадагского природного заповедника. Показаны изменения видового состава, экосистемного и почвенного дыхания, состава почвы и других показателей углеродного цикла в ответ на модификацию количества осадков.

Ключевые слова: травянистые сообщества, изменение режима осадков, углеродный цикл

Responses of southeastern Crimean grasslands (in Karadag Nature Reserve) to altered precipitation at initial stage of manipulative experiment. Ya.P. Didukh, I.G. Vyshenska, O.O. Khalaim, O.L. Kachalova, V.A. Lapchenko, E.V. Lapchenko, O.L. Zaiets, V.V. Ivanyk. Responses of grassland communities in southeastern Crimea to altered precipitation were analyzed for 6 types of experiment and the control plots at the first in Eastern Europe experimental site in Karadag Nature Reserve. The changes in species composition, ecosystem and soil respiration, soil content and other carbon cycle parameters in response to modification of precipitation are presented.

Keywords: Grasslands, Altered Precipitation, Carbon Cycling

НАЗЕМНАЯ ФАУНА

УДК 595.44 (477.75)

*Н.М. Ковблюк¹, канд. биол. наук, доц., В.А. Гнелица², канд. биол. наук, доц.,
А.А. Надольный³, канд. биол. наук, З.А. Кастрыгина¹, асп.*

КОНТРОЛЬНЫЙ СПИСОК ПАУКОВ (ARACHNIDA, ARANEI) КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Приводится контрольный список 339 видов пауков, обнаруженных на Карадаге. В публикуемом здесь списке 30 видов впервые приводятся для Карадагского природного заповедника, 8 видов – впервые для Крыма, 4 – впервые для Украины, 2 – впервые для территорий бывшего Советского Союза. Карадаг занял первое место среди всех заповедников Украины по количеству зарегистрированных видов пауков. Для 108 видов приводятся фотографии.

Ключевые слова: пауки, Карадаг, Крым, локальная фауна, контрольный список.

Первые сведения о видовом составе пауков Карадага содержатся в отчете В.А. Брагиной (1984), отметившей здесь 83 вида, из которых было идентифицировано только 76. Годом позже была опубликована таксономическая статья с указанием с территории заповедника ещё одного вида пауков (Уточкин, 1985). Исследования пауков Карадагского заповедника возобновились после двадцатилетнего перерыва в 2000-х годах стараниями авторов данного сообщения. Новые данные о видовом составе пауков Карадага были опубликованы в 33 работах (Гнелица, 2004; Ковблюк, 2004, 2005, 2006, 2008, 2009; Marusik et al., 2005; Gnелitsa, 2006, 2007; Ковблюк, Кукушкин, 2007, 2009; Kovblyuk, Nadolny, 2008, 2009, 2010, 2011; Ковблюк и др., 2008а,б, 2009, 2010; Kovblyuk, Tuneva, 2009; Marusik et al., 2009; Nadolny, Kovblyuk, 2010, 2011; Kovblyuk, Kastrygina, 2011, 2012; Кастрыгина, Ковблюк, 2012; Ковблюк, Надольный, 2012; Мустафаев, Ковблюк, 2012; Kovblyuk et al., 2012, 2014; Nadolny et al., 2012; Kastrygina, Kovblyuk, 2013, 2014). Кроме того, информация о новых интересных находках была помещена в материалы Летописи природы Карадагского природного заповедника, но пока не опубликована. Когда количество видов пауков, найденных на территории заповедника, превысило три сотни, и стало ясно, что Карадаг обладает самым разнообразным видовым составом пауков среди всех заповедников Украины, назрела необходимость в обобщении полученных данных в виде монографии. В ходе работы над монографией возникла необходимость перепроверить ряд видов, а также идентифицировать экземпляры, которые ранее определить не удалось. В результате список видов Карадага пополнился. Поскольку работа над монографией по паукам Карадага затянулась, считаем целесообразным опубликовать имеющийся на сегодня список видов. Таким образом, цель данной работы – представить данные о видовом разнообразии пауков Карадагского природного заповедника.

¹ Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, г. Симферополь, РФ.

² Сумской государственной педуниверситет им. А.С.Макаренка, г. Сумы, Украина.

³ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О.Ковалевского РАН», г. Севастополь, РФ.

Материал и методы. В списке видов приняты такие обозначения: ? – указание вида с территории Карадагского природного заповедника основано на литературных данных и нами не подтверждено; * – вид отмечается впервые для Карадагского природного заповедника; ** – вид отмечен впервые для Крыма; *** – вид отмечен впервые для Украины; **** – вид впервые отмечен для территорий бывшего Советского Союза.

Результаты. Список видов пауков Карадагского природного заповедника.

Семейство AGELENIDAE

Род *Agelena* Walckenaer, 1805

1. *Agelena orientalis* C.L. Koch, 1837 (рис. 1)

Род *Maimuna* Lehtinen, 1967

2. *Maimuna vestita* (C.L. Koch, 1841) (рис. 2)

Род *Tegenaria* Latreille, 1804

3. *Tegenaria agrestis* (Walckenaer, 1802) (рис. 3)

4. *Tegenaria domestica* (Clerck, 1757) (рис. 4)

5. *Tegenaria lapicidinarum* Spassky, 1934 (рис. 5)

Семейство AMAUROBIIDAE

Род *Amaurobius* C.L. Koch, 1837

6. *Amaurobius erberi* (Keyserling, 1863) (рис. 6)

7. *Amaurobius strandi* Charitonov, 1937 (рис. 7)

Семейство ARANEIDAE

Род *Aculepeira* Chamberlin et Ivie, 1942

8. *Aculepeira armida* (Savigny et Audouin, 1826) * (рис. 8)

Род *Agalenatea* Archer, 1951

9. *Agalenatea redii* (Scopoli, 1763) (рис. 9)

Род *Araneus* Clerck, 1757

10. *Araneus angulatus* Clerck, 1757

11. *Araneus diadematus* Clerck, 1757 (рис. 10)

12. *Araneus grossus* (C.L. Koch, 1844)

Род *Araniella* Chamberlin et Ivie, 1942

13. *Araniella cucurbitina* (Clerck, 1757)

14. *Araniella inconspicua* (Simon, 1874)

15. *Araniella opisthographa* (Kulczynski, 1905)

Род *Argiope* Savigny et Audouin, 1826

16. *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) (рис. 11)

17. *Argiope lobata* (Pallas, 1772) (рис. 12)

Род *Cercidia* Thorell, 1869

18. *Cercidia prominens* (Westring, 1851)

Род *Cyclosa* Menge, 1866

19. ? *Cyclosa conica* (Pallas, 1772)

20. *Cyclosa sierrae* Simon, 1870 (рис. 13)

Род *Gibbaranea* Archer, 1951

21. *Gibbaranea bituberculata* (Walckenaer, 1802) (рис. 14)

22. *Gibbaranea gibbosa* (Walckenaer, 1802)

23. *Gibbaranea ullrichi* (Hahn, 1835)

Род *Larinioides* Caporiacco, 1934

24. *Larinioides folium* (Schranck, 1803) (рис. 15)

25. *Larinioides ixobolus* (Thorell, 1873)

Род *Mangora* O. P.-Cambridge, 1889

26. *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802) (рис. 16)

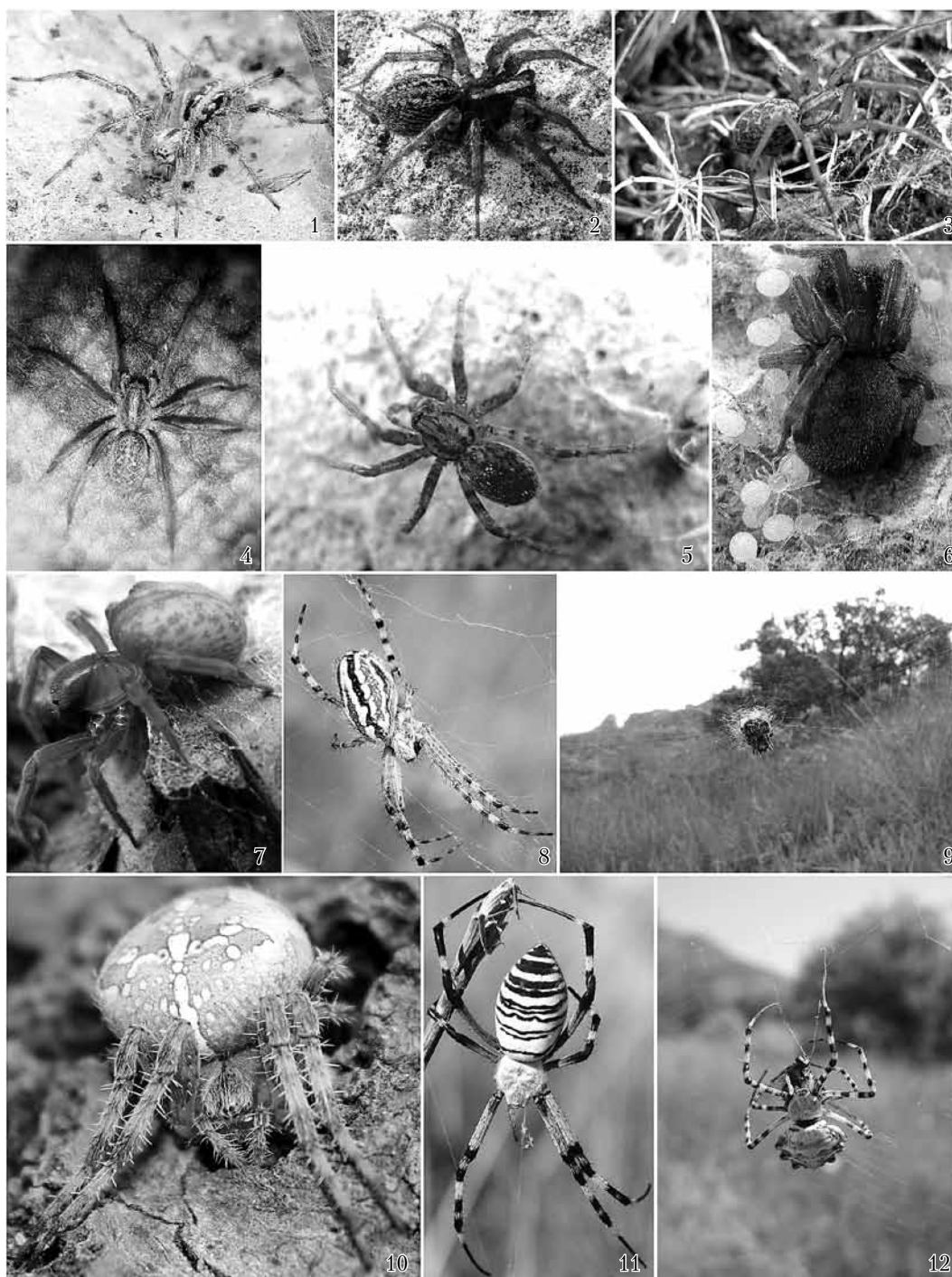


Рис. 1 – 12*: 1 – самка *Agelena orientalis* (фото А.А. Надольного); 2 – самка *Maimuna vestita* (фото А.А. Надольного); 3 – *Tegenaria agrestis* (фото Н.М. Ковблюка); 4 – самка *Tegenaria domestica* (фото Е.А. Кушнера); 5 – субадультный самец *Tegenaria lapicidinarum* (фото Н.М. Ковблюка); 6 – самка *Amaurobius erberi* (фото Н.М. Ковблюка); 7 – самка *Amaurobius strandi* (фото Н.М. Ковблюка); 8 – самка *Aculepeira armida* (фото А.А. Надольного); 9 – самка *Agalenatea redii* (фото Н.М. Ковблюка); 10 – самка *Araneus diadematus* (фото А.А. Надольного); 11 – самка *Argiope bruennichi* (фото А.А. Надольного); 12 – самка *Argiope lobata* (фото М.М. Бескаравайного)

- Род **Neoscona** Simon, 1864
27. *Neoscona adianta* (Walckenaer, 1802) (рис. 17)
28. *Neoscona subfusca* (C.L. Koch, 1837) (рис. 18)
- Род **Nuctenea** Simon, 1864
29. *Nuctenea umbratica* (Clerck, 1757) (рис. 19)
- Род **Zilla** C.L. Koch, 1834
30. *Zilla diodia* (Walckenaer, 1802) (рис. 20)
- Семейство АТYPIDAE
- Род **Atypus** Latreille, 1804
31. *Atypus muralis* Bertkau, 1890 (рис. 21)
- Семейство CHEIRACANTHIDAE
- Род **Cheiracanthium** C.L. Koch, 1839
32. *Cheiracanthium elegans* Thorell, 1875 (рис. 22)
33. *Cheiracanthium mildei* L. Koch, 1864 (рис. 23)
34. *Cheiracanthium pelasgicum* (C.L. Koch, 1837) *
35. *Cheiracanthium punctorium* (Villers, 1789) (рис. 24)
- Семейство CLUBIONIDAE
- Род **Clubiona** Latreille, 1804
36. *Clubiona mykolai* Mikhailov, 2003
- Семейство CORINNIDAE
- Род **Paratrachelas** Kovblyuk et Nadolny, 2009
37. *Paratrachelas maculatus* (Thorell, 1875)
- Род **Phrurolithus** C.L. Koch, 1839
38. *Phrurolithus festivus* (C.L. Koch, 1835)
39. *Phrurolithus pullatus* Kulczy ski in Chyzer et Kulczynski, 1897
- Род **Trachelas** L. Koch, 1866
40. *Trachelas minor* O. P.-Cambridge, 1872
- Семейство DICTYNIDAE
- Род **Altella** Simon, 1884
41. *Altella lucida* (Simon, 1874) **
- Род **Archaeodictyna** Caporiacco, 1928
42. *Archaeodictyna consecuta* (O. P.-Cambridge, 1872) *
- Род **Dictyna** Sundevall, 1833
43. *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758)
44. *Dictyna latens* (Fabricius, 1775)
- Род **Lathys** Simon, 1884
45. *Lathys humilis* (Blackwall, 1855)
46. *Lathys lehtineni* Kovblyuk, Kastrygina, Omelko, 2014
47. *Lathys stigmatisata* (Menge, 1869)
- Род **Nigma** Lehtinen, 1967
48. *Nigma walckenaeri* (Roewer, 1951)
- Род **Scotolathys** Simon, 1884
49. *Scotolathys simplex* Simon, 1884
- Семейство DYSDERIDAE
- Род **Dysdera** Latreille, 1804
50. *Dysdera crocata* C.L. Koch, 1838
51. *Dysdera dunini* Deeleman-Reinhold, 1988
52. *Dysdera lata* Wider in Reuss, 1834 (рис. 25)
53. *Dysdera longirostris* Doblaka, 1853 (рис. 26)
- Род **Harpactea** Bristowe, 1939
54. *Harpactea azowensis* Charitonov, 1956



Рис. 13–24*: 13 – самка *Cyclosa sierrae* (фото Н.М. Ковблюка); 14 – самка *Gibbaranea bituberculata* (фото Н.М. Ковблюка); 15 – самка *Larinioides folium* (фото А.А. Надольного); 16 – самка *Mangora acalypha* (фото Н.М. Ковблюка); 17 – самка *Neoscona adianta* (фото М.М. Бескаравайного); 18 – самка *Neoscona subfusca* (фото Н.М. Ковблюка); 19 – самка *Nuctenea umbratica* (фото А.А. Надольного); 20 – самка *Zilla diodia* (фото Н.М. Ковблюка); 21 – самка *Atypus muralis* (фото А.А. Надольного); 22 – самец *Cheiracanthium elegans* (фото С.В. Леонова); 23 – самка *Cheiracanthium mildei* (фото Н.М. Ковблюка); 24 – самец *Cheiracanthium punctorium* (фото В.Ф. Покиньереды)

55. *Harpactea doblikai* (Thorell, 1875)
 56. *Harpactea rubicunda* (C.L. Koch, 1838) (рис. 27)
 Семейство **ERESIDAE**
 Род ***Eresus* Walkenaer, 1805**
 57. *Eresus kollari* Rossi, 1846 (рис. 28)
 Семейство **FILISTATIDAE**
 Род ***Pritha* Lehtinen, 1967**
 58. *Pritha* sp. (рис. 29)
 Семейство **GNAPHOSIDAE**
 Род ***Aphantaulax* Simon, 1878**
 59. *Aphantaulax cincta* (L. Koch, 1866)
 60. *Aphantaulax trifasciata* (O. P.-Cambridge, 1872) (рис. 30)
 Род ***Berlandina* Dalmás, 1922**
 61. *Berlandina cinerea* (Menge, 1872) **
 62. *Berlandina shumskyi* Kovblyuk, 2003
 Род ***Cryptodrassus* Miller, 1943**
 63. *Cryptodrassus hungaricus* (Balogh, 1935)
 Род ***Drassodes* Westring, 1851**
 64. *Drassodes lapidosus* (Walckenaer, 1802) (рис. 31)
 65. *Drassodes lutescens* (C.L. Koch, 1839)
 66. *Drassodes pubescens* (Thorell, 1856)
 67. *Drassodes serraticheilis* (Roewer, 1928)
 Род ***Drassyllus* Chamberlin, 1922**
 68. *Drassyllus crimeaensis* Kovblyuk, 2003
 69. *Drassyllus praeficus* (L. Koch, 1866)
 Род ***Gnaphosa* Latreille, 1804**
 70. *Gnaphosa dolosa* O. Herman, 1879
 71. *Gnaphosa jucunda* Thorell, 1875
 72. *Gnaphosa lucifuga* (Walckenaer, 1802) (рис. 32)
 73. *Gnaphosa moesta* Thorell, 1875 (рис. 33)
 74. *Gnaphosa taurica* Thorell, 1875
 Род ***Haplodrassus* Chamberlin, 1922**
 75. ? *Haplodrassus cognatus* (Westring, 1861)
 76. *Haplodrassus dalmatensis* (L. Koch, 1866)
 77. *Haplodrassus isaevi* Ponomarev et Tsvetkov, 2006
 78. *Haplodrassus pseudosignifer* Marusik, Hippa & Koponen, 1996
 79. *Haplodrassus signifer* (C.L. Koch, 1839)
 80. *Haplodrassus umbratilis* (L. Koch, 1866)
 Род ***Leptodrassex* Murphy, 2007**
 81. *Leptodrassex memorialis* (Spassky, 1940)
 Род ***Micaria* Westring, 1851**
 82. *Micaria albovittata* (Lucas, 1846)
 83. *Micaria blicki* Kovblyuk, Nadolny, 2008
 84. *Micaria bosmansii* Kovblyuk, Nadolny, 2008
 85. *Micaria coarctata* (Lucas, 1846)
 86. *Micaria donensis* Ponomarev & Tsvetkov, 2006 ***
 87. *Micaria dives* (Lucas, 1846)
 88. *Micaria sociabilis* Kulczyn'ski, 1897 ***
 Род ***Nomisia* Dalmás, 1921**
 89. *Nomisia aussereri* (L. Koch, 1872) (рис. 34)

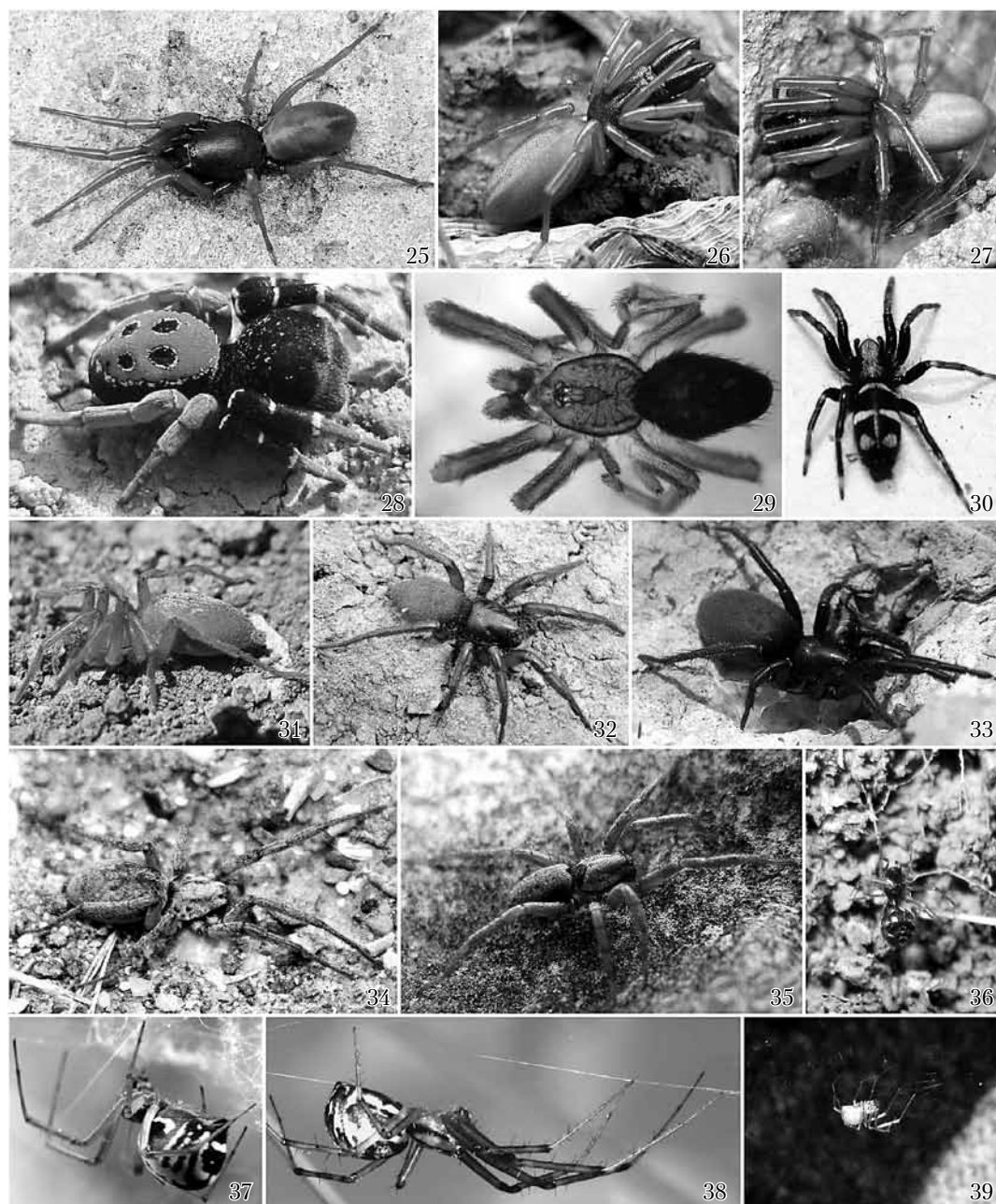


Рис. 25 – 39*: 25 – самка *Dysdera lata* (фото А.А. Надольного); 26 – самка *Dysdera longirostris* (фото А.А. Хаустова); 27 – самка *Harpactea rubicunda* (фото Н.М. Ковблука); 28 – самец *Eresus kollari* (фото А.А. Надольного); 29 – самец *Pritha* sp. (фото А.А. Надольного); 30 – самка *Aphantaulax trifasciata* (фото А.А. Надольного); 31 – самка *Drassodes lapidosus* (фото Н.М. Ковблука); 32 – самка *Gnaphosa lucifuga* (фото А.А. Надольного); 33 – самец *Gnaphosa moesta* (фото А.А. Хаустова); 34 – самка *Nomisia aussereri* (фото А.А. Надольного); 35 – ювенильный экземпляр *Nomisia exornata* (фото Н.М. Ковблука); 36 – самка *Cresmatoneta mutinensis* (фото Н.М. Ковблука); 37 – самка *Frontinellina frutetorum* (фото Н.М. Ковблука); 38 – самка *Linyphia tenuipalpis* (фото Н.М. Ковблука); 39 – самка *Palliduphantes khobarum* (фото А.А. Надольного)

90. *Nomisia exornata* (C.L. Koch, 1839) (рис. 35)
Род ***Phaeocedus* Simon, 1893**
91. *Phaeocedus braccatus* (L. Koch, 1866)
Род ***Poecilochroa* Westring, 1874**
92. *Poecilochroa senilis* (O. P.-Cambridge, 1872)
Род ***Scotophaeus* Simon, 1893**
93. *Scotophaeus blackwalli* (Thorell, 1871)
94. *Scotophaeus scutulatus* (L. Koch, 1866)
Род ***Synaphosus* Platnick, Shadab, 1980**
95. *Synaphosus palarcticus* Ovtsharenko, Levy & Platnick, 1994 ***
Род ***Talanites* Simon, 1893**
96. *Talanites strandi* Spassky, 1940
Род ***Trachyzelotes* Lohmander, 1944**
97. *Trachyzelotes barbatus* (L. Koch, 1866)
98. *Trachyzelotes malkini* Platnick et Murphy, 1984
99. *Trachyzelotes pedestris* (C.L. Koch, 1837)
Род ***Zelotes* Gistel, 1848**
100. *Zelotes caucasius* (L. Koch, 1866)
101. *Zelotes electus* (C.L. Koch, 1839)
102. *Zelotes gracilis* (Canestrini, 1868)
103. *Zelotes hermani* (Chyzer in Chyzer et Kulczynski, 1897)
104. *Zelotes fuscus* (Thorell, 1875) (= *Z. kukushkini* Kovblyuk, 2006)
105. *Zelotes metellus* Roewer, 1928 *
106. *Zelotes olympi* (Kulczyn'ski, 1903)
107. *Zelotes orenburgensis* Tuneva & Esyunin, 2003
108. *Zelotes petrensis* (C.L. Koch, 1839)
109. *Zelotes segrex* Simon, 1878
110. *Zelotes tenuis* (L. Koch, 1866)
- Семейство HAHNIIDAE**
- Род ***Hahnia* C.L. Koch, 1841**
111. *Hahnia nava* (Blackwall, 1841)
112. *Hahnia ononidum* Simon, 1875 **
- Семейство LINYPHIIDAE**
- Род ***Acartauchenius* Simon, 1884**
113. *Acartauchenius scurrilis* (O. P.-Cambridge, 1872)
Род ***Agyneta* Hull, 1911**
114. *Agyneta rurestris* (C.L. Koch, 1836)
115. *Agyneta saaristoi* Tanasevitch, 2000
Род ***Araeoncus* Simon, 1884**
116. *Araeoncus caucasicus* Tanasevitch, 1987
Род ***Bathyphantes* Menge, 1866**
117. *Bathyphantes gracilis* (Blackwall, 1841)
Род ***Canariphantes* Wunderlich, 1992**
118. *Canaryphantes nanus* Kulczyn'ski, 1898
Род ***Centromerus* F. Dahl, 1886**
119. *Centromerus abditus* Gnelitsa, 2007
120. *Centromerus sylvaticus* (Blackwall, 1841)
Род ***Ceratinella* Emerton, 1882**
121. *Ceratinella brevis* (Wider, 1834)
122. *Ceratinella scabrosa* (O. P.-Cambridge, 1871)

- Род **Cresmatoneta** Simon, 1929
 123. *Cresmatoneta mutinensis* (Canestrini, 1868) (рис. 36)
 Род **Crosbyarachne** Charitonov, 1937
 124. *Crosbyarachne bukovskiji* Charitonov, 1937
 Род **Diplocephalus** Bertkau in Forster et Bertkau, 1883
 125. *Diplocephalus picinus* (Blackwall, 1841)
 Род **Diplostyla** Emerton, 1882
 126. *Diplostyla concolor* (Wider, 1834)
 Род **Donacochara** Simon, 1884
 127. *Donacochara speciosa* (Thorell, 1875)
 Род **Erigonoplus** Simon, 1884
 128. *Erigonoplus galophilus* Gnelitsa, 2007
 Род **Frontinellina** Helsdingen, 1969
 129. *Frontinellina frutetorum* (C.L. Koch, 1834) (рис. 37)
 Род **Gnathonarium** Karsch, 1881
 130. *Gnathonarium dentatum* (Wider, 1834) *
 Род **Hypsocephalus** Millidge, 1978
 131. *Hypsocephalus pusillus* (Menge, 1869)
 Род **Incestophantes** Tanasevitch, 1992
 132. *Incestophantes australis* Gnelitsa, 2009
 Род **Ipa** Saaristo, 2007
 133. *Ipa keyserlingi* (Ausserer, 1867)
 Род **Lasiargus** Kulczynski in Chyzer et Kulczynski, 1894
 134. *Lasiargus hirsutus* (Menge, 1869)
 Род **Lepthyphantes** Menge, 1866
 135. *Lepthyphantes leprosus* (Ohlert, 1867)
 Род **Linyphia** Latreille, 1804
 136. *Linyphia hortensis* Sundevall, 1830
 137. *Linyphia tenuipalpis* Simon, 1884 *
 138. *Linyphia triangularis* (Clerck, 1757) (рис. 38)
 Род **Mecopisthes** Simon, 1926
 139. *Mecopisthes peusi* Wunderlich, 1972
 Род **Megalepthyphantes** Wunderlich, 1993
 140. *Megalepthyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830)
 141. *Megalepthyphantes pseudocollinus* Saaristo, 1997
 Род **Metopobactrus** Simon, 1884
 142. *Metopobactrus ascitus* (Kulczynski in Chyzer et Kulczynski, 1894)
 Род **Micrargus** Dahl, 1886
 143. *Micrargus laudatus* (O. P.-Cambridge, 1881)
 Род **Microctenonyx** F. Dahl, 1886
 144. *Microctenonyx subitaneus* (O. P.-Cambridge, 1875)
 Род **Microlinyphia** Gerhardt, 1928
 145. *Microlinyphia impigra* (O. P.-Cambridge, 1871)
 146. *Microlinyphia pusilla* (Sundevall, 1830)
 Род **Microneta** Menge, 1869
 147. *Microneta viaria* (Blackwall, 1841)
 Род **Minicia** Thorell, 1875
 148. *Minicia caspiana* Tanasevitch, 1990
 Род **Neriene** Blackwall, 1833
 149. *Neriene furtiva* (O. P.-Cambridge, 1871)

- Род ***Palliduphantes*** Saaristo & Tanasevitch, 2001
150. *Palliduphantes khobarum* Charitonov, 1947 (рис. 39)
Род ***Panamomops*** Simon, 1884
151. *Panamomops fedofovi* (Charitonov, 1937)
Род ***Pelecopsis*** Simon, 1864
152. *Pelecopsis steppensis* Gnelitsa, 2008
Род ***Piniphantes*** Saaristo et Tanasevitch, 1997
153. *Pinyphantes pinicola* (Simon, 1884)
Род ***Pocadicnemis*** Simon, 1884
154. *Pocadicnemis juncea* Locket, Millidge, 1953
Род ***Prinerigone*** Millidge, 1988
155. *Prinerigone vagans* (Savigny et Audouin, 1826)
Род ***Sauron*** Eskov, 1995
156. *Sauron rayi* (Simon, 1881)
Род ***Sintula*** Simon, 1884
157. *Sintula retroversus* (O. P.-Cambridge, 1875)
Род ***Stemonyphantes*** Menge, 1866
158. *Stemonyphantes lineatus* (Linnaeus, 1758)
Род ***Tapinopa*** Westring, 1851
159. *Tapinopa longidens* (Wider, 1834) (рис. 40)
Род ***Tenuiphantes*** Saaristo & Tanasevitch, 1996
160. *Tenuiphantes mengei* (Kulczynski, 1887)
161. *Tenuiphantes tenuis* (Blackwall, 1852)
Род ***Theonina*** Simon, 1929
162. *Theonina kratochvili* Miller et Weiss, 1979
Род ***Trichoncoides*** Denis, 1950
163. *Trichoncoides piscator* (Simon, 1884)
Род ***Trichoncus*** Simon, 1884
164. *Trichoncus auritus* (L. Koch, 1869)
Род ***Troxochrus*** Simon, 1884
165. *Troxochrus apertus* Tanasevitch, 2011 ****
Род ***Typhochrestus*** Simon, 1884
166. *Typhochrestus longisulcus* Gnelitsa, 2006
Род ***Walckenaeria*** Blackwall, 1833
167. *Walckenaeria alticeps* (Denis, 1952)
168. *Walckenaeria antica* (Wider, 1834)
169. *Walckenaeria dysderoides* (Wider, 1834)
170. *Walckenaeria furcillata* (Menge, 1869) **
171. *Walckenaeria monoceros* (Wider, 1834)
172. *Walckenaeria nudipalpis* (Westring, 1851) *
- Семейство **LIOCRANIDAE**
Род ***Agroeca*** Westring, 1861
173. *Agroeca cuprea* Menge, 1873
174. *Agroeca lusatica* (L. Koch, 1875)
Род ***Apostenus*** Westring, 1851
175. *Apostenus fuscus* Westring, 1851 **
Род ***Liocranoeca*** Wunderlich, 1999
176. *Liocranoeca striata* (Kulczynski, 1881)
Род ***Mesiotelus*** Simon, 1897
177. *Mesiotelus tenuissimus* (L. Koch, 1866) *

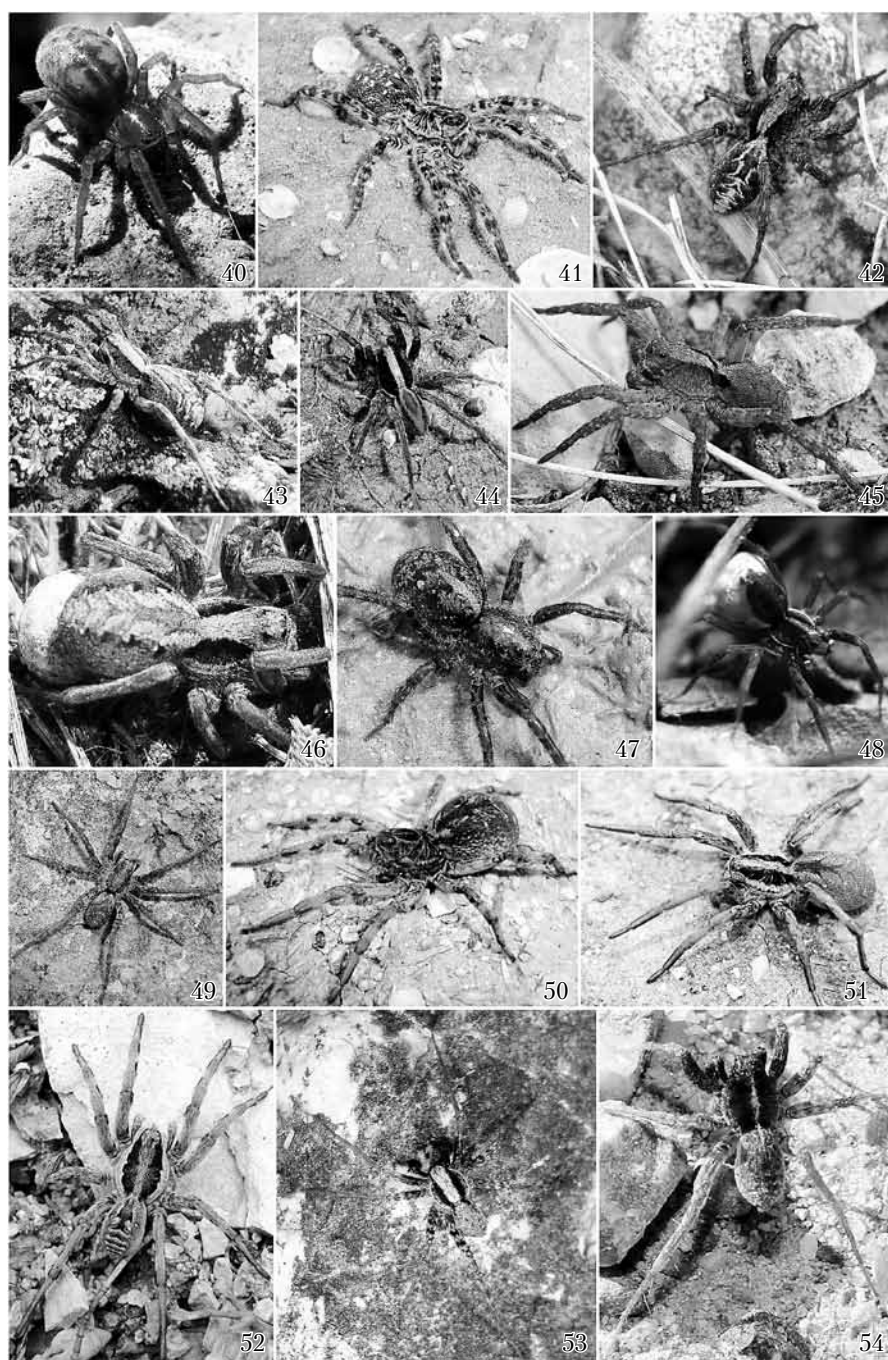


Рис. 40–54*: 40 – самка *Taripora longidens* (фото Н.М. Ковблюка); 41 – самка *Allohogna singoriensis* (фото А.А. Надольного); 42 – самка *Alopecosa accentuata* (фото А.А. Надольного); 43 – самка *Alopecosa cursor* (фото А.А. Надольного); 44 – самец *Alopecosa pulverulenta* (фото А.А. Надольного); 45 – самка *Alopecosa sulzeri* (фото А.А. Надольного); 46 – самка *Alopecosa taeniopus* (фото А.А. Надольного); 47 – самка *Arctosa leopardus* (фото А.А. Надольного); 48 – самка *Aulonia albimana* (фото Н.М. Ковблюка); 49 – самка *Deliriosa chiragrica* (фото А.А. Надольного); 50 – самка *Geolycosa vultuosa* (фото А.А. Надольного); 51 – самка *Hogna radiata* (фото А.А. Надольного); 52 – самка *Lycosa praegrans* (фото А.А. Надольного); 53 – самец *Pardosa lugubris* (фото А.А. Надольного); 54 – самец *Pardosa proxima* (фото А.А. Надольного)

- Род **Scotina Menge, 1873**
 178. *Scotina celans* (Blackwall, 1841)
- Семейство LYCOSIDAE
 Род **Allohogna Roewer, 1955**
 179. *Allohogna singoriensis* (Lachmann, 1770) (рис. 41)
- Род **Alopecosa Simon, 1885**
 180. *Alopecosa accentuata* (Latreille, 1817) (рис. 42)
 181. *Alopecosa cursor* (Hahn, 1831) (рис. 43)
 182. *Alopecosa pulverulenta* (Clerck, 1757) (рис. 44)
 183. *Alopecosa sulzeri* (Pavesi, 1873) (рис. 45)
 184. *Alopecosa taeniopus* (Kulczynski, 1895) (рис. 46)
- Род **Arctosa C.L. Koch, 1847**
 185. *Arctosa leopardus* (Sundevall, 1832) (рис. 47)
- Род **Aulonia C.L. Koch, 1847**
 186. *Aulonia albimana* (Walckenaer, 1805) (рис. 48)
- Род **Deliriosa Kovblyuk, 2009**
 187. *Deliriosa chiragrica* (Thorell, 1875) (рис. 49)
- Род **Geolycosa Montgomery, 1904**
 188. ? *Geolycosa vultuosa* (C.L. Koch, 1839) (рис. 50)
- Род **Hogna Simon, 1885**
 189. *Hogna radiata* (Latreille, 1817) (рис. 51)
- Род **Lycosa Latreille, 1804**
 190. *Lycosa praegrans* C.L. Koch, 1836 (рис. 52)
- Род **Pardosa C.L. Koch, 1847**
 191. ? *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) (рис. 53)
 192. *Pardosa proxima* (C.L. Koch, 1847) (рис. 54)
 193. *Pardosa tatarica* (Thorell, 1875) (рис. 55)
- Род **Pirata Sundevall, 1833**
 194. *Pirata tenuitarsis* Simon, 1876 (рис. 56)
- Род **Piratula Roewer, 1960**
 195. *Piratula latitans* (Blackwall, 1841)
- Род **Trochosa C.L. Koch, 1847**
 196. *Trochosa robusta* (Simon, 1876) (рис. 57)
 197. *Trochosa* sp. (рис. 58). Этот вид пока идентифицировать не удалось.
- Семейство MIMETIDAE
 Род **Ero C.L. Koch, 1837**
 198. *Ero apha* (Walckenaer, 1802)
 199. *Ero flammeola* Simon, 1881 *
- Род **Mimetus Hentz, 1832**
 200. *Mimetus laevigatus* (Keyserling, 1863)
- Семейство MYSMENIDAE
 Род **Mysmenella Brignoli, 1980**
 201. *Mysmenella jobi* (Kraus, 1967)
- Семейство OONOPIDAE
 Род **Oonops Templeton, 1835**
 202. *Oonops pulcher* Templeton, 1835 *
- Род **Spinestis Saaristo, Marusik, 2009**
 203. *Spinestis nikita* Saaristo, Marusik, 2009 *
- Семейство OXYOPIDAE
 Род **Oxyopes Latreille, 1804**
 204. *Oxyopes heterophthalmus* (Latreille, 1804) (рис. 59)



Рис. 55–69*: 55 – молодая самка *Pardosa tatarica* (фото А.А. Надольного); 56 – самец *Pirata tenuitarsis* (фото А.А. Надольного); 57 – самка *Trochosa robusta* (фото А.А. Надольного); 58 – самка *Trochosa* sp. (фото Н.М. Ковблюка); 59 – самка с коконом *Oxyopes heterophthalmus* (фото Н.М. Ковблюка); 60 – самка *Oxyopes lineatus* (фото Н.М. Ковблюка); 61 – самка *Philodromus rufus* (фото Н.М. Ковблюка); 62 – самец *Thanatus imbecillus* (фото А.А. Надольного); 63 – самка *Thanatus striatus* (фото Н.М. Ковблюка); 64 – самка *Tibellus oblongus* (фото Н.М. Ковблюка); 65 – самка с коконом *Pholcus crassipalpis* (фото Н.М. Ковблюка); 66 – самка *Pholcus phalangioides* (фото Н.М. Ковблюка); 67 – самка *Pisaura mirabilis* (фото А.А. Надольного); 68 – самка с коконом *Pisaura novicia* (фото Н.М. Ковблюка); 69 – самец (слева) и самка (справа) *Aelurillus v-insignitus* (фото А.А. Надольного)

205. *Oxyopes lineatus* Latreille, 1806 (рис. 60)
Семейство PHILODROMIDAE
 Род ***Philodromus* Walckenaer, 1826**
206. *Philodromus aureolus* (Clerck, 1757)
 207. *Philodromus buchari* Kubcova, 2004 ****
 208. *Philodromus dispar* Walckenaer, 1826
 209. *Philodromus histrio* (Latreille, 1819)
 210. *Philodromus longipalpis* Simon, 1870 *
 211. *Philodromus medius* O. P.-Cambridge, 1872
 212. *Philodromus praedatus* O. P.-Cambridge, 1871 *
 213. *Philodromus rufus* Walckenaer, 1826 (рис. 61)
 Род ***Thanatus* C.L. Koch, 1837**
214. *Thanatus atratus* Simon, 1875
 215. *Thanatus imbecillus* L. Koch, 1878 (рис. 62)
 216. *Thanatus oblongiusculus* (Lucas, 1846)
 217. *Thanatus striatus* C.L. Koch, 1845 (рис. 63)
 218. *Thanatus vulgaris* Simon, 1870
 Род ***Tibellus* Simon, 1875**
219. *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802) (рис. 64)
Семейство PHOLCIDAE
 Род ***Pholcus* Walckenaer, 1805**
220. *Pholcus crassipalpis* Spassky, 1937 (рис. 65)
 221. *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (рис. 66)
 Род ***Spermophora* Hentz, 1841**
222. *Spermophora senoculata* (Duges, 1836)
Семейство PISAURIDAE
 Род ***Pisaura* Simon, 1885**
223. *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757) (рис. 67)
 224. *Pisaura novicia* (L. Koch, 1878) (рис. 68)
Семейство SALTICIDAE
 Род ***Aelurillus* Simon, 1884**
225. *Aelurillus v-insignitus* (Clerck, 1757) (рис. 69)
 Род ***Ballus* C.L. Koch, 1851**
226. *Ballus chalybeius* (Walckenaer, 1802) (рис. 70)
 Род ***Carrhotus* Thorell, 1891**
227. *Carrhotus xanthogramma* (Latreille, 1819) (рис. 71)
 Род ***Chalcoscirtus* Bertkau, 1880**
228. *Chalcoscirtus infimus* (Simon, 1868)
 Род ***Euophrys* C.L. Koch, 1834**
229. *Euophrys frontalis* (Walckenaer, 1802)
 Род ***Evarcha* Simon, 1902**
230. *Evarcha arcuata* (Clerck, 1757)
 Род ***Heliophanus* C.L. Koch, 1833**
231. *Heliophanus cupreus* (Walckenaer, 1802)
 232. *Heliophanus dubius* C.L. Koch, 1835
 233. *Heliophanus flavipes* (Hahn, 1832)
 234. *Heliophanus kochi* Simon, 1868 (рис. 72)
 235. *Heliophanus lineiventris* Simon, 1868 *
 236. *Heliophanus simplex* Simon, 1868
 Род ***Leptorchestes* Thorell, 1870**
237. *Leptorchestes berolinensis* (C.L. Koch, 1846)

- Род **Macaroeris** Wunderlich, 1987
 238. *Macaroeris nidicolens* (Walckenaer, 1802) (рис. 73)
 Род **Marpissa** C.L. Koch, 1846
 239. *Marpissa muscosa* (Clerck, 1757)
 Род **Menemerus** Simon, 1868
 240. *Menemerus taeniatus* (L. Koch, 1867) *
 Род **Myrmarachne** MacLeay, 1839
 241. *Myrmarachne formicaria* (De Geer, 1778)
 Род **Neon** Simon, 1876
 242. *Neon levis* (Simon, 1871)
 243. *Neon rayi* (Simon, 1875)
 Род **Pellenes** Simon, 1876
 244. *Pellenes bonus* Logunov, Marusik & Rakov, 1999
 245. *Pellenes nigrociliatus* (Simon in L. Koch, 1875)
 246. *Pellenes seriatus* (Thorell, 1875) (рис. 74)
 Род **Philaeus** Thorell, 1869
 247. *Philaeus chrysops* (Poda, 1761) (рис. 75)
 Род **Phlegra** Simon, 1876
 248. *Phlegra fasciata* (Hahn, 1826)
 Род **Pseudeuophrys** F. Dahl, 1912
 249. *Pseudeuophrys obsoleta* (Simon, 1868)
 250. *Pseudeuophrys vafra* (Blackwall, 1867) *
 Род **Pseudicius** Simon, 1885
 251. *Pseudicius encarpatus* (Walckenaer, 1802)
 Род **Saitis** Simon, 1876
 252. *Saitis tauricus* Kulczynski, 1905
 Род **Salticus** Latreille, 1804
 253. *Salticus scenicus* (Clerck, 1757)
 254. *Salticus zebraneus* (C.L. Koch, 1837) (рис. 76)
 Род **Sitticus** Simon, 1901
 255. *Sitticus damini* (Chyzer in Chyzer et Kulczyn'ski, 1891) *
 256. *Sitticus floricola* (C.L. Koch, 1837)
 Род **Synageles** Simon, 1876
 257. *Synageles dalmaticus* (Keyserling, 1863)
 258. *Synageles scutiger* Proszynski, 1979
 259. *Synageles subcingulatus* (Simon, 1878) *
 Род **Talavera** Peckham et Peckham, 1909
 260. *Talavera krocha* Logunov & Kronstedt, 2003 *
 Семейство SCYTODIDAE
 Род **Scytodes** Latreille, 1804
 261. *Scytodes thoracica* (Latreille, 1802) (рис. 77)
 Семейство SEGESTRIIDAE
 Род **Segestria** Latreille, 1804
 262. *Segestria florentina* (P. Rossi, 1790)
 Семейство SPARASSIDAE
 Род **Micrommata** Latreille, 1804
 263. *Micrommata virescens* (Clerck, 1757) (рис. 78)
 Семейство SYNAPHRIDAE
 Род **Synaphris** Simon, 1894
 264. *Synaphris lehtineni* Marusik, Gnelitsa, Kovblyuk, 2005



Рис. 70 – 84*: 70 – *Ballus chalybeius* (фото В.В. Савчука); 71 – самка *Carrhotus xanthogramma* (фото Н.М. Ковблюка); 72 – самец *Heliophanus kochi* (фото Н.М. Ковблюка); 73 – самец *Macaroeis nidicolens* (фото А.А. Надольного); 74 – самец *Pellenes seriatus* (фото В.В. Савчука); 75 – самец *Philaeus chrysops* (фото Н.М. Ковблюка); 76 – *Salticus zebraneus* (фото Н.М. Ковблюка); 77 – самка *Scytodes thoracica* (фото А.А. Надольного); 78 – самец *Micrommata virescens* (фото А.А. Надольного); 79 – самец (внизу) и самка (вверху) *Metellina segmentata* (фото Н.М. Ковблюка); 80 – самка *Tetragnatha extensa* (фото А.А. Надольного); 81 – самка с коконами каракурта *Latrodectus tredecimguttatus* (фото Д.Б. Старцева); 82 – самка *Parasteatoda lunata* (фото А.А. Надольного); 83 – самка *Parasteatoda tepidarium* с коконом (фото А.А. Надольного); 84 – самец *Simitidion simile* (фото Н.М. Ковблюка)

Семейство TETRAGNATHIDAEРод ***Metellina* Chamberlin et Ivie, 1941**265. *Metellina segmentata* (Clerck, 1757) (рис. 79)Род ***Tetragnatha* Latreille, 1804**266. *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758) * (рис. 80)267. *Tetragnatha obtusa* C.L. Koch, 1837 ***Семейство THERIDIIDAE**Род ***Anatolidion* Wunderlich, 2008**268. *Anatolidion gentile* (Simon, 1881)Род ***Anelosimus* Simon, 1891**269. *Anelosimus vittatus* (C.L. Koch, 1836)Род ***Crustulina* Menge, 1868**270. *Crustulina guttata* (Wider, 1834)271. *Crustulina sticta* (O. P.-Cambridge, 1861) *Род ***Dipoena* Thorell, 1869**272. *Dipoena coracina* (C.L. Koch, 1837) **273. *Dipoena melanogaster* (C.L. Koch, 1837)Род ***Enoplognatha* Pavesi, 1880**274. *Enoplognatha ovata* (Clerck, 1757)275. *Enoplognatha thoracica* (Hahn, 1833) *Род ***Episinus* Walckenaer in Latreille, 1809**276. *Episinus maculipes* Savanna, 1876 *277. *Episinus truncatus* Latreille, 1809Род ***Euryopsis* Menge, 1868**278. *Euryopsis quinqueguttata* Thorell, 1875279. *Euryopsis sexalbomaculata* (Lucas, 1864)Род ***Heterotheridion* Wunderlich, 2008**280. *Heterotheridion nigrovariegatum* (Simon, 1873)Род ***Kochiura* Archer, 1950**281. *Kochiura aulica* (C.L. Koch, 1838)Род ***Lasaeola* Simon, 1881**282. *Lasaeola prona* (Menge, 1868) **283. *Lasaeola tristis* (Hahn, 1833) **Род ***Latrodectus* Walckenaer, 1805**284. *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi, 1790) (рис. 81)Род ***Neottiura* Menge, 1868**285. *Neottiura herbigrada* (Simon, 1873)Род ***Paidiscura* Archer, 1950**286. *Paidiscura pallens* (Blackwall, 1834) *Род ***Parasteatoda* Archer, 1946**287. *Parasteatoda lunata* (Clerck, 1757) * (рис. 82)288. *Parasteatoda tepidariorum* (C.L. Koch, 1841) (рис. 83)Род ***Pholcomma* Thorell, 1869**289. *Pholcomma gibbum* (Westring, 1851)Род ***Phylloneta* Archer, 1950**290. *Phylloneta impressa* (L. Koch, 1881) *Род ***Platnickina* Koçak & Kemal, 2008**291. *Platnickina tinctoria* (Walckenaer, 1802)

Род **Robertus O. P.-Cambridge, 1879**292. *Robertus lividus* (Blackwall, 1836) *Род **Simithidion Wunderlich, 1991**293. *Simithidion simile* (C.L. Koch, 1836) (рис. 84)Род **Steatoda Sundevall, 1833**294. *Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778)295. *Steatoda castanea* (Clerck, 1757)296. *Steatoda paykulliana* (Walckenaer, 1806) (рис. 85)297. *Steatoda triangulosa* (Walckenaer, 1802) (рис. 86)Род **Theridion Walckenaer, 1805**298. *Theridion betteni* Wiehle, 1960 ***299. *Theridion cinereum* Thorell, 1875300. *Theridion melanurum* Hahn, 1831 (рис. 87)301. *Theridion mystaceum* L. Koch, 1870 *302. *Theridion pinastri* L. Koch, 1872 ***Семейство THOMISIDAE**Род **Cozyptila Lehtinen & Marusik, 2005**303. *Cozyptila guseinovorum* Marusik et Kovblyuk in Marusik, Lehtinen et Kovblyuk, 2005 (рис. 88)304. *Cozyptila thaleri* Marusik et Kovblyuk in Marusik, Lehtinen et Kovblyuk, 2005Род **Diaea Thorell, 1869**305. *Diaea dorsata* (Fabricius, 1777)Род **Ebrechtella Dahl, 1907**306. *Ebrechtella tricuspidata* (Fabricius, 1775) (рис. 89)Род **Heriaeus Simon, 1875**307. ? *Heriaeus oblongus* Simon, 1918308. *Heriaeus orientalis* Simon, 1918 (рис. 90)Род **Misumena Latreille, 1804**309. *Misumena vatia* (Clerck, 1757) (рис. 91)Род **Ozyptila Simon, 1864**310. *Ozyptila atomaria* (Panzer, 1801) (рис. 92)311. *Ozyptila claveata* (Walckenaer, 1837)312. «*Ozyptila*» *lugubris* (Kroneberg, 1875) (рис. 93)313. *Ozyptila pullata* (Thorell, 1875)314. *Ozyptila scabricula* (Westring, 1851)Род **Pistius Simon, 1875**315. *Pistius truncatus* (Pallas, 1772) (рис. 94)Род **Runcinia Simon, 1875**316. *Runcinia grammica* (C.L. Koch, 1837) (рис. 95)Род **Synema Simon, 1864**317. *Synema globosum* (Fabricius, 1775) *Род **Thomisus Walckenaer, 1805**318. *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805 (рис. 96)Род **Tmarus Simon, 1875**319. *Tmarus piger* (Walckenaer, 1802)320. *Tmarus stellio* Simon, 1875



Рис. 85–99*: 85 – самка *Steatoda paykulliana* (фото А.А. Хаустова); 86 – самка *Steatoda triangulosa* (фото А.А. Надольного); 87 – самка *Theridion melanurum* (фото Н.М. Ковблюка); 88 – самка с коконом *Cozyptila guseinovorum* (фото Н.М. Ковблюка); 89 – самец *Ebrechtella tricuspidata* (фото В.В. Савчука); 90 – самец *Heriaeus orientalis* (фото Н.М. Ковблюка); 91 – самка *Misumena vatia* (фото М.М. Бескаравайного); 92 – самка *Ozyptila atomaria* (фото Н.М. Ковблюка); 93 – самка «*Ozyptila*» *lugubris* (фото А.А. Надольного); 94 – самка *Pistius truncatus* (фото Д.Б. Старцева); 95 – самка *Runcinia grammica* (фото Н.М. Ковблюка); 96 – самка *Thomisus onustus* (фото А.А. Надольного); 97 – самец *Xysticus acerbus* (фото Н.М. Ковблюка); 98 – самец *Xysticus caperatus* (фото А.А. Надольного); 99 – самец *Xysticus kochi* (фото Н.М. Ковблюка)

Род *Xysticus* C.L. Koch, 1835

321. *Xysticus acerbus* Thorell, 1872 (рис. 97)
 322. *Xysticus caperatus* Simon, 1875 (рис. 98)
 323. *Xysticus kochi* Thorell, 1872 (рис. 99)
 324. *Xysticus laetus* Thorell, 1875 (рис. 100)
 325. *Xysticus lanio* C.L. Koch, 1845
 326. *Xysticus luctator* L. Koch, 1870.
 327. *Xysticus marmoratus* Thorell, 1875
 328. *Xysticus spasskyi* Utotschkin, 1968
 329. ? *Xysticus ulmi* (Hahn, 1831)

Семейство TITANOECIDAE

Род *Nurscia* Simon, 1875

330. *Nurscia albomaculata* (Lucas, 1846) (рис. 101)
 331. *Nurscia albosignata* Simon, 1874 (рис. 102)

Род *Titanoeca* Thorell, 1869

332. *Titanoeca schineri* L. Koch, 1872 (рис. 103)

Семейство ULOBORIDAE

Род *Hypitiotes* Walckenaer, 1837

333. *Hypitiotes paradoxus* (C.L. Koch, 1834) (рис. 104)

Род *Uloborus* Latreille, 1806

334. *Uloborus walckenaerius* Latreille, 1806 (рис. 105)

Семейство ZODARIIDAE

Род *Zodarion* Walckenaer in Savigny et Audouin, 1826

335. *Zodarion morosum* Denis, 1935 (рис. 106)
 336. *Zodarion thoni* Nosek, 1905 (рис. 107)

Семейство ZORIDAE

Род *Zora* C.L. Koch, 1847

337. *Zora nemoralis* (Blackwall, 1861)
 338. *Zora pardalis* Simon, 1987

Семейство ZOROPSIDAE

Род *Zoropsis* Simon, 1878

339. *Zoropsis lutea* (Thorell, 1875) (рис. 108)

Обсуждение. На сегодняшний день в Карадагском заповеднике выявлено 339 видов пауков, что составляет более половины известной аранеофауны Крымского полуострова. В публикуемом здесь списке 30 видов впервые приводятся для Карадагского природного заповедника, 8 видов – впервые для Крыма, 4 – впервые для Украины, 2 – впервые для территорий бывшего Советского Союза. Списки изученных экземпляров, анализ ареалов, биотопической приуроченности и фенологии будут приведены в обобщающей монографии по паукам Карадага. Здесь же мы обсудим только впечатляющее видовое разнообразие пауков Карадагского заповедника.

Карадаг стал второй досконально изученной локальной фауной в Крыму. Столь же полно был изучен видовой состав пауков заповедника Мыс Мартьян (Ковблюк и др., 2008). Однако, если на маленьком Мартьяне новые находки пауков маловероятны, то на Карадаге они ещё вполне возможны, поскольку большая часть наших сборов была сделана в вулканогенной юго-восточной части Карадагской горной группы и на территории поселка заповедника, и около 50% площади заповедника на сегодняшний день остаются сравнительно малоиссле-



Рис. 100 – 108*: 100 – самка *Xysticus laetus* (фото Н.М. Ковблюка); 101 – самец *Nurscia albomaculata* (фото А.А. Надольного); 102 – самец *Nurscia albosignata* (фото А.А. Надольного); 103 – самец (слева) и самка (справа) *Titanoeca schineri* (фото Н.М. Ковблюка); 104 – самка *Hypitiotes paradoxus* (фото А.А. Надольного); 105 – молодой экземпляр *Uloborus walckenaerius* (фото А.А. Надольного); 106 – самка *Zodarion morosum* (фото А.А. Надольного); 107 – самка *Zodarion thoni* (фото Н.М. Ковблюка); 108 – самка *Zoropsis lutea* (фото А.А. Хаустова)

дованными в аранеологическом отношении. Кроме того, новые находки могут принести дополнительные сборы пауков с использованием специальных методик: например, отряхиванием крон деревьев. До настоящего времени пауки крон на Карадаге почти не изучались.

При сравнении с заповедниками, расположенными на сопредельных Крымских территориях Северного Причерноморья, Карадаг по количеству зарегистрированных видов пауков выходит на первые позиции. Так, из числа территорий природно-заповедного фонда Украины, хорошо изученных в аранеологическом отношении, сопоставимым видовым богатством обладают только Луганский природный заповедник, где выявлено 334 вида (Полчанинова, Прокопенко, 2011), Черноморский биосферный заповедник (285 видов – Полчанинова, 2012) и национальный природный парк «Святые горы» в Донецкой области (277 видов – Polchaninova, Prokopenko, 2008). Важно отметить, что по сравнению с упомянутыми заповедниками, Карадагский имеет гораздо меньшую площадь. На

территории Раздорского музея-заповедника в Ростовской области России зарегистрировано 347 видов пауков (Пономарёв, Цветкова, 2003). Видимо, среди заповедников РФ, Карадаг занимает второе место по количеству известных видов пауков, после Раздорского. На третьем месте в РФ, насколько нам известно, находится Большесухецкий природный заповедник в Хабаровском крае. Из этого заповедника известно 326 видов пауков (Marusik et al., 2007). Из других заповедников РФ известно гораздо меньше видов.

Однако в мире существуют заповедники, где известно значительно больше видов пауков. В окрестностях Зоологической станции в Твярминне в Финляндии было зарегистрировано 425 видов (Palmgren, 1972). До 2000-х годов это количество видов считалось рекордным среди всех локальных фаун в мире. Однако недавно опубликованы данные, что в Нижне-Моравском биосферном заповеднике и его окрестностях в Чехии за полвека исследований зарегистрировано 574 вида пауков (Vruja et al., 2005).

Выдающееся видовое разнообразие пауков Карадага объясняется, по видимому, наблюдающимся здесь экотонным (пограничным) эффектом. В районе Карадагской горной группы граничат друг с другом три ландшафтные зоны – субсредиземноморские редколесья и саванноиды южного бережья, горные (неморальные) леса и крайне сухие разновидности настоящих степей. В результате в современной фауне Карадага наблюдается редкое сочетание средиземноморских, неморальных и степных видов. Поэтому Карадагский природный заповедник имеет первостепенное значение для охраны и изучения биоразнообразия Крымского полуострова.

Благодарности. Авторы благодарны за сбор пауков на Карадаге н.с. лаборатории зоологии Карадагского природного заповедника герпетологу О.В. Кукушкину, произведшему в период 2002–2014 гг. обширные сборы пауков на Карадаге, а также М.Г. Афанасьеву, Е.В. Гладилиной, С.А. Дядюшкину, О.А. Залесской, Л.В. Знаменской, А.В. Зуеву, С.П. Иванову, М.А. Ковалёвой, В.Н. Попову, А.Л. Сергеенко, Д.Ю. Смирнову, А.А. Фатерьге, А.А. Хаустову, Н.Н. Юнакову. Также мы благодарны за предоставленные фотографии пауков М.М. Бескаравайному, Е.А. Кушниру, С.В. Леонову, В.Ф. Покинтьчереде, В.В. Савчуку, Д.Б. Старцеву, А.А. Хаустову. За ряд критических замечаний, позволивших улучшить рукопись, мы благодарны А.В. Пономарёву (Ростов-на-Дону). Работа поддержана Карадагским природным заповедником НАН Украины.

Литература

Брагина В.А. Фауна пауков Кара-Дага // АН УССР. Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Карадагское отделение. Карадагский государственный заповедник АН УССР. Летопись природы. – 1984. – Т. 1, Кн. 1, Часть 4. – С. 64–68. (рукопись).

Гнелиця В.А. Предварительные результаты изучения пауков семейства Linyphiidae Карадагского природного заповедника // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 20. 2003 год. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 135–138.

Кастрыгина З.А., Ковблюк Н.М. Вид *Talanites strandi* Spassky, 1940 (Aranei, Gnaphosidae) впервые найден в Крыму // Материалы всеукраинской ХLI научной конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов ТНУ, секция «Зоология» (Симферополь, 21 апреля 2012 г.). – Симферополь, 2012. – С. 14.

Ковблюк Н.М. Предварительные результаты изучения фауны и биотопического распределения пауков Карадагского природного заповедника // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 20. 2003 год. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 139–145.

Ковблюк Н.М. Малоизвестные виды рода *Zelotes* (Aranei, Gnaphosidae) из Крыма // Вестн. зоол. – 2005. – Т. 39, вып. 5. – С. 3–14.

Ковблюк Н.М. *Zelotes kukushkini* sp.n. (Aranei, Gnaphosidae) и близкие виды в фауне Палеарктики // Вестн. зоол. – 2006. – Т. 40, вып. 3. – С. 205–217.

Ковблюк Н.М. Пауки рода *Drassodes* (Aranei, Gnaphosidae) фауны Крыма // Вестн. зоол. – 2008. – Т. 42, вып. 1. – С. 11–24.

Ковблюк Н.М. Новые род и вид пауков семейства Lycosidae из Крыма: *Deliriosa karadagensis* gen. et sp. n. // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88, №. 6. – С. 654–661.

Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Кукушкин О.В., Надольный А.А. Дополнение к списку аранеофауны Карадагского природного заповедника // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. – Том. 25. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2010. – С. 218–219.

Ковблюк Н.М., Надольный А.А., Гнелица В.А., Жуковец Е.М. Пауки (Arachnida, Aranei) заповедника Мыс Мартыан (Крым, Украина) // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2008. – Т. 4, вып. 1. – С. 3–40.

Ковблюк Н.М., Кукушкин О.В. Паукообразные (Arachnida). Дополнение к списку видов пауков (Aranei) Карадага // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 22 за 2005 год. – Симферополь: СОНАТ, 2007. – С. 207–210.

Ковблюк Н.М., Кукушкин О.В. Паукообразные (Arachnida). Добавление к списку видов пауков (Arachnida: Aranei) Карадага // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 23 за 2006 год. – Симферополь: Н.Оріанда, 2008. – С. 230–231.

Ковблюк Н.М., Кукушкин О.В., Гнелица В.А., Надольный А.А. Краткий атлас пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника. – Симферополь: Н.Оріанда, 2008a. – 120 с.

Ковблюк Н.М., Кукушкин О.В., Надольный А.А. Паукообразные (Arachnida). Новые находки пауков (Arachnida: Aranei) на Карадаге // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 24 за 2007 год. – Симферополь: Н.Оріанда, 2009. – С. 162–166.

Ковблюк Н.М., Надольный А.А. Новые данные о пауках (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника НАН Украины // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г.). – Санкт-Петербург, 2012. – С. 195.

Ковблюк Н.М., Прокопенко Е.В., Надольный А.А. Пауки семейства Dysderidae Украины (Arachnida, Aranei) // Евразийский энтомологический журнал. – 2008b. – Т. 7, вып. 4. – С. 287–306.

Мустафаев А.Р., Ковблюк Н.М. Биология *Geolycosa vultuosa* (C.L. Koch, 1838) (Aranei, Lycosidae) в Крыму // Евразийский энтомологический журнал. – 2012. – Т. 11, Прил. 1. – С. 153–159.

Полчанинова Н.Ю. Аннотированный список пауков (Araneae) Черноморского биосферного заповедника (Украина) // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2013. – Вип. 18 (за 2012 рік). – С. 85–108.

Полчанинова Н.Ю., Прокопенко Е.В. Список пауков (Araneae) Луганского природного заповедника (Украина) // Збірник наукових праць Луганського природного заповідника. Зоологія. – 2011. – С. 96–110.

Пономарёв А.В., Цветкова Ю.А. Пауки (Aranei) территории Раздорского музея-заповедника / Пономарёв А.В. (ред.). Историко-культурные и природные исследования на территории Раздорского этнографического музея-заповедника. К 80-летию Л.Т. Агаркова. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 2003. – Вып. 1. – С. 167–208.

Уточкин А.С. Материалы к фауне пауков рода *Heriacleus* (Aranei, Thomisidae) СССР // Фауна и экология пауков СССР / Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1985. – Т. 139. – С. 105–113.

Bruja V., Svaton J., Chytil J., Majkus Z., Ruzicka V., Kasal P., Dolansky J., Buchar J., Chvatalova I., Rezac M., Kubkova L., Erhart J., Fenclova I. Spiders (Araneae) of the Lower Moravia Biosphere Reserve and closely adjacent localities (Czech Republic) // Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae (Brno). – 2005. – No. 90. – P. 13–184.

- Gnelitsa V.A. Typhochrestus longisulcus* sp.n., a new spider species from the Crimean Peninsula, Ukraine (Araneae: Linyphiidae) // Acta zoologica bulgarica. – 2006. – Suppl. No. 1. (European Arachnology 2005, Deltchev C., Stoev P. eds.). – P. 73–76.
- Gnelitsa V.A.* Spiders of the genus *Centromerus* from Crimea (Aranei: Linyphiidae) // Arthropoda Selecta. – 2007. – Vol. 16, No. 1. – P. 29–32.
- Kastrygina Z.A., Kovblyuk M.M.* A review of the spider genus *Thanatus* C.L. Koch, 1837 in Crimea (Aranei: Philodromidae) // Arthropoda Selecta. – 2013. – Vol. 22, No. 3. – P. 239–254.
- Kastrygina Z.A., Kovblyuk M.M.* The spider genus *Pulchellodromus* Wunderlich, 2012 in the Crimea (Aranei: Philodromidae) // Arthropoda Selecta. – 2014. – Vol. 23, No. 3. – P. 279–283.
- Kovblyuk M.M., Kastrygina Z.A.* On two closely related funnel-web spider species, *Agelena orientalis* C.L. Koch, 1837, and *A. labyrinthica* (Clerck, 1757) (Aranei, Agelenidae) // Arthropoda Selecta. – 2011. – Vol. 20, No. 4. – P. 273–282.
- Kovblyuk M.M., Kastrygina Z.A.* Redescription of little-known gnaphosid spider *Talanites strandi* Spassky, 1940 (Aranei: Gnaphosidae) from Crimea // Arthropoda Selecta. – 2012. – Vol. 21, No. 2. – P. 187–190.
- Kovblyuk M.M., Kastrygina Z.A., Omelko M.M.* A review of the spider genus *Haplodrassus* Chamberlin, 1922 in Crimea (Ukraine) and adjacent areas (Araneae, Gnaphosidae) // ZooKeys. – 2012. – 205. – P. 59–89.
- Kovblyuk M.M., Kastrygina Z.A., Omelko M.M.* New *Lathys* Simon, 1884 species from Crimea (Aranei: Dictynidae) // Arthropoda Selecta. – 2014. – Vol. 23, No. 2. – P. 195–198.
- Kovblyuk M.M., Nadolny A.A.* The spider genus *Micaria* Westring, 1851 in the Crimea (Aranei: Gnaphosidae) // Arthropoda Selecta. – 2008. – Vol. 16, No. 4. – P. 215–236.
- Kovblyuk M.M., Nadolny A.A.* The spider genus *Trachelas* L. Koch, 1872 in Crimea and Caucasus with the description of *Paratrachelas* gen.n. (Aranei: Corinnidae) // Arthropoda Selecta. – 2009. – Vol. 18, No. 1–2. – P. 35–46.
- Kovblyuk M.M., Nadolny A.A.* *Cryptodrassus hungaricus* and *Leptodrassex memorialis* from Crimea (Aranei: Gnaphosidae) // Arthropoda Selecta. – 2010. – Vol. 19, No. 3. – P. 189–197.
- Kovblyuk M.M., Nadolny A.A.* Redescription of a little-known species, *Pholcus crassipalpis* Spassky, 1937 (Aranei: Pholcidae) // Arthropoda Selecta. – 2011. – Vol. 20, No. 4. – P. 267–272.
- Kovblyuk M.M., Tuneva T.K.* Three interesting species of Gnaphosidae from Crimea (Arachnida: Aranei) // Arthropoda Selecta. – 2009. – Vol. 17, No. 3–4. – P. 157–164.
- Marusik Yu.M., Gnelitsa V.A., Kovblyuk M.M.* A new species of *Synaphris* (Araneae, Synsphyridae) from Ukraine // Bull. Brit. arachnol. Soc. – 2005. – Vol. 13, No. 4. – P. 125–130.
- Marusik Yu.M., Kovblyuk M.M., Nadolny A.A.* A survey of *Lathys* Simon, 1884 from Crimea, with resurrection of *Scotolathys* Simon, 1884 (Aranei: Dictynidae) // Arthropoda Selecta. – 2009. – Vol. 18, No. 1/2. – P. 21–33.
- Marusik Yu.M., Tanasevitch A.V., Kurenshchikov D.K., Logunov D.V.* A check-list of the spiders (Araneae) of the Bolshekhokhtsyrski Nature Reserve, Khabarovsk Province, the Russian Far East // Acta Arachnologica Sinica. – 2007. – Vol. 16, No. 1. – P. 37–64.
- Nadolny A.A., Kovblyuk M.M.* On two closely related wolf spider species *Alopecosa beckeri* (Thorell, 1875) and *A. taeniopus* (Kulczynski, 1895) (Aranei, Lycosidae) // Arthropoda Selecta. – 2010. – Vol. 19, No. 4. – P. 237–247.
- Nadolny A.A., Kovblyuk M.M.* The spider genus *Pirata* Sundevall, 1833 (Aranei: Lycosidae) in Crimea and Abkhazia // Arthropoda Selecta. – 2011. – Vol. 20, No. 3. – P. 175–194.
- Nadolny A.A., Ponomarev A.V., Kovblyuk M.M., Dvadnenko K.V.* New data on *Pisaura novicia* (Aranei: Pisauridae) from eastern Europe // Arthropoda Selecta. – 2012. – Vol. 21, No. 3. – P. 255–267.
- Palmgren P.* Studies on the spider populations of the surroundings of the Tvarminne Zoological Station, Finland // Commentationes Biologicae. – 1972. – Vol. 52. – P. 5–133.
- Polchaninova N.Yu., Prokopenko E.V.* A checklist of the spider fauna (Araneae) of the «Svyati Gory» National Nature Park (Ukraine, Donetsk region) // Arthropoda Selecta. – 2008. – Vol. 16, No. 3. – P. 177–189.

Checklist of spiders (Arachnida, Aranei) of Karadag Nature Reserve.
М.М. Kovblyuk, V.A. Gnelitsa, A.A. Nadolny, Z.A. Kastrygina. Checklist of 339 spider species known from the Karadag is provided. 30 species are recorded from the Karadag for the first time, 8 species – for the first time for Crimea, 4 – for the first time for Ukraine, and 2 species – for the first time from the former Soviet Union. Karadag is the most spider species diversity natural reserve in Ukraine. Color photos of 108 species in natural environment are provided.

Key words: Spiders, Karadag, Crimea, Local Fauna, Checklist.

С.П. Иванов^{1,2}, д-р биол. наук, проф., А.В. Фатерыга², канд. биол. наук, ст. науч. сотр.,

М.А. Филатов³, канд. биол. наук, доцент

«КРАСНОКНИЖНЫЕ» ВИДЫ ОС И ПЧЁЛ (HYMENOPTERA: VESPOIDEA, APOIDEA) КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

Приведены сведения о 29 «краснокнижных» видах ос и пчёл, обитающих в Карадагском природном заповеднике и на прилегающих территориях. Для каждого вида указаны сведения об ареале, распространении в пределах Крыма, относительной численности, биологических особенностях, приведены этикеточные данные и названы факторы, угрожающие его существованию.

Ключевые слова: осы, пчёлы, Sapygidae, Scoliidae, Vespidae, Pompilidae, Sphecidae, Crabronidae, Andrenidae, Melittidae, Megachilidae, Apidae, Красная книга, Крым, Карадагский природный заповедник.

Отряд перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) является самым крупным отрядом в фауне Крыма. Многие виды этого отряда обладают сложным поведением, многообразными биоценотическими связями и, соответственно, предъявляют к условиям среды особые требования. В связи с этим довольно большая часть видов перепончатокрылых нуждается в охране. Так, например, в последнем издании Красной книги Украины (Червона книга України, 2009) эти насекомые представлены наибольшим числом видов (77) среди всех отрядов животных, и большинство из них (51 вид) составляют жалящие перепончатокрылые – осы, пчёлы и муравьи, хорошо известные своими высокоразвитыми инстинктами заботы о потомстве. Вместе с тем, даже охраняемые виды ос и пчёл изучены относительно слабо (в сравнении, например, с такими отрядами насекомых, как бабочки или жуки). Особый интерес представляет изучение видового состава ос и пчёл на охраняемых территориях, в частности в заповедниках. Карадагский природный заповедник (КаПриЗ), благодаря своему ландшафтному разнообразию, обладает наиболее богатым видовым составом ос и пчёл различных семейств (Иванов и др., 2009; Фатерыга, Иванов, 2009; Филатов, 2003, 2013).

Цель работы – выявить видовой состав «краснокнижных» ос и пчёл, обитающих в КаПриЗ и на прилегающих территориях, дать краткую характеристику каждого вида с указанием изученного материала, а также выявить основные антропогенные факторы, угрожающие этим насекомым.

Материал и методы. Исследования проведены на материале сборов и наблюдений авторов, выполненных, главным образом, в 2001–2012 гг., а также анализа энтомологических коллекций Таврической академии Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского (ТНУ) (Симферополь), Харьковского энтомологического общества (ХЭО) (Харьков), Института зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАН Украины (ИЗАН) (Киев), Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ЗММУ) (Москва), частных коллекций С.А. Мосякина (КСМ) (Симферополь)

¹ ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского», г. Симферополь, РФ.

² Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

³ Харьковский национальный аграрный университет имени В.В. Докучаева, Харьков, Украина.

и К.И. Шоренко (ККШ) (Феодосия). Всего изучено 257 экз. «краснокнижных» ос и пчёл с территории КаПриЗ, Лисьей бухты, Эчкидага, Курортного, Щебетовки, Коктебеля, горы Клементьева и Двукорной бухты. Наиболее полно (в пределах всех коллекций) были изучены представители семейств Vespidae и Megachilidae, остальные семейства исследованы только в коллекции Харьковского энтомологического общества и в коллекциях, хранящихся в Крыму. Экземпляры трех видов в изученных нами коллекциях не найдены; эти виды приводятся только по литературным данным.

Результаты. В КаПриЗ и на прилегающих территориях установлено обитание 29 «краснокнижных» видов ос и пчёл. Все эти виды занесены в Красную книгу Украины (Червона книга України, 2009), кроме того, четыре из них имеют охранные категории в Красном списке пчел Европы (Nieto et al., 2014), а один вид внесен в Красную книгу Российской Федерации (2001). Аннотированный список этих видов приводится ниже.

***Polochrum repandum* Spinola, 1805** (сем. Sapygidae). Самый крупный представитель семейства ос-сапигид в фауне Крыма. Распространен в Центральной и Южной Европе, на Кавказе, в Малой Азии, на Ближнем Востоке и в Средней Азии (Червона книга України, 2009). В Крыму вид известен по единичным находкам в равнинной части полуострова, в предгорьях и на Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как «сокращающийся в численности»⁴. Инквилин пчёл-плотников *Xylocopa valga* Gerstaecker, 1872 и *Xylocopa violacea* (L., 1758) (Иванов, Фатерыга, 2005; Иванов и др., 2005; Червона книга України, 2009). Самка сапиги откладывает яйцо в ячейку пчелы, после чего личинка осы развивается на запасах пищи, предназначенных для личинки пчелы – хозяйки гнезда. Для сохранения вида необходимо обеспечить действенную охрану пчёл-хозяев этого вида. Коллекционный материал не обнаружен. В Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) приводится для КаПриЗ.

***Megascolia maculata* (Drury, 1773)** (сем. Scoliidae). Самая крупная оса нашей фауны (рис. 1). Номинативный подвид распространен в Восточной Европе, на Балканском полуострове, в Малой Азии, на Ближнем Востоке, на Кавказе, в Закавказье и Средней Азии. В Западном Средиземноморье подвид *Megascolia maculata flavifrons* (Fabricius, 1775) (Штейнберг, 1962). В Крыму вид распространен повсеместно. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «редкий». Паразитоид личинок жуков-носорогов – *Oryctes nasicornis* (L., 1758) (Coleoptera: Scarabaeidae). Иногда самцов этого вида можно видеть кружащими над землей у старых пней спиленных деревьев в ожидании выхода молодых самок. Для сохранения вида необходимо сохранять местообитания жуков-носорогов и их личинок (Фатерыга, Шоренко, 2012). Материал: ♀, Карадаг, 24.08.1973 (Иванова) (ТНУ).

***Celonites abbreviatus tauricus* Kostylev, 1935** (сем. Vespidae). Единственный представитель подсемейства цветочных ос (Masarinae) в фауне Крыма (рис. 2) и единственный эндемичный для Крыма таксон ос семейства Vespidae (Фатерыга, Иванов, 2010). Встречается локально в отдельных местообитаниях на Южном берегу Крыма, также известен (единичная находка) из предгорий. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как «сокращающийся в численности». Самка строит гнездо, состоящее из цилиндрических глиняных ячеек, на нижней поверхности камней; в каждую ячейку ко-

⁴ Оценка охранного статуса в Крыму для данного и последующих видов проведена в связи с подготовкой к изданию Красной книги Республики Крым.

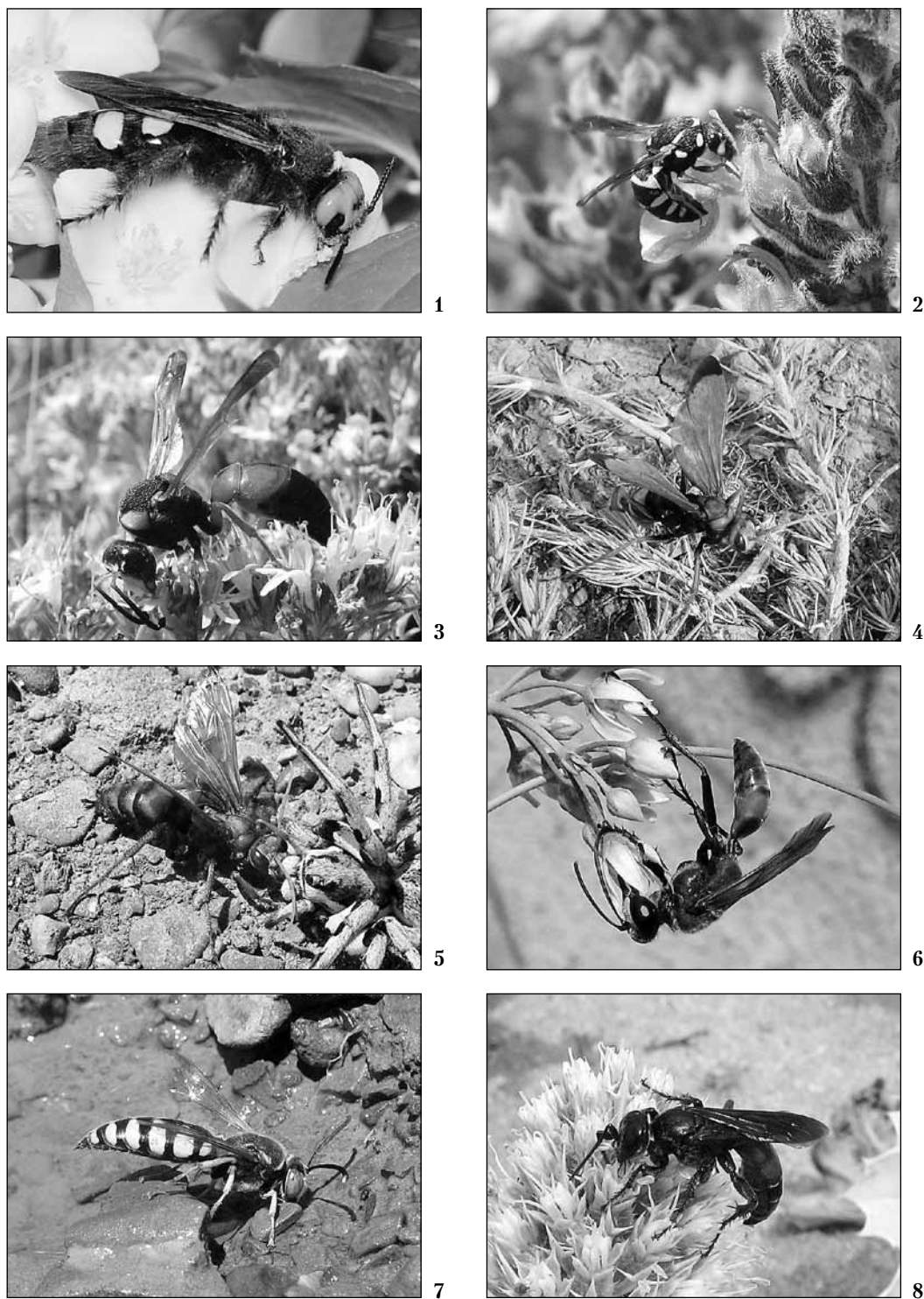


Рис. 1–8*. «Краснокнижные» виды ос Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий: 1 – *Megascolia maculata*; 2 – *Celonites abbreviatus tauricus*; 3 – *Paravespa rex*; 4 – *Cryptocheilus alternatus*; 5 – *Cryptocheilus rubellus*; 6 – *Sphex funerarius*; 7 – *Stizus fasciatus*; 8 – *Larra anathema* (1 – фото М.А. Филатова; 2, 3, 4, 6, 7, 8 – фото А.В. Фатерыги; 5 – фото С.П. Иванова)

торого откладывает яйцо и запасает смесь из пыльцы и нектара цветков дубровника обыкновенного – *Teucrium chamaedrys* L. (Lamiaceae). Численность вида на прилегающих к заповеднику территориях сокращается вследствие выпаса скота и рекреации (Фатерыга, Иванов, 2010). Материал: ♀, ♂, Карадаг, 07.07.2002 (С. Иванов); 3♀, Лисья бухта, 22.06.2003 (С. Иванов); 2♀, там же, 06.07.2005 (А. Фатерыга); 2♀, там же, 13.06.2007 (А. Фатерыга); 2♀, там же, 25.06.2009 (С. Иванов); 2♀, там же, 27.06.2009 (А. Фатерыга); ♂, там же, 12.06.2010 (А. Фатерыга); ♀, там же, 16.06.2010 (А. Фатерыга); ♀, там же, 09.07.2012 (А. Фатерыга) (ТНУ).

***Paravespa rex* (von Schulthes, 1924)** (сем. Vespidae). Крупная оса, выделяющаяся среди других представителей семейства фауны Крыма красной окраской ног и первых двух сегментов брюшка (рис. 3); единственный представитель рода в фауне Европы. Ареал вида включает Крым, Западную (Турция, Иран) и Центральную (Казахстан, Киргизия, Узбекистан) Азию (Fateruga, Ivanov, 2013). В Крыму известно одно местообитание на очень небольшом участке Южного берега между Карадагом и Судаком. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «сокращающийся в численности». Самки гнездятся в земле на приморских глинистых террасах и подножиях склонов бедлендов, охотятся на гусениц совков рода *Heliotis* (Lepidoptera: Noctuidae). Главная угроза существованию вида (вне заповедника) – рекреация (Фатерыга, Иванов, 2010; Fateruga, Ivanov, 2013). Материал: ♂, Карадаг, 04.07.1928 (Г. Костылев) (ЗММУ); ♀, 3♂, Лисья бухта, 13.06.1995 (С. Иванов); ♀, там же, 13.06.2007 (А. Фатерыга); ♂, там же, 05.06.2008 (А. Джапаров); ♂, там же, 26.06.2009 (А. Фатерыга); 3♂, там же, 12.06.2010 (А. Фатерыга); ♂, там же, 15.06.2011 (А. Фатерыга); ♀, там же, 16.06.2011 (А. Фатерыга); ♂, там же, 02.07.2011 (А. Фатерыга); ♂, южный склон Эчкидага, 20.06.2009 (К. Шоренко) (ТНУ).

***Cryptocheilus alternatus* (Lepelletier, 1845)** (сем. Pompilidae). Один из самых крупных и ярко окрашенных видов дорожных ос в фауне Крыма (рис. 4). Ареал включает Восточное Средиземноморье, Закавказье и Среднюю Азию (Червона книга України, 2009). В Крыму вид распространён на Южном берегу и Керченском п-ове. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как «редкий». Самки охотятся на крупных пауков-тарантулов (Aranei: Lycosidae), парализуют их, прячут в щель между камнями и откладывают на каждого паука одно яйцо (Червона книга України, 2009). Угрозы существованию вида – рекреация и застройка морского побережья, искусственное облесение исконно степных территорий. Материал: ♀, Лисья бухта, 09.07.2012 (А. Фатерыга) (ТНУ). В Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) приводится для КаПриЗ.

***Cryptocheilus rubellus* (Eversmann, 1846)** (сем. Pompilidae). Наиболее крупный вид дорожных ос в фауне Крыма. Встречается в Южной Европе, на Кавказе, в Малой Азии, Северной Африке и Средней Азии (Червона книга України, 2009). Широко распространён в равнинной части Крыма, на Керченском п-ове и на Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «редкий». Как и у предыдущего вида, самки охотятся на крупных пауков-тарантулов (Червона книга України, 2009). В Лисьей бухте в качестве добычи этих ос нами отмечен паук-тарантул *Geolycosa vultuosa* (C.L. Koch, 1839) (рис. 5). Угрозы существованию вида – рекреация и застройка морского побережья, искусственное облесение исконно степных территорий. Материал: ♀, Карадаг, 06.07.2001 (Ю. Будашкин); ♀, Лисья бухта, 21.06.2003 (С. Иванов); ♂, там же, 06.06.2012 (С. Иванов) (ТНУ).

***Ammophila sareptana* Kohl, 1884** (сем. Sphecidae). Один из наиболее редких степных видов роющих ос. Ареал включает Юго-Восточную Европу, Малую Азию и Среднюю Азию (Червона книга України, 2009). В Крыму известен в равнинной части полуострова, в предгорьях и на Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «сокращающийся в численности». Как и все виды рода *Ammophila*, строит гнездо в земле и охотится на гусениц бабочек, которых парализует и заготавливает в ячейку для питания своих личинок (Проценко и др., 2012; Червона книга України, 2009). Вид сократил в Крыму свою численность и исчез во многих районах полуострова в результате тотальной распашки степей и проведения лесомелиоративных работ на остепненных склонах гор; последние находки сделаны в Джанкойском районе. Коллекционный материал не обнаружен. В статье К.И. Шоренко (2005) и в Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) приводится для КаПриЗ.

***Sphex flavipennis* Fabricius, 1793** (сем. Sphecidae). Наиболее крупный и ярко окрашенный вид ос рода *Sphex* в фауне Крыма. Распространен в Южной Европе, на Кавказе, в Северной Африке, Юго-Западной и Средней Азии (Червона книга України, 2009). Встречается в Крыму в равнинной части, в предгорьях, на Керченском п-ове, но наиболее обычен на Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму не оценен. Самки охотятся на саранчовых, гнездятся в земле (Проценко и др., 2012; Червона книга України, 2009). Материал: ♀, Коктебель, 19.06.2007 (К. Шоренко) (ККШ). В статье К.И. Шоренко (2005) и в Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) приводится для КаПриЗ.

***Sphex funerarius* Gussakovskij, 1934** (сем. Sphecidae). Крупная оса (рис. 6), схожая с предыдущим видом. Распространена в Южной Европе, на Кавказе, в Северной Африке, в Юго-Западной и Средней Азии (Червона книга України, 2009). В Крыму вид обитает в равнинной части, в предгорьях, на Керченском п-ове, но наиболее обычен на Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Вид обычен в антропогенно трансформированных ландшафтах, где обладает высокой численностью. Как и предыдущий вид, гнездится в земле, охотится на саранчовых (Проценко и др., 2012; Червона книга України, 2009) или, по нашим данным, на кузнечиков *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) и *Pholidoptera pustulipes* (Fischer von Waldheim, 1846) (Orthoptera: Tettigoniidae). Угроз существованию вида в Крыму нами не выявлено. Материал: ♂, Карадаг, 07.2001 (Ю. Будашкин) (ТНУ); 2♂, Щebetовка, 01.08.2009 (К. Шоренко) (ККШ).

***Stizus bipunctatus* (F. Smith, 1856)** (сем. Crabronidae). Редкий степной вид роющих ос. Ареал включает Юго-Восточную Европу, Малую Азию и Юго-Западную Азию (Червона книга України, 2009). Вид известен из западной части равнинного Крыма, Керченского п-ова и восточной части Южного берега Крыма. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «редкий». Охотится на саранчовых (Червона книга України, 2009). Угрозы существованию вида – распашка степей и создание искусственных лесных массивов на степных территориях. Коллекционный материал не обнаружен. В статье К.И. Шоренко (2005) и в Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) приводится для КаПриЗ.

***Stizus fasciatus* (Fabricius, 1781)** (сем. Crabronidae). Крупный, ярко окрашенный степной вид ос (рис. 7). Распространен в Южной Европе и Азии (на восток до Китая) (Червона книга України, 2009). В Крыму обитает в равнинной части полуострова и в восточной части Южного берега. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму не оценен. Гнездится в земле, охотит-

ся на саранчовых (Червона книга України, 2009). Обнаружен в Лисьей бухте в окрестностях КаПриЗ (Шоренко, Коновалов, 2010), есть вероятность находки вида и на Карадаге. Материал: ♀, 2♂, Лисья бухта, 06.07.2005 (А. Фатерыга); ♀, там же, 04.06.2008 (С. Иванов) (ТНУ); 22♀, 3♂, там же, 19.06.2009 (К. Шоренко) (ККШ); ♂, там же, 16.06.2011 (А. Фатерыга) (ТНУ).

Stizoides tridentatus (Fabricius, 1775) (сем. Crabronidae). Степной вид ос. Ареал включает Южную Европу, Юго-Западную и Среднюю Азию, на восток доходит до Монголии (Червона книга України, 2009). В Крыму известен по отдельным находкам в равнинной части полуострова и на Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму не оценен. Паразитирует в гнёздах других видов роющих ос из рода *Sphex* (Червона книга України, 2009). Материал: ♀, Карадаг, 07.2001 (Ю. Будашкин) (ТНУ).

Larra anathema (Rossi, 1790) (сем. Crabronidae). Крупный, ярко окрашенный редкий степной вид роющих ос (рис. 8). Распространен в Центральной и Южной Европе, на юге Восточноевропейской равнины, на Кавказе, в Юго-Западной и Средней Азии и Северной Африке (Червона книга України, 2009). В Крыму известен из равнинной части полуострова, предгорий, Керченского п-ова и Южного берега. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму оценивается нами как «сокращающийся в численности». Самка откладывает яйцо на временно парализованную медведку – *Gryllotalpa gryllotalpa* (L., 1758) (Orthoptera: Gryllotalpidae), которая затем зарывается в почву, где происходит развитие личинки осы (Червона книга України, 2009). Угроза существованию вида – уничтожение естественной степной растительности. Материал: ♀, Лисья бухта, 06.07.2005 (А. Фатерыга) (ТНУ). В статье К. И. Шоренко (2005) и в Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) приводится для КаПриЗ.

Cerceris tuberculata (Villers, 1787) (сем. Crabronidae). Наиболее крупный представитель ос рода *Cerceris*. Ареал включает Южную Европу, Кавказ, Юго-Западную и Среднюю Азию, Западную Сибирь и Северную Африку. В Крыму встречается локально на степных и полупустынных, обычно приморских участках предгорий, Южного берега и Керченского п-ова. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида на полуострове можно оценить как «сокращающийся в численности». Самка роет глубокие вертикальные норки в земле, охотится на имаго жуков-долгоносиков рода *Cleonus* (Coleoptera: Curculionidae) (Червона книга України, 2009). Вид сокращается в численности из-за разрушения местообитаний и рекреации (Фатерыга и др., 2013). Материал: 2♀, Лисья бухта, 08.07.2002 (С. Иванов); 2♀, там же, 30.07.2003 (С. Иванов); ♂, там же, 13.06.2007 (С. Иванов); ♀, там же, 14.06.2007 (С. Иванов); ♂, там же, 14.06.2007 (А. Фатерыга) (ТНУ); 5♀, 11♂, там же, 19.06.2009 (К. Шоренко) (ККШ); ♂, там же, 25.06.2009 (А. Фатерыга); ♂, там же, 13.06.2010 (С. Иванов); ♀, там же, 18.06.2011 (В. Жидков); ♂, там же, 06.06.2012 (С. Иванов); 2♂, Эчкидаг, 17.06.2005 (А. Фатерыга) (ТНУ). В статье К.И. Шоренко (2005) и в Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) приводится для КаПриЗ.

Andrena magna Warncke, 1965 (сем. Andrenidae). Самая крупная пчела рода *Andrena* в фауне Крыма (рис. 9). Известный ареал вида включает Крым, Малую Азию, Балканский п-ов и Кавказ (Червона книга України, 2009). Распространён в равнинном Крыму, в предгорьях, на Керченском п-ове и Южном берегу Крыма. В Красном списке пчел Европы (Nieto et al., 2014) вид оценен как находящийся под угрозой исчезновения (EN). Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «сокращающийся в численности». Поллилект – посещает цветки растений различных семейств. Биология гнездования



9



10



11



12



13



14



15



16

Рис. 9–12*. «Краснокнижные» виды пчёл Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий: 9 – *Andrena magna*; 10 – *Melitturga clavicornis*; 11 – *Trachusa pubescens*; 12 – *Megachile lefebvrei*; 13 – *Xylocopa valga*; 14 – *Xylocopa iris*; 15 – *Bombus argillaceus*; 16 – *Bombus zonatus* (9, 12, 14 – фото А.В. Фатерыги; 10, 13, 15 – фото М.А. Филатова; 11, 16 – фото С.П. Иванова)

не изучена. Гнездование одиночной самки этого вида отмечено на экологической тропе КаПриЗ. Угроза существованию вида – уничтожение естественной степной растительности, рекреация. Материал: 2♀, ♂, Карадаг, 25.05.1997 (М. Филатов); 2♀, ♂, там же, 07.05.2011 (М. Филатов) (ХЭО).

***Andrena stigmatica* Morawitz, 1895** (сем. Andrenidae). Очень редкий степной вид пчёл. Известен из Крыма и Западной (Иран) и Средней (Туркменистан) Азии (Червона книга України, 2009). В Крыму обитает в предгорьях, на Керченском п-ове и в восточной части Южного берега. В Красном списке пчел Европы (Nieto et al., 2014) вид оценен как находящийся под угрозой исчезновения (EN). Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как «сокращающийся в численности». Олиголект, посещающий цветки растений родов *Cephalaria* и *Scabiosa* (Carrifoliaceae). Биология гнездования не изучена, вероятно, гнездится в земле, как и другие представители рода (Червона книга України, 2009). Угроза существованию вида – уничтожение естественной степной растительности. Материал: 2♀, ♂, Карадаг, 10.08.1995 (И. Леженина) (ХЭО); ♀, гора Клементьева, 02.08.2012 (С. Иванов) (ТНУ).

***Melitturga clavicornis* (Latreille, 1806)** (сем. Andrenidae). Локально распространённый, довольно крупный вид пчёл (рис. 10). Ареал включает Центральную и Южную Европу, Кавказ, Западную Азию и юг Сибири, на восток доходит до Монголии (Червона книга України, 2009). Распространён по всему Крыму, кроме горных лесов и яйл. В Красном списке пчел Европы (Nieto et al., 2014) вид оценен как находящийся под угрозой исчезновения (EN). Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму не оценен. Олиголект на растениях семейства бобовых (Fabaceae), гнездится в земле (Червона книга України, 2009). Материал: ♂, Карадаг, 07.06.2003 (Ю. Будашкин); ♂, Лисья бухта, 08.07.2002 (С. Иванов) (ТНУ); ♀, там же, 15.06.2005 (М. Филатов) (ХЭО); 2♂, там же, 11.06.2007 (А. Фатерыга); 2♀, там же, 13.06.2007 (А. Фатерыга); ♀, там же, 18.06.2011 (С. Иванов) (ТНУ).

***Dasypoda spinigera* Kohl, 1905** (сем. Melittidae). Редкий, крупный степной вид пчёл. Известен из Крыма, Балканского п-ова, Малой Азии и Кавказа (Червона книга України, 2009). В Крыму известен из предгорий, Керченского п-ова и Южного берега. В Красном списке пчел Европы (Nieto et al., 2014) вид оценен как находящийся под угрозой исчезновения (EN). Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму не оценен. Олиголект, посещающий цветки растений родов *Cephalaria* и *Scabiosa* (Carrifoliaceae). Биология гнездования не изучена, вероятно, гнездится в земле, как и другие представители рода (Червона книга України, 2009). Материал: ♀, ♂, Карадаг, 10.08.1995 (И. Леженина) (ХЭО).

***Trachusa pubescens* (Morawitz, 1872)** (сем. Megachilidae). Один из наиболее крупных и ярко окрашенных видов пчёл-мегахилид в фауне Крыма (рис. 11). Ареал включает Северную Африку (Алжир), Южную и частично Восточную и Центральную Европу, Кавказ, Малую Азию, Ближний Восток и Среднюю Азию (Туркменистан) (Радченко и др., 2009). В прошлом вид обитал на большей части предгорий и Южного берега Крыма, в настоящее время распространён, главным образом, в районе Карадага – Эчкидага (Радченко и др., 2009). Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «сокращающийся в численности». Самки трофически связаны с цветками растений родов *Phlomis*, *Salvia* и *Stachys* (Lamiaceae), гнездование не изучено. Угрозы существованию вида – уничтожение естественной степной растительности, рекреация. Материал: ♂, Карадаг, 23.06.1925 (Кистяковский) (ИЗАН); ♀, там же, 04.07.1928 (Г. Костылев) (ЗММУ); ♂, там же, 22.06.1929 (С. Фарамонов) (ИЗАН); ♂, там же,

19.06.1998 (М. Филатов) (ХЭО); 4♂, там же, 21.06.2003 (С. Иванов); 2♀, там же, 20.06.2003 (С. Иванов); ♀, там же, 16.06.2005 (А. Фатерыга) (ТНУ); 2♀, там же, 16.06.2005 (Д. Ковальчук) (ХЭО); 2♀, 2♂, Отузская долина, 30.06.1928 (Г. Костылев) (ЗММУ); ♀, 5♂, Лисья бухта, 17.06.1995 (С. Иванов); ♂, там же, 16.06.2008 (С. Иванов); ♂, там же, 26.06.2009 (С. Иванов); ♂, там же, 26.06.2009 (А. Фатерыга); 2♀, там же, 27.06.2009 (А. Фатерыга); ♂, там же, 15.06.2011 (А. Фатерыга); ♂, там же, 01.06.2012 (В. Жидков); 2♂, Эчкидаг, 17.06.2005 (А. Фатерыга) (ТНУ); ♂, Коктебель, 04.06.1908 (ХЭО); ♂, Тихая бухта, 01.07.2008 (С. Иванов) (ТНУ).

***Megachile lefebvrei* Lepeletier, 1841** (сем. Megachilidae). Один из наиболее крупных видов пчел семейства Megachilidae в фауне Крыма. Известен из Южной Европы, частично Восточной и Центральной Европы и Кавказа (Радченко и др., 2009). В Крыму распространён повсеместно. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как «сокращающийся в численности». Гнездится надземно, располагая ячейки в неглубоких кавернах на поверхности камней. Ячейки гнёзд самки вылепливают из земляной замазки и покрывают сверху слоем мелких камешков, скрепленных пастой из пережеванных листьев (рис. 12). Полилект, посещает цветки растений различных семейств. Угрозы существованию вида – уничтожение естественной степной растительности и нехватка субстрата, подходящего для гнездования, а также рекреация (Радченко и др., 2009; Фатерыга и др., 2013). Материал: ♀, Карадаг, 30.06.1925 (Кистяковский) (ИЗАН); ♀, там же, 25.07.1936 (Г. Костылев) (ЗММУ); ♀, там же, 17.07.1978 (ТНУ); ♀, там же, 02.07.1998 (М. Филатов) (ХЭО); ♂, там же, 10.07.2002 (С. Иванов) (ТНУ); ♀, там же, 16.06.2005 (Д. Ковальчук) (ХЭО); ♀, Лисья бухта, 08.07.2002 (С. Иванов) (ТНУ); ♂, там же, 22.06.2003 (С. Иванов) (ХЭО); ♀, там же, 06.07.2005 (А. Фатерыга); ♂, там же, 13.06.2007 (А. Фатерыга); ♂, там же, 16.06.2007 (А. Фатерыга); ♂, там же, 31.05.2008 (С. Иванов) (ТНУ).

***Xylocopa valga* Gerstaecker, 1872** (сем. Apidae). Один из самых крупных видов пчёл в фауне Крыма (рис. 13). Распространен в большей части Палеарктики, есть указания на находки вида также в Индии и Австралии, куда он, вероятно, был завезен (Червона книга України, 2009). В Крыму распространён повсеместно, на Южном берегу уступает место близкому виду *Xylocopa violacea* (Иванов, 1998). Внесен в Красную книгу Российской Федерации (2001) со статусом «сокращающийся в численности». Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «редкий». Полилект, посещает цветки растений различных семейств. Обладает относительно высокой численностью, встречается и в антропогенно трансформированных ландшафтах, однако является уязвимым из-за особенностей биологии гнездования. Вид относится к экологической группе пчел-плотников. Самки гнездятся в мертвой древесине, выгрызая в ней гнездовые каналы и ячейки гнёзд. Заселяют стволы отмерших деревьев, столбы электропередач, поленницы дров, различные деревянные постройки (Иванов и др., 2005). Для сохранения вида необходимо в местах его обитания отказаться от вырубки старых деревьев – наиболее предпочитаемого субстрата гнездования пчёл-плотников. Материал: ♂, Карадаг, 03.05.2011 (М. Филатов) (ХЭО); ♀, Щebetовка, 27.04.1978 (С. Иванов) (ТНУ).

***Xylocopa violacea* (L., 1758)** (сем. Apidae). Крупный вид пчёл, почти не уступающий по размерам предыдущему. Ареал включает почти всю Европу, Кавказ, Малую Азию, Ближний и Средний Восток, Среднюю Азию и Северную Африку (Червона книга України, 2009). В Крыму распространён повсеместно, преимущественно на Южном берегу (Иванов, 1998; Иванов и др., 2005). Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как

«редкий». Полилект, посещает цветки растений различных семейств. В районе Карадага встречается чаще предыдущего вида, однако так же, как и *X. valga*, нуждается в охране. Самки гнездятся в мертвой древесине стволов деревьев, часто используя тонкие, диаметром не более 15 мм, засохшие ветки деревьев (Иванов и др., 2005). Угрозы существованию такие же, как и у предыдущего вида. Материал: ♀, ♂, Карадаг, 10.09.1978 (М. Филатов) (ХЭО); ♂, там же, 04.05.1979 (КСМ); ♀, там же, 02.07.1998 (М. Филатов); 3♀, там же, 02.07.1998 (М. Филатов); ♀, там же, 09.08.1999 (М. Филатов) (ХЭО); ♀, ♂, там же, 31.07.2003 (С. Иванов); ♀, там же, 01.08.2003 (А. Фатерыга); ♂, там же, 01.05.2004 (М. Филатов); ♀, там же, 24.03.2006 (И. Турбанов); 2♂, там же, 07.04.2010 (С. Иванов) (ТНУ); 3♀, 3♂, там же, 03.05.2011 (М. Филатов) (ХЭО); ♀, ♂, Лисья бухта, 17.06.1995 (С. Иванов); 2♀, там же, 30.07.1997 (С. Иванов); ♀, там же, 29.07.2003 (С. Иванов); ♀, там же, 25.06.2009 (А. Фатерыга); ♀, там же, 26.06.2009 (С. Иванов); ♂, Щебетовка, 27.04.1978 (С. Иванов) (ТНУ).

***Xylocopa iris* (Christ, 1791)** (сем. Apidae). Крупная пчела (однако, вдвое меньше предыдущих видов) (рис. 14). Встречается в Южной и Юго-Восточной Европе, на Кавказе, в Малой Азии, на Ближнем и Среднем Востоке, в Средней Азии и Северной Африке (Червона книга України, 2009). В Крыму вид распространён повсеместно, но встречается гораздо реже, чем *X. violacea* и *X. valga*. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «сокращающийся в численности». Гнездится в высохших прошлогодних стеблях травянистых растений с мягкой сердцевиной, выгрызая в них гнездовые каналы. Полилект, посещает цветки растений различных семейств. Угрозы существованию вида – распашка степей, перевыпас, удаление прошлогоднего травостоя, палы (Иванов и др., 2005). Материал: 3♀, Карадаг, 17.08.1980 (М. Филатов); ♀, ♂, там же, 26.07.1998 (М. Филатов); ♀, 3♂, там же, 31.07.1998 (М. Филатов); 3♀, ♂, там же, 07–14.08.1999 (М. Филатов) (ХЭО); ♂, там же, 06.04.2000 (Ю. Будашкин); ♀, 2♂, там же, 13.05.2000 (Ю. Будашкин); ♀, там же, 14.06.2011 (А. Фатерыга); ♀, Лисья бухта, 30.07.1997 (С. Иванов) (ТНУ).

***Cubitalia morio* Friese, 1911** (сем. Apidae). Крайне редкий и совершенно неизученный крупный степной вид пчёл. Встречается в Крыму, на Балканском п-ове, в Малой Азии и на Кавказе (Червона книга України, 2009). В Крыму известен по единичным находкам в предгорьях, на Керченском п-ове и Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как «находящийся под угрозой исчезновения». Посещает цветки растений семейства бурачниковых (Boraginaceae), предположительно гнездится в земле (Червона книга України, 2009). Вероятные причины редкости и сокращения численности вида – сокращение площади целинных степных и луговых участков. Материал: ♀, Карадаг, 03.06.2006 (ХЭО).

***Eucera armeniaca* (Morawitz, 1878)** (сем. Apidae). Так же, как и предыдущий вид, встречается крайне редко. Ареал вида включает Среднюю Европу (Венгрия), Балканский п-ов, Крым, Кавказ и Малую Азию (Червона книга України, 2009). В Крыму известен по единичным находкам в равнинной части полуострова, в предгорьях, на Керченском п-ове и Южном берегу. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «находящийся под угрозой исчезновения». Посещает цветки растений различных семейств, предположительно гнездится в земле (Червона книга України, 2009). Причины редкости и сокращения численности вида – сокращение площади целинных степных участков. Обнаружен в Двужорной бухте, есть вероятность находки на Карадаге. Материал: ♂, Двужорная бухта, 19.06.2004 (Ю. Будашкин) (ХЭО).

***Bombus argillaceus* Smith, 1854** (сем. Apidae). Относительно редкий степной вид шмелей (рис. 15). Широко распространен в центральной части Палеарктики (Червона книга України, 2009). В Крыму обитает в равнинной части полуострова, в предгорьях, на Южном берегу и Керченском п-ове. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «редкий». Полилект, посещает цветки растений различных семейств. Гнездится на поверхности земли или в норах мышевидных грызунов. Причины снижения численности вида – сокращение площадей целинных степных участков (Червона книга України, 2009). Материал: ♂, Карадаг, 02.07.1997 (С. Иванов); ♂, 4♀, там же, 05.07.2002 (С. Иванов); ♂, там же, 01.08.2002 (С. Иванов); ♀, там же, 23.06.2003 (С. Иванов); ♀, там же, 23.07.2003 (С. Иванов); ♀, там же, 02.05.2011 (С. Иванов) (ТНУ); 3♀, там же, 03.05.2011 (М. Филатов) (ХЭО); ♂, Курортное, 30.07.2003 (С. Иванов); ♀, Лисья бухта, 17.06.1995 (С. Иванов); ♀, там же, 30.04.2003 (А. Фатерыга); 4♀, там же, 26.06.2009 (С. Иванов); ♀, Щебетовка, 27.04.1978 (С. Иванов) (ТНУ).

***Bombus laesus* Morawitz, 1875** (сем. Apidae). Очень редкий степной шмель. Распространён в центральной и западной частях Палеарктики (Червона книга України, 2009). В Крыму известен из равнинной части полуострова, предгорий, Южного берега и Керченского п-ова. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму можно оценить как «находящийся под угрозой исчезновения». Полилект, посещает цветки растений различных семейств. Гнездование не изучено. Причины снижения численности вида – сокращение площадей целинных степных участков (Червона книга України, 2009). Материал: ♀, Карадаг, 16.06.2005 (Д. Ковальчук) (ХЭО).

***Bombus ruderatus* (Fabricius, 1775)** (сем. Apidae). Крайне редкий вид шмелей, распространенный в Средиземноморье, на восток доходит до Малой Азии (Червона книга України, 2009). В Крыму известен по единичным находкам с Южного берега и Керченского п-ова. Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму не оценен. Полилект, посещает цветки растений различных семейств. Гнездится в норах мышевидных грызунов либо на поверхности земли под слоем листьев или мха (Червона книга України, 2009). Материал: ♂, Карадаг, 26.07.1998 (М. Филатов) (ХЭО).

***Bombus zonatus* Smith, 1854** (сем. Apidae). Относительно редкий типично степной вид шмелей (рис. 16). Распространён в степях Европы и на севере Азии (кроме Китая) (Червона книга України, 2009). В Крыму встречается в равнинной части полуострова, в предгорьях, на Южном берегу и Керченском п-ове. В Красном списке пчел Европы (Nieto et al., 2014) вид оценен как находящийся под угрозой исчезновения (EN). Внесен в Красную книгу Украины. Охранный статус вида в Крыму – «сокращающийся в численности». Полилект, посещает цветки растений различных семейств. Гнездится в норах мышевидных грызунов либо на поверхности земли под сухой травой, ветошью. Причины снижения численности вида – сокращение площадей целинных степных участков (Червона книга України, 2009). Материал: 3♀, Карадаг, 03.05.2011 (М. Филатов) (ХЭО); ♀, 3♂, 9♀, гора Клементьева, 02.08.2012 (С. Иванов) (ТНУ).

Заключение. В КаПриЗ и на прилегающих к нему территориях обнаружено 14 видов ос и 15 видов пчёл, занесённых в Красную книгу Украины; четыре вида пчел включены в Красную книгу Европы (Nieto et al., 2014) со статусом «находящийся под угрозой исчезновения» (EN); еще один вид включен в Красную книгу Российской Федерации (2001) со статусом «сокращающийся в численности». Из 29 «краснокнижных» видов, обитающих в КаПриЗ и на прилегающих к нему территориях, 22 вида оценены нами как заслуживающие особой охраны

в Крыму, и должны быть внесены в Красную книгу Республики Крым со статусами «находящийся под угрозой исчезновения» (3 вида), «сокращающийся в численности» (12 видов) и «редкий» (7 видов).

Непосредственно в КаПриЗ обнаружено 27 видов, а два вида (*Stizus fasciatus* и *Eucera armeniaca*) обнаружены только на прилегающих территориях. КаПриЗ и непосредственно прилегающие к нему территории являются резерватом таких редких и уязвимых видов, как *Celonites abbreviatus tauricus*, *Paravespa rex*, *Cerceris tuberculata* и *Trachusa pubescens*, сокращающих свою численность или исчезающих на остальной территории Крыма.

Основные угрозы существованию охраняемых, редких и многих других видов перепончатокрылых насекомых в восточной части Южного берега Крыма – повсеместное превышение рекреационных нагрузок, застройка морского побережья, уничтожение естественной растительности, искусственное облесение исконно степных территорий. Для сохранения уникального видового богатства ос и пчёл территорий, прилегающих к КаПриЗ, необходимо сохранить в естественном состоянии все ландшафтное разнообразие региона и, прежде всего, его природную растительность, характерную для этой части Южного берега Крыма. Существенная угроза для выживания охраняемых насекомых кроется в менталитете местного населения, а также отдыхающих и туристов, ошибочно воспринимающих большинство видов крупных ос и пчёл как опасных и даже вредных насекомых.

Благодарности. Авторы признательны Ю.И. Будашкину и К.И. Шоренко (Карадагский природный заповедник), а также С.А. Мосякину (Симферополь) за предоставление своих сборов ос и пчёл. Авторы благодарны Н.М. Ковблюку (Таврическая академия Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского) за определение паука – добычи осы *Cryptocheilus rubellus*.

Литература

Иванов С.П. Экология гнездования пчел *Xylocopa* (Hymenoptera, Apoidea) в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: Тематический сборник научных трудов. – Киев: УМ КВО, 1998. – Вып. 9. – С. 103 – 106.

Иванов С.П., Фатерыга А.В. Новые находки осы *Polochrum repandum* (Hymenoptera: Sarugidae) в Крыму // Вестник зоологии. – 2005. – 39, № 1. – С. 62.

Иванов С.П., Филатов М.А., Фатерыга А.В. Новые сведения об экологии пчел рода *Xylocopa* (Hymenoptera: Apoidea: Xylocopinae) в Крыму // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Материалы III научной конференции (Симферополь, 22 апреля 2005 г.). – Часть 2: Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. – Симферополь, 2005. – С. 17 – 23.

Иванов С.П., Филатов М.А., Фатерыга А.В. Пчелы-мегахилиды (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) Карадагского природного заповедника, Отузской долины и Лисьей бухты // ред. Гаевская А.В., Морозова А.Л. Карадаг – 2009: Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной Академии наук Украины. – Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2009. – С. 208 – 214.

Красная книга Российской Федерации (животные). – Москва: АСТ: Астрель, 2001. – 862 с.

Проценко Ю.В., Фатерыга А.В., Иванов С.П., Пузанов Д.В. Роющие осы (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphacidae) коллекции Таврического национального университета им. В.И. Вернадского // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – 6. – С. 50 – 61.

Радченко В.Г., Иванов С.П., Филатов М.А., Фатерыга А.В. «Краснокнижные» виды пчел семейства мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae) на карте Крыма // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2009. – 1. – С. 165 – 179.

Фатерыга А.В., Иванов С.П. Результаты 100-летнего изучения фауны складчатокрылых ос Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий // Заповідна справа в Україні. – 2009. – 15, вип. 1. – С. 65 – 70.

Фатерыга А.В., Иванов С.П. «Краснокнижные» виды складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) на карте Крыма // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – 3. – С. 180 – 192.

Фатерыга А.В., Иванов С.П., Стукалюк С.В., Жидков В.Ю. Рекреация как фактор, угрожающий популяциям ос, пчел и муравьев (Hymenoptera: Apoidea, Vespoidea) в Крыму // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе: Материалы VII Международной научно-практической конференции (Симферополь, 24 – 26 октября 2013 г.). – Симферополь, 2013. – С. 402 – 409.

Фатерыга А.В., Шоренко К.И. Осы-сколии (Hymenoptera: Scoliidae) фауны Крыма // Українська ентомофауністика. – 2012. – 3, № 2. – С. 11 – 20.

Филатов М.А. Список одиночных пчел (Hymenoptera, Apoidea) Карадагского заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 18. 2001 г. – Симферополь: СОНАТ, 2003. – С. 82 – 86.

Филатов М.А. Фауна одиночных пчел семейства Apidae (Hymenoptera, Apoidea) Карадагского, Опукского и Казантипского природных заповедников // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе: Материалы VII Международной научно-практической конференции (Симферополь, 24–26 октября 2013 г.). – Симферополь, 2013. – С. 409 – 411.

Червона книга України. Тваринний світ. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 624 с.

Шоренко К.И. Роющие осы (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Материалы III научной конференции (Симферополь, 22 апреля 2005 г.). – Часть 2: Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. – Симферополь, 2005. – С. 97 – 100.

Шоренко К.И., Коновалов С.В. Новые данные о роющих осах (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) фауны Украины // Українська ентомофауністика. – 2010. – 1, № 2. – С. 9 – 32.

Штейнберг Д.М. Семейство Сколии (Scoliidae) // Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – Т. 8. – 186 с.

Fateryga A.V., Ivanov S.P. Nesting biology of *Paravespa rex* (von Schulthess 1924) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in the Crimea, Ukraine // Zootaxa. – 2013. – 3721, N 6. – P. 589 – 600.

Nieto A., Roberts S.P.M., Kemp J., Rasmont P., Kuhlmann M., Garcia Criado M., Biesmeijer J.C., Bogusch P., Dathe H.H., De la Rúa P., De Meulemeester T., Dehon M., Dewulf A., Ortiz-Sanchez F. J., Lhomme P., Pauly A., Potts S.G., Praz C., Quaranta M., Radchenko V.G., Scheuchl E., Smit J., Straka J., Terzo M., Tomozii B., Window J., Michez D. European Red List of Bees. – Luxembourg: Publication Office of the European Union, 2014. – x + 86 p.

Red-book species of wasps and bees (Hymenoptera: Vespoidea, Apoidea) in the Karadag Nature Reserve and adjacent territories. S.P. Ivanov, A.V. Fateryga, M.A. Filatov. The data on 29 Red Book species of wasps and bees inhabited the Karadag Nature Reserve and adjacent territories are given. All species are listed with data on their range, distribution within the Crimea, relative abundance, biological features, as well as label data and data on factors threatening them with existence.

Key words: Wasps, Bees, Sapygidae, Scoliidae, Vespidae, Pompilidae, Sphecidae, Crabronidae, Andrenidae, Melittidae, Megachilidae, Apidae, Red Book, Crimea, Karadag Nature Reserve.

К.И. Шоренко¹, мл. науч. сотр.
**ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И КАДАСТРОВЫЙ СПИСОК ВИДОВ РОЮЩИХ ОС
(HYMENOPTERA: AMPULICIDAE, SPHECIDAE, CRABRONIDAE)
КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

Приведены обобщённые данные по распространению на территории Крыма 237 видов роющих ос, относящихся к 60 родам и 3 семействам. Дается краткий очерк истории изучения сфецидофауны Крыма.

Ключевые слова: история изучения, кадастровый список видов, роющие осы, Крым, Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae.

Изучение роющих ос Крыма имеет давнюю историю, насчитывающую к 2015 г. 170 лет наблюдений. Первые сведения о сфецидах Крыма были обнаружены в работах шведского энтомолога А.Г. Дальбома (Dahlbom, 1845) и русского учёного О.И. Радошковского (Radoszkowski, 1884). В начале XX века роющих ос в Крыму активно собирали известные «первопроходцы» отечественной энтомологии – В.Г. Плигинский, А.Н. Кириченко, В.Н. Вучетич. По их материалам, детальное изучение видового состава рода *Cerceris* Latr. впервые выполнил А.В. Шестаков (1917). Затем В.В. Гуссаковский, в 1920–30-е годы (1926, 1928а, 1928б, 1936, 1937) публикует обстоятельные статьи по фауне и систематике видов рода *Ammophila* Kirby, *Astata* Latr., *Pison* Jur., *Psen* Latr., *Solierella* Spin., *Sphex* L., *Trypoxylon* Latr. указывая, по материалам Зоологического института АН СССР (г. Ленинград), в том числе, материал из Крыма. За значительный вклад в науку В. В. Гуссаковскому было присвоена степень кандидата биологических наук без защиты диссертации, что является уникальным прецедентом в истории отечественной энтомологии. После работ В.В. Гуссаковского, по материалам комплексных энтомологических экспедиций АН СССР, указания о видовом разнообразии роющих ос Крыма публикуются в статьях А.В. Антропова (1991), П.Г. Немкова (1990, 1992, 1995а, 1995б, 1995в, 1996, 2008, 2009, 2012; Nemkov, 1997, 1999, 2001, 2003, 2005), В.Г. Маршакова (1975, 1976а, 1976б, 1977), В. Е. Пулавского (1978; Pulawski, 1979), Г. Дольфуса (Dollfuss, 1995, 2001, 2004а, 2004б, 2004с, 2008). В советский период богатые коллекционные сборы роющих ос из Крыма оставили Ю.А. Костылев, Л.В. Зимина, В.Г. Гептнер (Зоомузей МГУ). В 1970–1980-е годы обширный материал по этой группе был собран студентами, аспирантами и преподавателями Симферопольского государственного университета им. Фрунзе. С конца 1990-х годов изучением региональной фауны роющих ос активно занимаются крымские гименоптерологи К.И. Шоренко и А.В. Фатерыга. В начале 2000-х годов автором этих строк были изучены обширные коллекции основных депозитариев коллекций насекомых европейской части СНГ – Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Зоологического музея Московского государственного университета им. Ломоносова (г. Москва), Института зоологии им. Шмальгаузена (г. Киев), Харьковского энтомологического общества (г. Харьков), Музея природы Харьковского национального уни-

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

верситета им. Каразина (г. Харьков), Таврического национального университета им. Вернадского (г. Симферополь). Кроме того, в этот период проводились сборы в Евпаторийском, Алуштинском, Феодосийском, Ленинском и Керченском административных районах полуострова. Итогом этих исследований явился ряд статей (Шоренко, 1999, 2003, 2005а, 2005б, 2007а, 2007б; Шоренко, Коновалов, 2010), сформировавший общее представление о сфецидофауне Крыма. В итоге на Крымском п-ове было обнаружено более 190 видов роющих ос (Шоренко, 2009; Шоренко, Коновалов, 2010), 14 из которых впервые указывались для фауны Украины. Отдельно необходимо отметить уникальную находку в фондах Таврического университета редкого среднеазиатского вида *Pseudoscolia diversicornis* (F. Mor.) (Шоренко, 2005б). Данная находка косвенно подтверждает возможность обитания ос-псевдосколий в фауне Южной Европы. В последние годы изучение роющих ос Крыма проводилось совместно с украинскими коллегами С.В. Коноваловым (Луганский природный заповедник) (Шоренко, Коновалов, 2010) и Ю.В. Проценко (Киевский национальный университет им. Шевченко) (Проценко, Горобчишин, 2013; Проценко и др., 2012, 2014). Указанные статьи дополнили уже имеющееся представление о сфецидофауне полуострова. Настоящая работа призвана обобщить все сведения по видовому составу и распространению роющих ос в Крыму. На данное время число зарегистрированных видов на полуострове составляет 237. Все они относятся к 60 родам и 3 семействам «сфецид» (Sphecidae sensu lato). В приводимом кадастровом списке таксоны и синонимия даны согласно интернет-ресурсу Catalog of Sphecidae (http://research.calacademy.org/ent/catalog_sphecidae). Каждый вид снабжен обширной информацией, состоящей из его синонимов, литературных данных по распространению в Крыму, числа изученных автором экземпляров из Крыма, их хранения в музейных коллекционных фондах. Точки регистрации вида расположены через тире. Цитирование литературы приводится с указанием конкретных страниц указания вида. Например: Шестаков, 1917: 49. В случае использования иного видового названия в литературном источнике, эта информация записывается после цитирования с приставкой «как». Например: Шестаков, 1917: 49 как *C. 5-fasciata* Rossi. В случае использования в тексте старой литературы названия населенного пункта, употребляемого на картах до 1944 г., таковое, для удобства восприятия, заменяется современным, с сохранением исходного названия в скобках. Например: Симферопольский р-н, с. Привольное (Таушан-Базар). В случае употребления малоизвестного топонима, он снабжается дополнительными сведениями о принадлежности к административному району Республики Крым. Например: Феодосийский г-с, Отузская дол. Цитирование административного района, к которому принадлежит топоним, в тексте указывается единообразно, и подразумевается до другого цитирования следующего административного района. Например: Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – пгт Курортное – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Ленинский р-н, пгт Щёлкино. При указании топонимических и иных названий, исключая двойственное понимание территории их расположения (мысов, бухт, гор, заповедников), принадлежность к административному району не указывается. В статье использованы следующие сокращения: ЗИН – Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург; ЗММУ – Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, г. Москва; ИЗШК – Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, г. Киев; ЛККШ – личная коллекция автора (в настоящее время хранится на Карадагской биостанции); ТНУ – Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, г. Симферополь; ХЭО – Харьковское отделение Украинского энтомологического общества, г. Харьков; оз. – озеро, хр. – хребет, дол. – долина, п-ов – полуостров, г. –

гора (во избежание путаницы топонимов гора/город название последних приводится без указанного сокращения), бух. – бухта, ур. – урочище, пер. – перевал, м. – мыс, р. – река, суп. – синонимы, лит. – литературные данные, запов. – заповедник, зак. – заказник, г-с – городской совет, пгт – посёлок городского типа, с. – село, сем. – семейство, подсем. – подсемейство, (?) – местонахождение не ясно.

Сем. AMPULICIDAE

Подсем. Ampulicinae

Род *Ampulex* Jurine, 1807

***A. fasciata* Jurine, 1807**

Суп. *Ampulex europaea* Giraud, 1858.

Лит. Проценко и др., 2012: 52.

Материал. Не изучался.

Распространение. Симферопольский р-н, ур. Аян – с. Краснолесье.

Подсем. Dolichurinae

Род *Dolichurus* Latreille, 1809

***D. bicolor* Lapeletier, 1845**

Лит. Шоренко, 2003: 96.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба.

***D. haemorrhous* A. Costa, 1886**

Лит. Шоренко, 2007б: 554.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Алуштинский г-с, с. Изобильное.

Сем. SPHECIDAE

Подсем. Ammophilinae

Род *Ammophila* W. Kirby, 1798

***A. campestris* Latreille, 1809**

Суп. *Ammophilus retusus* Gistel, 1848; *Miscus neoxenus* F. Smith, 1856; *Ammophila slovacica* Zavadil 1937.

Лит. Шоренко, 2005б: 163; Проценко и др., 2012: 52.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ИЗШК.

Распространение. Симферополь – Симферопольский р-н, с. Доброе – с. Дружное.

***A. heydeni* Dahlbom, 1845 (рис. 1.1)**

Суп. *Ammophila iberica* Ed. André, 1886.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 162; Шоренко, Коновалов, 2010: 10; Проценко и др., 2012: 52.

Материал. Изучено 76 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут, ур. Джангуль – Евпатория – Евпаторийский г-с, с. Уютное – Черноморский р-н, с. Оленёвка – с. Громово – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Краснопереконский р-н, с. Таврическое – Сакский р-н, ст. Прибрежная – Севастополь – Севастопольский г-с. Тыловое – Ялтинский г-с, м. Айя – м. Мартьян – м. Сарыч – Ялта – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – пгт Морское – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Марьино – с. Гвардейское – Белогорский р-н, с. Криничное – Судакский г-с, пгт Новый Свет – пгт Солнечная дол. – г. Караул-Оба – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Лисья бух. – Карадагский запов. – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Ленинский р-н, м. Казантип – с. Марфовка – с. Каменское – пгт Ленино – с. Соляное – с. Курортное – пгт Щёлкино – Опуцкий запов. – Керченский г-с, с. Бондаренково – Керчь.

***A. hungarica* Mocsáry, 1883**

Суп. *Ammophila turcica* Mocsáry, 1883; *Ammophila hispanica* Mocsáry, 1883; *Ammophila fallax* Kohl, 1884.

Лит. Проценко и др., 2012: 53.

Материал. Не изучался.

Распространение. Феодосийский г-с, Лисья бух.

***A. pubescens* Curtis, 1829**

Суп. *Miscus arvensis* Dahlbom, 1843; *Amophila susterai* Šnoflak, 1943; *Ammophila adriaansei* Wilcke, 1945.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 162.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Карадагский запов.

***A. sabulosa* (Linnaeus, 1758) (рис. 1.2)**

Суп. *Sphex hortensis* Poda, 1761; *Ichneumon frischii* Geoffroy, 1785; *Sphex dimidiatus* Christ, 1791; *Ammophila vulgaris* W. Kirby, 1798; *Ammophila pulvillata* Sowerby, 1805; *Sphex mucronatus* Jurine, 1807; *Ammophila cyanescens* Dahlbom, 1845.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 163; Шоренко, Коновалов, 2010: 10; Проценко и др., 2012: 53.

Материал. Изучено 116 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Севастополь – Чернореченский каньон – м. Айя – м. Мартьян – Ялта – Ялтинский запов. – Крымский запов. – Бахчисарайский р-н, с. Голубинка – Качи-Кальон – Загорское водохранилище – Ангарский пер. – г. Чатыр-Даг – Алушта – Алуштинский г-с, пгт Изобильное – пгт Рыбачье – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – с. Лозовое – с. Пионерское – с. Сергеевка – Белогорский р-н, с. Карасёвка – с. Криничное – Алуштинский г-с, зак. Канака – Судак – Феодосийский г-с, Лисья бух. – Карадагский запов. – пгт Щебетовка – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Ленинский р-н, с. Марфовка – с. Новоотрадное – с. Курортное – с. Приозерное – Опукский запов. – Керчь – Армянск.

***A. sareptana* Kohl, 1884**

Лит. Гуссаковский, 1930: 205; Вобленко, 1994а: 210; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 163; Проценко и др., 2012: 54.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЗММУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Севастопольский г-с (?) – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Первомайский р-н, с. Авроровка – Бахчисарайский р-н, с. Береговое (Замрук) – Симферополь – Джанкойский р-н, ст. Солёное озеро – Кировский р-н, г. Старый Крым – Карадагский запов. – Ленинский р-н, с. Новоотрадное – с. Марфовка.

***A. terminata* F. Smith, 1856**

Суп. *Ammophila apicalis* Brullé, 1839; *Ammophila gegen* Tsuneki, 1971.

Лит. Шоренко, Коновалов, 2010: 10; Проценко и др., 2012: 54.

Материал. Не изучался.

Распространение. Раздольненский р-н, с. Кропоткино.

Род *Eremochares* Gribodo, 1883***E. dives* (Brullé, 1833)**

Суп. *Ammophila melanopus* Lucas, 1849; *Ammophila festiva* F. Smith, 1856; *Ammophila elegans* F. Smith, 1856; *Ammophila limbata* Kriechbaumer, 1869; *Ammophila nigritaria* Walker, 1871; *Eremochares doriae* Gribodo, 1883; *Parapsammophila retowskii* Konow, 1887; *Ammophila orichalceomicans* Strand, 1915.

Лит. Проценко и др., 2012: 54.

Материал. Не изучался.

Распространение. Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Красноперекоский р-н, с. Таврическое – Феодосийский г-с, Лисья бух. – Феодосия.

Род *Podalonia* Fernald, 1927

***P. affinis* (W. Kirby, 1798)**

Сып. *Psammophila lutaria* A. Costa, 1864; *Ammophila ariasi* Mercet, 1906; *Ammophila nigriventris* Gussakovskij, 1934.

Лит. Шоренко, 2005б: 163; Шоренко, Коновалов, 2010: 10; Проценко и др., 2012: 54.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – берег оз. Донузлав – Первомайский р-н, с. Кормовое – Симферопольский р-н, с. Межгорное – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка.

***P. fera* (Lepeletier de Saint Fargeau, 1845)**

Сып. *Ammophila abeillei* Marquet, 1881; *Psammophila polita* Mocsáry, 1883; *Ammophila morawitzi* Ed. André, 1886.

Лит. Проценко, 2003: 68; Шоренко, 2005б: 163; Проценко и др., 2012: 54.

Материал. Изучено 13 экз.; депонирован в ИЗШК, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Громово – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Красноперекоский р-н, с. Таврическое – с. Почётное – берег оз. Донузлав – Сакский р-н, с. Поповка – ст. Прибрежная – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Первомайский р-н, с. Кормовое – Феодосийский г-с, Лисья бух. – Ленинский р-н, пгт Ленино – с. Заветное – с. Марфовка – с. Курортное – с. Новоотрадное – с. Приозерное – с. Яркое – Опуцкий запов. – Армянск.

***P. hirsuta* (Scopoli, 1763) (рис. 1.3)**

Сып. *Sphex arenarius* Fabricius, 1787; *Ammophila argentea* W. Kirby, 1798, *Ammophila ebenina* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Ammophila mervensis* Radoszkowski, 1887; *Ammophila bolanica* Nurse, 1903.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 163; Шоренко, Коновалов, 2010: 11; Проценко и др., 2012: 55.

Материал. Изучено 20 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Севастополь – Бахчисарай – Бахчисарайский р-н, с. Танковое – дол. р. Альма – Ялта – Ялтинский запов. – г. Чатыр-Даг – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Лозовое – с. Дубки – с. Залесье – с. Краснолесье – с. Пионерское – Крымский запов. – Алуштинский г-с, с. Лучистое – хр. Бабуган-Яйла – Белогорский р-н, с. Криничное – Кировский р-н, г. Агармыш – Судак – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, хр. Кучук-Янышар – Керчь.

***P. luffi* (E. Saunders, 1903)**

Сып. *Psammophila arenaria* Lüderwaldt, 1897.

Лит. Шоренко, 2005б: 163; Проценко и др., 2012: 55.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ХНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпаторийский г-с, берег оз. Сасык – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Бахчисарайский р-н, с. Самохвалово – Чернореченский каньон – Симферопольский р-н, с. Сергеевка – с. Краснолесье – Опуцкий запов.

***P. tydei* (Le Guillou, 1841) (рис. 1.4)**

Сып. *Psammophila madeirae* Dahlbom, 1843; *Psammophila senilis* Dahlbom, 1843; *Ammophila klugii* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Ammophila psammodes* Le-

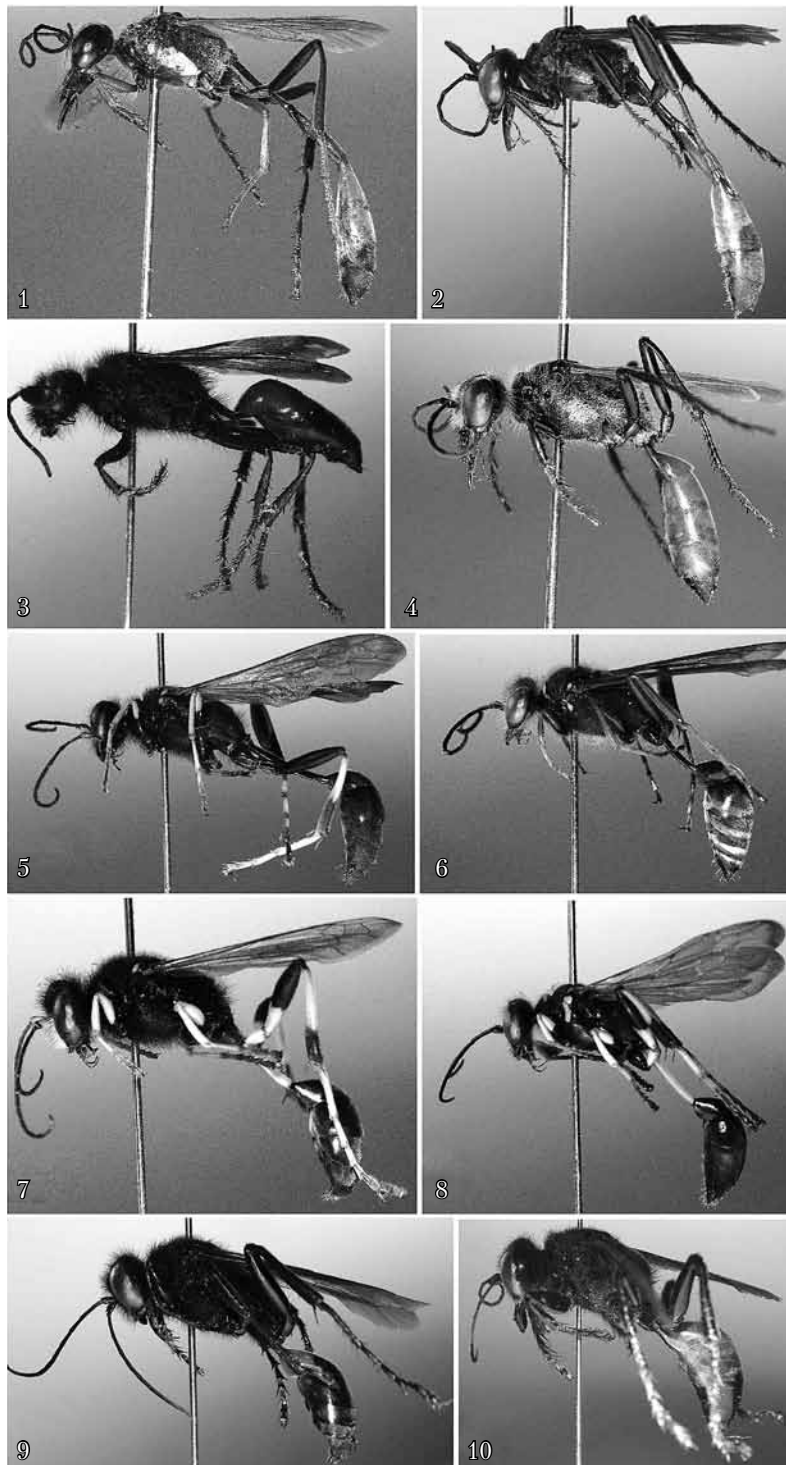


Рис. 1. Фотографии видов роющих ос.

1. *Ammophila sabulosa* (Linnaeus, 1758) 2. *Ammophila heydeni* (Dahlbom, 1845) 3. *Podalonia hirsuta* (Scopoli, 1763) 4. *Podalonia tydei* (Le Guillou, 1841) 5. *Sceliphron* (s. str.) *caementarium* (Drury, 1773) 6. *Sceliphron* (*Hensenia*) *curvatum* (F. Smith, 1870) 7. *Sceliphron* (s. str.) *destillatorium* (Illiger, 1807) 8. *Sceliphron* (s. str.) *madraspatanum* (Fabricius, 1782) 9. *Palmodes occitanicus* (Lepeletier de Saint Fargeau and Serville, 1828) 10. *Palmodes orientalis* (Mocsáry, 1883)

peletier de Saint Fargeau, 1845; *Ammophila capuccina* A. Costa, 1858; *Ammophila lanuginosa* Marquet, 1881; *Ammophila errabunda* Mercet, 1906; *Ammophila homogenea* Mercet, 1906; *Ammophila merceti* Kohl, 1906.

Лит. Шоренко, 2005б: 163; Шоренко, Коновалов, 2010: 11; Проценко и др., 2012: 55.

Материал. Изучено 22 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Черноморский р-н, с. Медведево – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Краснопереконский р-н, с. Таврическое – Сакский р-н, с. Поповка – Штормовое – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – с. Лозовое – Ялта – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Заветное – с. Марфовка – пгт Щёлкино – Опукский запов. – Керчь.

Подсем. *Sceliphrinae*

Род *Sceliphron* Klug, 1801

S. (s. str.) caementarium (Drury, 1773) (рис. 1.5)

Суп. *Sphex flavomaculatus* De Geer, 1773; *Sphex lunatus* Fabricius, 1775; *Sphex flavipes* Fabricius, 1781; *Sphex flavipunctatus* Christ, 1791; *Sphex affinis* Fabricius, 1793; *Pelopoeus architectus* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Pelopoeus servillei* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Pelopaesus solieri* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Pelopoeus canadensis* F. Smith, 1856; *Pelopoeus nigriventris* A. Costa, 1864; *Pelopaesus tahitensis* de Saussure, 1867; *Sphex economicus* Curtiss, 1938.

Лит. Шоренко, 2007б: 554 как *S. caementarium* Drury, Шоренко, Коновалов, 2010: 11; Фатерыга, Иванов, 2011: 118; Проценко и др., 2012: 55.

Материал. Изучено 63 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – пгт Курортное – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Ленинский р-н, пгт Щёлкино – Керчь.

S. (s. str.) destillatorium (Illiger, 1807) (рис. 1.7)

Суп. *Sphex flavipes* Christ, 1791; *Pepsis pensilis* Illiger, 1807; *Pelopoeus sardinius* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 161; Шоренко, Коновалов, 2010: 11; Проценко и др., 2012: 56; Фатерыга, Ковблюк, 2013: 44.

Материал. Изучено 95 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпатория – Севастополь – м. Херсонес – Севастопольский г-с, Балаклава – с. Орловка – м. Айя – м. Мартгян – Ялта – Ялтинский запов. – Ялтинский г-с, пгт Симеиз – Бахчисарай – г. Чатыр-Даг – Симферополь – Белогорский р-н, с. Красногорское – Алуштинский г-с, пгт Изобильное – Алушта – Судакский г-с, с. Весёлое – Судак – Феодосийский г-с, Лисья бух. – Карадагский запов. – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Золотое – с. Мысовое.

S. (s. str.) madraspatanum (Fabricius, 1782) (рис. 1.8)

Суп. *Pelopoeus interruptus* Palisot de Beauvois, 1806; *Pelopaesus bilineatus* F. Smith, 1852; *Pelopoeus separatus* F. Smith, 1852.

Лит. Шоренко, 2003: 97 как *S. madraspatanum tubifex* (Latr.); Шоренко, 2007а: 257 как *S. madraspatanum tubifex* (Latr.); Шоренко, Коновалов, 2010: 11; Проценко и др., 2012: 57 как *S. madraspatanum tubifex* (Latr.).

Материал. Изучено 10 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ТНУ.

Распространение. Сакский р-н, с. Новофёдоровка – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Феодосия – Опукский запов.

S. (s. str.) spirifex (Linnaeus, 1758)

Суп. *Sphex aegyptius* Linnaeus, 1758.

Лит. Шоренко, 2005б: 161; Проценко и др., 2012: 57.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Севастополь – Ялта.

***S. (Hensenia) curvatum* (F. Smith, 1870)** (рис. 1.6)

Суп. *Pelopaeus curvatus* F. Smith, 1870.

Лит. Шоренко, 2003: 97; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 161; Шоренко, 2007а: 257; Иванов и др., 2009: 218; Шоренко, Коновалов, 2010: 11; Ćetković et al., 2011: 99; Проценко и др., 2012: 56; Фатерыга, Ковблюк, 2013: 310.

Материал. Изучено 24 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Ялта – Ялтинский запов. – м. Мартьян – Бахчисарайский р-н, с. Предущельное – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – Алуштинский г-с, пгт Изобильное – Судак – Карадагский запов. – Феодосия.

Подсем. Sphecinae

Род *Isodontia* Patton, 1880

***I. mexicana* (Rossi, 1790)**

Суп. *Sphex apicalis* de Saussure, 1867; *Sphex apicalis* varietas *mexicana* de Saussure, 1867.

Лит. Fateryga et al., 2014: 185.

Материал. Не изучался.

Распространение. Алуштинский г-с, с. Пушкино.

Род *Palmodes* Kohl, 1890

***P. melanarius* (Mocsáry, 1883)**

Суп. *Sphex anatolicus* Kohl, 1888; *Sphex picicornis* F. Morawitz, 1890.

Лит. Шоренко, 2003: 96; Проценко и др., 2012: 57.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ЗИН, ТНУ.

Распространение. Джанкойский р-н, ст. Солёное озеро – Опукский запов. – Керчь.

***P. occitanicus* (Lepelletier de Saint Fargeau and Serville, 1828)** (рис. 1.9)

Суп. *Sphex proditor* Lepelletier de Saint Fargeau, 1845; *Sphex confinis* Dahlbom, 1845; *Sphex montanus* F. Morawitz, 1889.

Лит. Шоренко, 2003: 97 как *P. occitanicus occitanicus* (Lep. et Serv.); Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 162; Шоренко, Коновалов, 2010: 11; Проценко и др., 2012: 57.

Материал. Изучено 28 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Севастопольский г-с, пгт Ласпи – м. Сарыч – Ялтинский запов. – Феодосийский г-с, Лисья бух. – г. Эчки-Даг – Карадагский запов. – Тихая бух. – Феодосия – м. Чауда – Казантипский запов. – Ленинский р-н, пгт Щёлкино – с. Золотое – с. Курортное – Опукский запов. – Керчь.

***P. orientalis* (Mocsáry, 1883)** (рис. 1.10)

Суп. *Sphex orientalis* Mocsáry, 1883.

Лит. Шоренко, 2005б: 162; Шоренко, Коновалов, 2010: 12.

Материал. Изучено 18 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. Феодосия – Опукский запов. – Керчь.

***P. strigulosus* (A. Costa, 1858)** (рис. 2.11)

Суп. *Sphex ferus* Dahlbom, 1843; *Sphex straboni* Berland, 1926.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 162; Шоренко, Коновалов, 2010: 12; Проценко и др., 2012: 57.

Материал. Изучено 18 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведево – Сакский р-н, ст. Прибрежная – Севастополь – Ласпинская дол. – Судакский г-с, г. Караул-Оба – Феодосийский г-с, Лисья бух. – г. Эчки-Даг – Карадагский зап. – м. Казантип – Опускский зап. – Ленинский р-н, с. Мысовое – Керчь.

Род *Prionyx* Vander Linden, 1827

***P. kirbii* (Vander Linden, 1827)**

Суп. *Sphex albisectus* Lepeletier de Saint Fargeau and Serville, 1828.

Лит. Шоренко, 2005б: 162; Шоренко, Коновалов, 2010: 12; Проценко и др., 2012: 58.

Материал. Изучено 11 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведево – Сакский р-н, с. Поповка – Штормовое – Евпатория – берег оз. Сасык – Казантипский зап. – Ленинский р-н, с. Золотое – с. Курортное – Керчь.

***P. nudatus* (Kohl, 1885) (рис. 2.12)**

Суп. *Sphex nudatus* Kohl, 1885.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 162, Dollfuss: 2008: 1414; Шоренко, Коновалов, 2010: 12; Проценко и др., 2012: 58.

Материал. Изучено 106 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпатория – Сакский р-н, с. Новоефёдоровка – с. Поповка – Штормовое – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Красноперекоский р-н, с. Таврическое – Ялта – Артек – Бахчисарайский р-н, с. Верхнесадовое – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – с. Гвардейское – Карадагский зап. – Феодосийский г-с, Лисья бух. – Феодосия – Ленинский р-н, с. Курортное – с. Соляное – с. Мысовое – пгт Щёлкино – м. Казантип – г. Опук – берег оз. Тобечикское – Керчь.

***P. subfuscatus* (Dahlbom, 1845)**

Суп. *Sphex soror* Dahlbom, 1845; *Sphex nigritus* Lucas, 1849; *Sphex desertorum* Eversmann, 1849; *Enodia chrysoptera* Ruthe and Stein, 1857; *Gastrosphaeria anthracina* A. Costa, 1858.

Лит. Dahlbom, 1845: 436; Проценко, 2003: 68; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 162; Проценко и др., 2012: 58.

Материал. Изучено 10 экз.; депонирован в ЗИН, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведево – Севастополь – Первомайский р-н, с. Кормовое – Карадагский зап. – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба – Опускский зап. – берег оз. Тобечикское.

***P. viduatus argentatus* (Mocsáry, 1883)**

Суп. *Enodia argentata* Mocsáry, 1883; *Sphex mocsaryi* Kohl, 1885.

Лит. Шоренко, 2005б: 162 как *P. viduatus* (Crist); Проценко и др., 2012: 58 как *P. vidiatus mocsaryi* (Kohl).

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Опускский зап.

Род *Sphex* Linnaeus, 1758

***S. flavipennis* (Fabricius, 1793) (рис. 2.13)**

Суп. *Sphex bicolor* Dahlbom, 1845; *Sphex cinereorufocinctus* Dahlbom, 1845; *Sphex sellae* Gribodo, 1873.

Лит. Вобленко, 1994в: 212; Семик, Семик, 2001: 110; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 161; Котенко, Вобленко, 2009б: 240; Шоренко, Коновалов, 2010: 12; Проценко и др., 2012: 58.

Материал. Изучено 10 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – берег оз. Донузлав – Севастопольский г-с, с. Орловка – м. Айя – Ялта – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Красно-

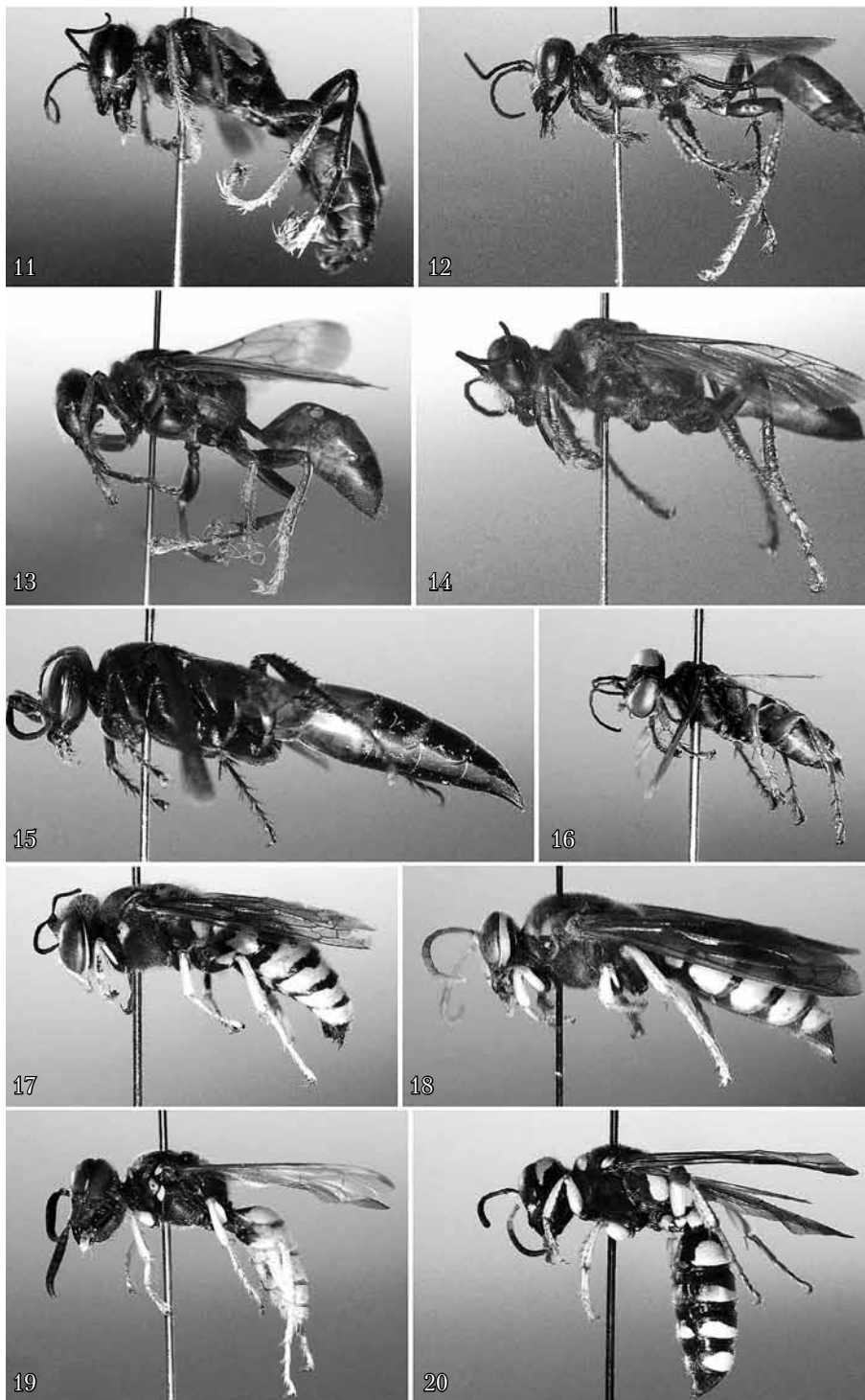


Рис. 2. Фотографии видов роющих ос.

11. *Palmodes strigulosus* (A. Costa, 1858) 12. *Prionyx nudatus* (Kohl, 1885) 13. *Spheg flavipennis* Fabricius, 1793, 14. *Spheg funerarius* Gussakovskij, 1934 15. *Larra anathema* (Rossi, 1790) 16. *Tachyspheg incertus* (Radoszkowski, 1877) 17. *Bembix oculata* Panzer, 1801 18. *Stizus fasciatus* (Fabricius, 1781) 19. *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775) 20. *Cerceris arenaria* (Linnaeus, 1758)

лесье – Судакский г-с (?) – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Коктебель – м. Казантип – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Курортное – с. Мысовое – с. Заветное – Опукский запов. – Керчь.

***S. funerarius* (Gussakovskij, 1934) (рис. 2.14)**

Сып. *Sphex maxillosus* Fabricius, 1793; *Sphex rufocinctus* Brullé, 1833.

Лит. Вобленко, 1994г: 213; Шоренко, 1999: 126; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 161; Dollfuss, 2008: 1425; Котенко и др., 2009: 241; Шоренко, Коновалов, 2010: 12; Проценко и др., 2012: 59.

Материал. Изучено 86 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпатория – берег оз. Сасык – Севастопольский г-с, пгт Ласпи – м. Айя – Ялта – Ялтинский запов. – Бахчисарайский р-н, с. Речное – Алуштинский г-с, с. Изобильное – пгт Рыбачье – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Советский р-н, пгт Советский – м. Казантип – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Мысовое – с. Курортное – с. Марфовка – Керчь.

***S. leuconotus* (Brullé, 1833)**

Сып. *Sphex triangulum* Brullé, 1833; *Sphex afer* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Sphex sordidus* Dahlbom, 1845; *Sphex tristis* Kohl, 1885; *Sphex plumipes* Radoszkowski, 1886; *Sphex pachysoma* Kohl, 1890.

Лит. Шоренко, 2003: 96 как *S. afer sordidus* Dahlb.; Проценко и др., 2012: 59.

Материал. Изучено 10 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпатория – Севастопольский г-с, с. Орловка – Ялта – Ленинский р-н, с. Золотое – Опукский запов. – Керчь.

Сем. CRABRONIDAE

Подсем. Crabroninae

Род *Crabro* Fabricius, 1775

***C. cribrarius* (Linnaeus, 1758)**

Сып. *Sphex patellarius* Schreber, 1784.

Лит. Шоренко, 2007а: 258; Шоренко, Коновалов, 2010: 16.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗИН.

Распространение. Джанкойский р-н, с. Лобаново.

***C. peltarius* (Schreber, 1784)**

Сып. *Crabro patellatus* Panzer, 1797; *Crabro dentipes* Panzer, 1797; *Crabro mediatum* Fabricius, 1798.

Лит. Маршаков, 1977: 868.

Материал. Не изучался.

Распространение. Крым (?).

***C. scutellatus* (von Scheven, 1781)**

Сып. *Crabro pterotus* Panzer, 1801; *Ceratocolus reticulatus* Lepeletier and Brullé, 1835.

Лит. Маршаков, 1977: 868; Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗИН.

Распространение. Крым (?).

Род *Crossocerus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835

***C. distinguendus* (A. Morawitz, 1866)**

Сып. *Crabro mucronatus* Thomson, 1870.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164; Dollfuss, 2006: 508.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Евпатория – Симферополь – Карадагский запов.

***C. elongatulus* (Vander Linden, 1829)**

Сyn. *Crossocerus varipes* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crossocerus affinis* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crossocerus luteipalpis* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crossocerus morio* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crossocerus pallidipalpis* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro brevis* Eversmann, 1849; *Crabro scutellaris* F. Smith, 1851; *Crabro sulcus* W. Fox, 1895; *Stenocrabro plesius* Rohwer, 1912.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164; Dollfuss, 2006: 509; Шоренко, Коновалов, 2010: 17.

Материал. Изучено 9 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ.

Распространение. Евпатория – г. Чатыр-Даг – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка.

***C. tarsatus* (Shuckard, 1837)**

Сyn. *Crossocerus palmatus* De Stefani Perez, 1884.

Лит. Шоренко, 2005 б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосия.

***C. (Ablepharipus) podagricus* (Vander Linden, 1829)**

Сyn. *Crossocerus vicinus* Dahlbom, 1842; *Crabro snoflaki* Zavadil, 1948.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164; Dollfuss, 2006: 512; Шоренко, Коновалов, 2010: 17.

Материал. Изучено 7 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ.

Распространение. Симферополь – Карадагский запов.

***C. (Acanthocrabro) vagabundus* (Panzer, 1798)**

Сyn. *Crabro varus* Panzer, 1799; *Crabro bojus* Schrank, 1802; *Blepharipus quinquetaculatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crossocerus lefebvrei* Lepeletier et Brullé, 1835; *Corenocrabro ectemiformis* Tsuneki, 1974.

Лит. Шоренко, 2005б: 165; Dollfuss, 2006: 514; Шоренко, Коновалов, 2010: 17

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Севастополь – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Перевальное – с. Краснолесье – Белогорский р-н, с. Карасёвка.

***C. (Blepharipus) barbipes* (Dahlbom, 1845)**

Сyn. *Crabro ater* Cresson, 1865; *Crabro hirtipes* A. Morawitz, 1866; *Dolichocrabro wickhamii* Ashmead, 1899.

Лит. Шоренко, 2005б: 164; Dollfuss, 2006: 507.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Ялта – Крымский запов.

***C. (Blepharipus) binotatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835**

Сyn. *Crabro monstrosus* Dahlbom, 1845; *Crabro confusus* Schulz, 1906.

Лит. Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Краснолесье.

***C. (Blepharipus) capitosus* (Shuckard, 1837)**

Сyn. *Crabro annulus* Dahlbom, 1839.

Лит. Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ИЗШК.

Распространение. Джанкойский р-н, с. Целинное.

***C. (Blepharipus) cetratus* (Shuckard, 1837)**

Сyn. *Crabro vanderlindenii* Dahlbom, 1839; *Crabro dilatatus* Herrich-Schaeffer, 1841; *Crabro inornatus* Matsumura, 1912; *Crossocerus dentsukanus* Tsuneki, 1976.

Лит. Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Крымский запов.

C. (Blepharipus) dimidiatus (Fabricius, 1781)

Сып. *Crabro subpunctatus* Rossi, 1790; *Crabro signatus* Olivier, 1792; *Crabro sexmaculatus* Olivier, 1792; *Crabro serripes* Panzer, 1797; *Crabro notatus* Illiger, 1807; *Blepharipus pauperatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835.

Лит. Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Краснолесье.

C. (Blepharipus) heydeni Kohl, 1880

Сып. *Crabro sutshanicus* Gussakovskij, 1932; *Crabro hedgreni* Kjellander, 1954; *Crossocerus murotai* Tsuneki, 1992.

Лит. Dollfuss, 2006: 510.

Материал. Не изучался.

Распространение. Евпатория.

Crossocerus (Blepharipus) megacephalus (Rossi, 1790)

Сып. *Crabro bidens* Haliday, 1833; *Crossocerus niger* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crossocerus rufipes* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro laeviceps* F. Smith, 1856; *Crabro bison* A. Costa, 1884; *Coelocrabro leucostomoides* Richards, 1935.

Лит. Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Ялтинский г-с, пгт. Никита.

C. (Blepharipus) walkeri (Shuckard, 1837)

Сып. *Crabro geniculatus* Shuckard, 1837; *Crabro cloeovorax* Nielson, 1901.

Лит. Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Белогорский р-н, с. Карасёвка.

C. (Hoplocrabro) quadrimaculatus (Fabricius, 1793)

Сып. *Crabro quadripunctatus* Fabricius, 1793; *Crabro murorum* Latreille, 1805; *Crabro levipes* Vander Linden, 1829; *Crossocerus bimaculatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro quinquetmaculatus* Dahlbom, 1838.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 18.

Материал. Изучено 8 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ.

Распространение. Алуштинский г-с, пгт. Рыбачье – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба.

Род Ectemnius Dahlbom, 1845

E. (s. str.) borealis (Zetterstedt, 1838)

Сып. *Crabro bipunctatus* Zetterstedt, 1838; *Crabro nigrinus* Herrich-Schaeffer, 1841; *Crabro parvulus* Packard, 1866; *Lindenius gredleri* Kohl, 1878; *Crabro proletarius* Mickel, 1916.

Лит. Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосийский г-с, Отузская дол.

E. (s. str.) dives (Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835)

Сып. *Solenius octonotatus* Lepeletier de Saint Fargeau et Brullé, 1835; *Crabro al-atulus* Dahlbom, 1839; *Crabro pictipes* Herrich-Schaeffer, 1841; *Solenius octavonotatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro auratus* F. Smith, 1856; *Crabro montanus* Cresson, 1865; *Crabro cristatus* Packard, 1866; *Crabro cubiceps* Packard, 1866; *Crabro heraclei* Rohwer, 1908.

Лит. Dollfuss, 2004b: 772; Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 18. Материал. Изучено 10 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Ялта – Крымский запов. – Симферополь – Белогорск – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба.

E. (s. str.) rugifer (Dahlbom, 1845)

Сyn. *Crabro rugifer* Dahlbom, 1845.

Лит. Пулавский, 1978: 272; Dollfuss, 2004b: 779; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ЛККШ.

Распространение. Евпатория – Ялта – Крымский запов. – Симферополь – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка.

E. (Clytochrysus) cavifrons (Thomson, 1870)

Сyn. *Crabro cavifrons* Thomson, 1870.

Лит. Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 18.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ.

Распространение. Крымский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка.

E. (Clytochrysus) lapidarius (Panzer, 1804)

Сyn. *Crabro sinuatus* Fabricius, 1804; *Crabro chrysostomus* Lepeletier de Saint Fargeau et Brullé, 1835; *Crabro comptus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro xylurgus* Shuckard, 1837; *Crabro interstinctus* F. Smith, 1851; *Crabro obscurus* F. Smith, 1856; *Crabro denticulatus* Packard, 1866; *Crabro gracilissimus* Packard, 1866; *Crabro effossus* Packard, 1866; *Crabro papagorum* Viereck, 1908.

Лит. Dollfuss, 2004b: 775; Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучено 56 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Крымский запов. – Ангарский пер. – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Пионерское – с. Краснолесье.

E. (Camerontus) nigratarsus (Herrich-Schaeffer, 1840)

Сyn. *Crabro trinotatus* A. Costa, 1867.

Лит. Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Белогорский р-н, с. Карасёвка.

E. (Clytochrysus) sexcinctus (Fabricius, 1775)

Сyn. *Crabro quadricinctus* Fabricius, 1787; *Sphex interruptefasciatus* Retzius, 1783; *Crabro tibialis* Olivier, 1792; *Crabro octomaculatus* Preysslner, 1793; *Crabro zonatus* Panzer, 1797; *Crabro vespiformis* Panzer, 1798; *Crabro flavipes* Lepeletier de Saint Fargeau et Brullé, 1835; *Crabro tetraedrus* Blanchard, 1840; *Crabro saundersi* R. Perkins, 1899; *Ectemnius yosemite* Pate, 1946.

Лит. Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Белогорский р-н, с. Карасёвка.

E. (Hypocrabro) confinis (Walker, 1871)

Сyn. *Ectemnius laevigatus* De Stefani Perez, 1884; *Crabro flavicollis* F. Morawitz, 1892; *Crabro hannonis* Gribodo, 1896.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 19.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Карадагский запов. – Феодосия – Ленинский р-н, с. Новоотрадное.

E. (Hypocrabro) continuus (Fabricius, 1804)

Сyn. *Crabro vagus* Fabricius, 1775; *Crabro sexmaculatus* Say, 1824; *Crabro fuscitarsis* Herrich-Schaeffer, 1841; *Crabro vagatus* F. Smith, 1869; *Crabro granulatus*

Walker, 1871; *Crabro rugosopunctatus* Taschenberg, 1875; *Crabro validus* De Stefani Perez, 1884; *Crabro sayi* Cockerell, 1910; *Solenius giffardi* Rohwer, 1917.

Лит. Dollfuss, 2004b: 769; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 19.

Материал. Изучено 44 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Бахчисарайский р-н, с. Партизанское – Ялта – Симферополь – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Крымский запов. – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – Белогорский р-н, пгт Радостное – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – Карадагский запов. – Феодосия – Опуцкий запов. – Джанкойский р-н, с. Целинное.

***E. (Hypocrabro) meridionalis* (A. Costa, 1871)**

Сyn. *Crabro finitimus* F. Morawitz, 1894; *Crabro impressus* Kohl, 1915.

Лит. Dollfuss, 2004b: 778; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 19.

Материал. Изучено 14 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Симферополь – Карадагский запов. – Феодосия – Опуцкий запов. – м. Казантип – Керчь.

***E. (Hypocrabro) rubicola* (Dufour and Perris, 1840)**

Сyn. *Crabro microstictus* Herrich-Schaeffer, 1841; *Crabro larvatus* Wesmael, 1852; *Crabro pumilus* A. Costa, 1871.

Лит. Dollfuss, 2004b: 779; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 19.

Материал. Изучен 21 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Крымский запов. – Симферополь – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба – Феодосия – Ленинский р-н, с. Новоотрадное.

***E. (Metacrabro) cephalotes* (Olivier, 1792)**

Сyn. *Crabro floralis* Olivier, 1792; *Crabro geniculatus* Olivier, 1792; *Crabro tibialis* Olivier, 1792; *Crabro striatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro ornatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro lindenius* Shuckard, 1837; *Crabro shuckardi* Dahlbom, 1839; *Crabro interruptus* Dahlbom, 1845; *Crabro fargeii* Smith, 1856; *Crabro aciculatus* Provancher, 1882; *Crabro ruthenicus* F. Morawitz, 1892.

Лит. Dollfuss, 2004b: 767; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – с. Перевальное – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба.

***E. (Metacrabro) fossorius* (Linnaeus, 1758)**

Сyn. *Crabro aspidiphorus* Schrank, 1802; *Solenius fuscipennis* Lepeletier de Saint Fargeau et Brullé, 1835; *Solenius grandis* Lepeletier de Saint Fargeau et Brullé, 1835; *Solenius tetraedrus* Dahlbom, 1845; *Crabro montanus* Gistel, 1857; *Crabro konozi* Kohl, 1905.

Лит. Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучено 20 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Ялта – Крымский запов. – Симферопольский р-н, с. Краснолесье.

***E. (Metacrabro) lituratus* (Panzer, 1805)**

Сyn. *Solenius petiolatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Ceratochilus fasciatus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835; *Crabro kollari* Dahlbom, 1845; *Crabro argenteus* Schenck, 1857; *Crabro vestitus* F. Smith, 1858; *Crabro intermedium* A. Morawitz, 1866; *Crabro luxuriosus* A. Costa, 1871.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучен 201 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Крымский запов. – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – Карадагский запов.

E. (Thyreocerus) crassicornis (Spinola, 1808)

Сyn. *Crabro hybridus* Eversmann, 1849; *Ectemnius punctulatus* De-Stefani, 1884; *Ectemnius siculus* De Stefani Perez, 1884.

Лит. Dollfuss, 2004b: 772; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165; Проценко, Горобчишин, 2013: 34.

Материал. Изучено 7 экз.; депонирован в ИЗШК, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Симферополь – Ялта – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – пгт Приветное – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба – Ленинский р-н, с. Золотое – м. Казантип.

Род *Entomognathus* Dahlbom, 1844

E. brevis (Vander Linden, 1829)

Сyn. *Crabro brevis* Vander Linden, 1829.

Лит. Маршаков, 1976а: 616; Шоренко, 2005б: 165.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ИЗШК, ТНУ.

Распространение. Белогорск – Ленинский р-н, пгт. Ленино.

E. schmiedeknechti (Kohl, 1905)

Сyn. *Crabro schmiedeknechti* Kohl, 1905.

Лит. Маршаков, 1976а: 617; Пулавский, 1978: 254.

Материал. Не изучался.

Распространение. Крым (?).

Род *Larra* Fabricius, 1793

***L. anathema (Rossi, 1790)* (рис. 2, 15)**

Сyn. *Larra ichneumoniformis* Fabricius, 1793; *Pompilus teutonius* Fabricius 1804; *Tachytes grandis* Chevriar, 1872.

Лит. Вобленко, 1994д: 214; Шоренко, 1999: 127; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 163; Котенко, Вобленко, 2009в: 242; Семик, Могильная, 2010: 98; Шоренко, Коновалов, 2010: 20.

Материал. Изучено 8 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Севастопольский г-с (?) – Судак – Карадагский запов. – Феодосия – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Золотое – с. Курортное – с. Соляное.

Род *Lestica* Billberg, 1820

L. alata (Panzer, 1797)

Сyn. *Crabro alatus* Panzer, 1797; *Crabro basalis* F. Smith, 1856; *Lestica spinicollis* Tsuneki, 1976.

Лит. Dollfuss, 2004b: 782; Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ЗИН, ИЗШК, ТНУ.

Распространение. Саки – Черноморский р-н, с. Оленёвка – Раздольненский р-н, с. Чернышово – Симферополь – Кировский р-н, Старый Крым – Керченский п-ов (?).

L. clypeata (Shreber, 1759)

Сyn. *Apis clypeata* Schreber, 1759; *Crabro vexillatus* Panzer, 1797.

Лит. Маршаков, 1975: 151; Dollfuss, 2004b: 783; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 165; Шоренко, Коновалов, 2010: 20.

Материал. Изучено 96 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Севастополь – м. Ай-Тодор – Крымский запов. – Алуштинский г-с, пгт Изобильное – пгт Рыбачье – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – с. Пионерское – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Феодосийский г-с, пгт Щebetовка – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба – Опуцкий запов. – Керчь.

***L. subterranea* (Fabricius, 1775)**

Сып. *Crabro subterraneus* Fabricius, 1775; *Crabro philanthoides* Panzer, 1801.

Лит. Шоренко, 2005б: 166 как *L. subterranea subterranea* (Fabr.).

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Опуцкий запов.

Род *Lindenius* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835

***L. albilabris* (Fabricius, 1793)**

Сып. *Crabro albilabris* Fabricius, 1793; *Crabro aenescens* Dahlbom, 1839.

Лит. Шоренко, 2005б: 166; Dollfuss, 2006: 523.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ИЗШК, ТНУ.

Распространение. Евпатория – Ялта – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Симферополь – Белогорск – Красногвардейский р-н, с. Калинино – Первомайский р-н, пгт Первомайское – Керчь.

***L. ibex* (Kohl, 1883)**

Лит. Пулавский, 1978: 256.

Материал. Не изучался.

Распространение. Крым (?).

***L. mesopleuralis* (F. Morawitz, 1890)**

Сып. *Crabro mesopleuralis* F. Morawitz, 1890.

Лит. Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. м. Казантип – Симферопольский р-н, с. Сергеевка – Нижнегорский р-н, с. Пены – Первомайский р-н, с. Правда.

Род *Liris* Fabricius, 1804

***L. niger* (Fabricius, 1775)**

Сып. *Larra pompiliformis* Panzer, 1806–1809; *Anoplius uniocellatus* Dufour, 1833; *Notogonia nigra* Magretti, 1881; *Larra confusa* Radoszkowski, 1887; *Larra nigri-ventris* Cameron, 1889; *Tachytes germabensis* Radoszkowski, 1893; *Larra nana* Bingham, 1897; *Larra iridipennis* Cameron, 1900; *Notogonidea baguenai* Giner Mari, 1934.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 163; Шоренко, Коновалов, 2010: 21.

Материал. Изучено 16 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Краснолесье – г. Эчки-Даг – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щebetовка – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Опуцкий запов. – Ленинский р-н, с. Курортное.

Род *Oxybelus* Latreille, 1797

***O. latro* (Olivier, 1812)**

Лит. Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Опуцкий запов. – берег оз. Тобечикское.

***O. variegatus* (Wesmael, 1852)**

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ИЗШК, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Первомайский р-н, с. Правда – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – г. Демерджи – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Карадагский запов.

***O. uniglumis* (Linnaeus, 1758)**

Сyn. *Vespa uniglumis* Linnaeus, 1758.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Симферополь – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Карадагский запов.

***O. mucronatus* (Fabricius, 1793)**

Сyn. *Crabro mucronatus* Fabricius, 1793.

Лит. Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Опуцкий запов.

***O. subspinosus* (Klug, 1835)**

Лит. Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Опуцкий запов.

***O. quatuordecimnotatus* (Jurine, 1807)**

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Карадагский запов. – Опуцкий запов.

Род *Palarus* Latreille, 1802***P. variegatus* (Fabricius, 1781)**

Сyn. *Tiphia variegata* Fabricius, 1781.

Лит. Nemkov, 2005: 245 как *P. variegatus variegatus* (Fabr.); Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Опуцкий запов. – Ленинский р-н, с. Курортное.

Род *Pison* Jurine in Spinola, 1808***P. atrum* (Spinola, 1808)**

Сyn. *Alyson ater* Spinola, 1808; *Pison jurinei* Spinola, 1808; *Tachybulus niger* Latreille, 1809.

Лит. Гуссаковский, 1937: 628; Пулавский, 1978: 252; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – хр. Тепе-Оба – Феодосия.

Род *Prosopigastra* A. Costa, 1867***P. orientalis* (de Beaumont, 1947)**

Лит. Pulawski, 1979: 98; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Судакский г-с, пгт Новый Свет – Карадагский запов.

Род *Rhopalum* Stephens, 1829***Rh. austriacum* (Kohl, 1899)**

Сyn. *Crabro austriacus* Kohl, 1899.

Лит. Маршаков, 1976б: 106; Пулавский, 1978: 254.

Материал. Не изучался.

Распространение. Крым (?).

***Rh. beaumonti* (Móczár, 1957)**

Лит. Пулавский, 1978: 254.

Материал. Не изучался.

Распространение. Крым (?).

***Rh. clavipes* (Linnaeus, 1758)**

Суп. *Sphex clavipes* Linnaeus, 1758; *Crabro rufiventris* Panzer, 1799.

Лит. Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Крымский запов. – Ангарский пер.

Род *Solierella* Spinola, 1851***S. compedita* (Piccioli, 1869)**

Суп. *Silaon compeditus* Piccioli, 1869.

Лит. Гуссаковский, 1928а: 81; Пулавский, 1978: 227; Шоренко, 2005а: 99;

Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Карадагский запов.

***S. pisonoides* (S. Saunders, 1873)**

Суп. *Solierella paradoxa* Gussakovskij, 1928.

Лит. Гуссаковский, 1928б: 233; Пулавский, 1978: 227.

Материал. Не изучался.

Распространение. Карадагский запов.

Род *Tachysphex* Kohl, 1883***T. brevipennis* (Mercet, 1909)**

Суп. *Tachysphex minutus* Nurse, 1909; *Tachysphex lilliputianus* R. Turner, 1917;

Tachysphex fulvicornis R. Turner, 1918; *Atelosphex miscophoides* Arnold, 1923; *Atelosphex lugubris* Arnold, 1924; *Tachysphex imperfectus* de Beaumont, 1940; *Tachysphex rugosus* Gussakovskij, 1952; *Tachysphex heterochromus* de Beaumont, 1955; *Tachysphex rhodius* de Beaumont, 1960; *Tachysphex sinaiticus* Pulawski, 1964; *Tachysphex quadri-furci* Pulawski, 1971; *Tachysphex convexus* Pulawski, 1971.

Лит. Пулавский, 1978: 214 как *T. rugosus* Gus.; Шоренко, Коновалов, 2010: 22.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Опукский запов.

***T. brullii* (F. Smith, 1856)**

Суп. *Tachytes bicolor* Brullé, 1833; *Tachytes spoliatus* Giraud, 1863; *Tachytes brullei* Kirchner, 1867; *Tachytes rufipes* Aichinger, 1870; *Tachytes montanus* Radoszkowski, 1886; *Tachytes monticola* Dalla Torre, 1897.

Лит. Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Краснолесье.

***T. consocius* (Kohl, 1892)**

Суп. *Tachysphex cabrerai* Mercet, 1909; *Tachysphex minutulus* Arnold, 1923; *Tachysphex grandii* de Beaumont, 1965.

Лит. Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Карадагский запов.

***T. costae* (De Stefani, 1882)**

Суп. *Tachysphex laticeps* Arnold, 1924; *Tachysphex zarudnyi* Gussakovskij, 1933; *Tachysphex tadjikus* Gussakovskij, 1952; *Tachysphex costai canariensis* de Beaumont, 1968; *Tachysphex costai fertoni* Pulawski, 1971.

Лит. Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Карадагский запов.

***T. fulvitarsis* (A. Costa, 1867)**

Суп. *Tachytes acrobates* Kohl, 1878; *Tachytes strigosus* Mocsáry, 1879; *Tachytes erythrogaster* A. Costa, 1882; *Tachytes dubius* Radoszkowski, 1886.

- Лит. Шоренко, 2005б: 164; Шоренко, Коновалов, 2010: 22.
 Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ.
 Распространение. Ласпинская дол. – г. Эчки-Даг.
- T. incertus (Radoszkowski, 1877)*** (рис. 2.16)
 Syn. *Tachysphex pygidialis* Kohl, 1883; *Tachysphex nattereri* Kohl, 1888;
Tachysphex rufiventralis Ferton, 1905.
 Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 163; Шоренко, Коновалов, 2010: 23.
 Материал. Изучено 22 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ХЭО.
 Распространение. Евпатория – Карадагский запов. – Опукский запов. – Керчь.
- T. julliani (Kohl, 1883)***
 Syn. *Tachysphex semenovi* Gussakovskij, 1933.
 Лит. Шоренко, 2005б: 164; Шоренко, Коновалов, 2010: 23.
 Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ХЭО.
 Распространение. г. Эчки-Даг – Карадагский запов.
- T. latifrons (Kohl, 1884)***
 Syn. *Tachysphex cyrenaicus* de Beaumont, 1947.
 Лит. Шоренко, Коновалов, 2010: 23.
 Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.
 Распространение. Феодосия.
- T. mediterraneus (Kohl, 1883)***
 Syn. *Tachysphex collaris* Kohl, 1898; *Tachysphex lanatus* Arnold, 1947.
 Лит. Шоренко, 2007а: 258.
 Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.
 Распространение. Керчь.
- T. mocsaryi (Kohl, 1884)***
 Syn. *Tachysphex algirus* Kohl, 1892.
 Лит. Шоренко, 2007а: 258.
 Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ.
 Распространение. Феодосия – Керчь.
- T. nitidior (Beaumont, 1940)***
 Лит. Шоренко, 2005б: 164 как *T. obscuripennis gibbus* Kohl; Шоренко, 2007а: 257 как *T. obscuripennis gibbus* Kohl; Шоренко, Коновалов, 2010: 23.
 Материал. Изучено 70 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО.
 Распространение. Феодосия – Ленинский р-н, пгт Щёлкино – Опукский запов. – Керчь.
- T. nitidus (Spinola, 1805)***
 Syn. *Tachytes ibericus* de Saussure, 1867.
 Лит. Шоренко, 2005б: 164.
 Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.
 Распространение. Карадагский запов.
- T. panzeri (Vander Linden, 1829)***
 Syn. *Lyrops rufiventris* Spinola, 1839; *Tachytes oraniensis* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Tachytes aurifrons* Lucas, 1849; *Tachytes discolor* Frivaldszky, 1877; *Tachytes pulverosus* Radoszkowski, 1886; *Tachytes ceylonicus* Cameron, 1900; *Tachytes aurifrons* Cameron, 1900; *Tachysphex ablatus* Nurse, 1909.
 Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 163; Шоренко, Коновалов, 2010: 23.
 Материал. Изучено 9 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ХЭО.
 Распространение. Евпатория – Карадагский запов. – Опукский запов. – Керчь.

***T. pompiliformis* (Panzer, 1805)**

Суп. *Tachytes nigripennis* Spinola, 1808; *Larra dimidiata* Panzer, 1809; *Larra jokischiana* Panzer, 1809; *Larrada parvula* Cresson, 1865; *Larra quebecensis* Provancher, 1882; *Tachysphex decorus* W. Fox, 1894; *Tachysphex tenuipunctus* W. Fox, 1894; *Tachysphex consimilis* W. Fox, 1984; *Tachysphex rufoniger* Bingham, 1897; *Tachysphex projectus* Nurse, 1903; *Tachysphex argyrotrichus* Rohwer, 1911; *Tachysphex granulatus* Mickel, 1916;

Tachysphex erythraeus Mickel, 1916; *Tachysphex angularis* Mickel, 1916.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Крымский запов. – Карадагский запов.

***T. psammobius* (Kohl, 1880)**

Суп. *Tachysphex asperatus* W. Fox, 1894; *Tachysphex sculptilis* W. Fox, 1894; *Tachysphex nigrescens* Rohwer, 1908; *Tachysphex sphaecodoides* Rohwer, 1911.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Карадагский запов.

Род *Tachytes* Panzer, 1806***T. etruscus* (Rossi, 1790)**

Суп. *Tachytes argentatus* Brullé, 1832.

Лит. Шоренко, 2005б: 163.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Ленинский р-н, с. Новоотрадное

***T. matronalis* (Dahlbom, 1845)**

Суп. *Tachytes obesus* Kohl, 1884.

Лит. Пулавский, 1978: 224; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 163.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Карадагский запов.

***T. panzeri* (Dufour, 1841)**

Суп. *Pompilus tricolor* Panzer, 1801; *Tachytes obsoletus* Schenck, 1857; *Tachytes euroaeus* Kohl, 1883.

Лит. Шоренко, Коновалов, 2010: 23.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосийский г-с, Лисья бух.

Род *Trypoxylon* Latreille, 1796***T. attenuatum* (F. Smith, 1851)**

Суп. *Trypoxylon hannibalis* Gribodo, 1894.

Лит. Антропов, 1991: 682; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164; Шоренко, Коновалов, 2010: 23.

Материал. Изучено 9 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Белогорский р-н, г. Белая скала (Ак-Кая) – г. Кубалач – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – Феодосия.

***T. clavicerum* (Lepeletier de Saint Fargeau et Audinet-Serville, 1828)**

Суп. *Trypoxylon tibiale* Zetterstedt, 1840; *Trypoxylon batumicum* Антропов, 1985.

Лит. Гуссаковский, 1936: 662; Шоренко, 2007а: 258; Шоренко, Коновалов, 2010: 23.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Севастопольский г-с, ст. Бельбек – Феодосийский г-с, Отузская дол. – пгт Щебетовка.

***T. deceptorium* (Antropov, 1991)**

Лит. Антропов, 1991: 676; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Саки – Севастополь – Ласпинская дол. – Семидворье – Симферопольский р-н, с. Перевальное – Белогорский р-н, с. Карасёвка – г. Белая скала – Судак – Карадагский запов. – Феодосия – Джанкойский р-н, с. Целинное – Армянск.

***T. figulus* (Linnaeus, 1758)**

Суп. *Sphex fuliginosus* Scopoli, 1763; *Trypoxylon apicale* W. Fox, 1891; *Trypoxylon fieuzeti* Giner Mari, 1959.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164; Иванов и др., 2009: 218; Шоренко, Коновалов, 2010: 24.

Материал. Изучено 18 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Ялта – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – Феодосия.

***T. kolazyi* (Kohl, 1893)**

Суп. *Trypoxylon backi* Sandhouse, 1940.

Лит. Гуссаковский, 1936: 667; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Красногвардеский р-н, с. Салгирка – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Карадагский запов.

***T. medium* (de Beaumont, 1945)**

Лит. Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ИЗШК.

Распространение. Джанкойский р-н, с. Целинное.

***T. minus* (de Beaumont, 1945)**

Лит. Шоренко, 2005б: 164.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Феодосия.

***T. scutatum* (Chevrier, 1867)**

Суп. *Trypoxylon ammophiloides* A. Costa, 1867; *Trypoxylon scutigerum* Taschenberg, 1881; *Trypoxylon quartinae* Gribodo, 1884.

Лит. Гуссаковский, 1936: 647; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 164; Шоренко, Коновалов, 2010: 24.

Материал. Изучено 22 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Севастопольский г-с, ст. Бельбек – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Карадагский запов. – Феодосия.

***T. rubiginosum* (Gussakovskij, 1936)**

Суп. *Trypoxylon adzharcicum* Antropov, 1984.

Лит. Антропов, 1989: 57.

Материал. Не изучался.

Распространение. Белогорский р-н, с. Межгорье.

Подсем. Pemphredoninae**Род *Diodontus* Curtis, 1834*****D. brevilabris* (Beaumont, 1967)**

Лит. Budris, 1998: 82.

Материал. Не изучался.

Распространение. Карадагский запов. – Кировский р-н, берег оз. Сиваш.

***D. luperus* (Shuckard, 1837)**

Лит. Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ИЗШК.

Распространение. г. Белая скала (Ак-Кая) – Кировский р-н, Старый Крым – м. Казантип.

***D. minutus* (Fabricius, 1793)**Суп. *Crabro minutus* Fabricius, 1793; *Xylocelia franclemonti* Krombein, 1939.

Лит. Шоренко, 2005б: 166; Шоренко, 2005б: 166; Шоренко, Коновалов, 2010: 24.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ.

Распространение. Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Феодосия.

Род *Entomosericus* Dahlbom, 1845***E. concinnus* (Dahlbom, 1845)**

Лит. Schmid-Egger, 2000: 360; Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучено 13 экз.; депонирован в ЗИН, ТНУ.

Распространение. Евпатория – Симферополь – Первомайский р-н, с. Правда – Судак – Феодосийский г-с, Отузская дол. – м. Казантип – Керчь.

Род *Mimesa* Shuckard, 1937***M. bicolor* (Jurine, 1807)**Суп. *Psen bicolor* Jurine, 1807.

Лит. Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ИЗШК.

Распространение. Алуштинский г-с, пгт Рыбачье.

***M. crassipes* (A. Costa, 1871)**Суп. *Psen ochropterus* A. Costa, 1869; *Mimesa carbonaria* A. Costa, 1867; *Mimesa costae* Ed. André, 1888; *Mimesa helvetica* Tournier, 1889; *Psen lixivius* Tournier, 1889; *Mimesa pannonica* Maidl, 1914.Лит. Гуссаковский, 1937: 686 как *P. ochropterus* Costa; Гуссаковский, 1937: 687 как *P. lixivius* Tourn.

Материал. Не изучался.

Распространение. Севастопольский г-с, берег р. Альма – ст. Бельбек – Кировский р-н, г. Старый Крым – Карадагский запов.

***M. nigrita* (Eversmann, 1849)**Суп. *Psen beckeri* Tournier, 1889; *Mimesa brevis* Maidl, 1914.Лит. Гуссаковский, 1937: 688 как *P. beckeri* Tourn.

Материал. Не изучался.

Распространение. Джанкой.

Род *Mimumesa* Malloch, 1933***M. unicolor* (Vander Linden, 1829)**Суп. *Mimesa borealis* Dahlbom, 1842; *Mimesa palliditarsis* E. Saunders, 1904; *Psen oresterus* van Lith, 1976.Лит. Гуссаковский, 1937: 662 как *P. unicolor* Lind.

Материал. Не изучался.

Распространение. Крым (?).

Род *Passaloecus* Shuckard, 1837***P. corniger* (Shuckard, 1837)**

Лит. Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Карадагский запов.

***P. pictus* (Ribaut, 1952)**

Лит. Шоренко, 2007а: 257.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосийский г-с, Отузская дол.

***P. brevilabris* (Wolf, 1958)**

Лит. Шоренко, Коновалов, 2010: 25.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Евпатория – Карадагский запов.

Род *Pemphredon* Latreille, 1796***P. austriaca* (Kohl, 1888)**Syn. *Diphlebus austriacus* Kohl, 1888.

Лит. Шоренко, Коновалов, 2010: 26.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Карадагский запов.

***P. inornata* (Say, 1824)**

Лит. Шоренко, Коновалов, 2010: 26.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосийский г-с, пгт Коктебель – хр. Тепе-Оба.

***P. lethifer* (Shuckard, 1837)**Syn. *Cemonus lethifer* Shuckard, 1837.

Лит. Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 166; Шоренко, Коновалов, 2010: 26.

Материал. Изучено 39 экз.; депонирован в ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – Белогорский р-н, с. Карасёвка – с. Криничное – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – Отузская дол. – хр. Тепе-Оба – Феодосия – м. Казань – Керчь – Джанкой.

***P. lugubris* (Fabricius, 1793)**Syn. *Crabro lugubris* Fabricius, 1793; *Pemphredon concolor* Say, 1824; *Pemphredon ocellaris* Gimmerthal, 1836; *Pemphredon luctuosa* Shuckard, 1937.

Лит. Dollfuss, 2001: 272; Шоренко, 2005б: 166; Шоренко, Коновалов, 2010: 26.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. Белогорский р-н, с. Карасёвка – г. Белая Скала – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба.

Род *Psen* Latreille, 1796***P. ater* (Olivier, 1792)**Syn. *Crabro ater* Olivier, 1792.

Лит. Шоренко, 2007а: 257.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосия.

Род *Psenulus* Kohl, 1897***P. concolor* (Dahlbom, 1843)**Syn. *Psen intermedius* Schenck, 1857; *Psen ambiguus* Schenck, 1857.

Лит. Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ИЗШК.

Распространение. г. Чатыр-Даг.

***P. fuscipennis* (Dahlbom, 1843)**Syn. *Psen nylanderi* Dahlbom, 1845; *Psen dufouri* Dahlbom, 1845; *Psen nigratus* Brischke, 1862; *Psen procerus* A. Costa, 1867.

Лит. Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 166; Иванов и др., 2009: 218; Martynova, Fateryga, 2014: 11.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Ялта – Карадагский запов.

***P. laevigatus* (Schenck, 1857)**

Сып. *Psen distinctus* Chevriér, 1870; *Psenulus fuscipes* Tsuneki, 1959.

Лит. Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Севастополь.

***P. pallipes* (Panzer, 1798)**

Сып. *Trypoxylon atratum* Fabricius, 1804; *Psen montanus* A. Costa, 1861; *Psen haemorrhoidalis* A. Costa, 1867; *Psen minutus* Tournier, 1889; *Psen chevrieri* Tournier, 1889; *Psen nigricornis* Tournier, 1889; *Psen pygmaeus* Tournier, 1889; *Psenulus rubicola* Harttig, 1931; *Psenulus puncticeps* Gussakovskij, 1932; *Psenulus brevitarsis* Merisuo, 1937; *Psenulus gussakovskij* van Lith, 1973.

Лит. Dollfuss, 2004а: 114; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 166.

Материал. Изучено 15 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Евпаторийский г-с, берег оз. Догузлав – Бахчисарайский р-н, с. Самохвалово – Ялтинский горно-лесной запов. – Ялтинский г-с, пгт Кореиз – Крымский запов. – г. Чатыр-Даг – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Пионерское – Карадагский запов.

***P. schencki* (Tournier, 1889)**

Сып. *Psen simplex* Tournier, 1889; *Psen longulus* Tournier, 1889.

Лит. Шоренко, 2007а: 257.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Карадагский запов. – Феодосия.

Род *Stigmaeus* Panzer, 1804

***S. solskyi* (A. Morawitz, 1864)**

Сып. *Stigmaeus europaeus* Tsuneki, 1954; *Stigmaeus verhoeffi* Tsuneki, 1954.

Лит. Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 166; Шоренко, Коновалов, 2010: 27.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Феодосийский г-с, пгт. Щебетовка – Отузская дол. – хр. Тепе-Оба.

Подсем. Astatinae

Род *Astata* Latreille, 1797

***A. costae* (A. Costa, 1867)**

Сып. *Astata costae* Piccioli, 1867; *Astata gracilis* Gussakovskij, 1927.

Лит. Гуссаковский, 1927: 291 как *A. gracilis* Gus.

Материал. Не изучался.

Распространение. Евпатория – Севастополь.

***A. boops* (Schrank, 1781)**

Сып. *Sphex boops* Schrank, 1781; *Tiphia abdominalis* Panzer, 1798; *Larra pompiliiformis* Panzer, 1804; *Dimorpha oculata* Jurine, 1807; *Astata victor* Curtis, 1829; *Astata vanderlindeni* Robert, 1833; *Astata fuscipes* Robert, 1833; *Astata agilis* F. Smith, 1875.

Лит. Гуссаковский, 1927: 284; Шоренко, 2005а: 166; Шоренко, 2005б: 99; Шоренко, Коновалов, 2010: 12; Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Изучено 32 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Краснопереконский р-н, пгт Красноармейское – п-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Громово – Евпатория – Ялта – запов. «Мыс Мартъян» – Алуштинский г-с, пгт Изобильное – пгт Рыбачье – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – хр. Тепе-Оба – Карадагский запов. – Опуцкий запов. – берег оз. Тобечикское – Ленинский р-н, с. Золотое.

***A. brevitarsis* (Pulawski, 1958)**

Лит. Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Не изучался.

Распространение. Симферополь – Опуцкий запов.

***A. jucunda* (Pulawski, 1959)**

Лит. Пулавский, 1978: 229; Шоренко, Коновалов, 2010: 12; Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба – Феодосия – Первомайский р-н, с. Правда.

***A. kashmirensis* (Nurse, 1909)**

Лит. Шоренко, 2007а: 257; Шоренко, Коновалов, 2010: 13; Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Изучено 7 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Красноперекоский р-н, с. Красноармейское – Черноморский р-н, с. Медведово – Первомайский р-н, с. Правда – берег оз. Донузлав – верховья р. Альма – Симферопольский р-н – Алуштинский г-с, пгт Изобильное – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – Феодосия – Опуцкий запов.

***A. miegii scapularis* (Kohl, 1889)**Syn. *Astata scapularis* Kohl, 1889.Лит. Гуссаковский, 1927: 283 как *A. scapularis* Kohl; Шоренко, 2005б: 166; Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Изучено 9 экз.; депонирован в ЗИН, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Севастополь.

***A. minor* (Kohl, 1885)**

Лит. Гуссаковский, 1927: 288; Шоренко, Коновалов, 2010: 13; Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Первомайский р-н, с. Правда – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Евпатория – Севастополь – Симферополь – Карадагский запов. – Феодосия – Опуцкий запов.

***A. rufipes* (Mocsáry, 1883)**

Лит. Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Не изучался.

Распространение. Симферополь.

Род *Dryudella* Spinola, 1843***D. tricolor* (Vander Linden, 1829)**Syn. *Astata tricolor* Vander Linden, 1829; *Dryudella ghilianii* Spinola, 1843; *Dimorpha cincta* Spinola, 1834; *Dryudella spinolae* A. Costa, 1867; *Dryudella spinolae* A. Costa, 1867; *Astata calopteryx* Gussakovskij, 1952.

Лит. Гуссаковский, 1927: 18; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 166; Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК.

Распространение. Красноперекоский р-н, Красноармейское – Евпатория – Севастополь – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Карадагский запов. – Джанкой.

Подсем. Mellininae**Род *Mellinus* Fabricius, 1790*****M. arvensis* (Linnaeus, 1758)**Syn. *Vespa arvensis* Linnaeus, 1758.

Лит. Шоренко, 2005б: 166; Шоренко, Коновалов, 2010: 24; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Краснолесье – Алуштинский г-с, с. Зеленогорье.

Подсем. Vembicinae

Род *Ammatomus* A. Costa, 1859

***A. coarctatus* (Spinola, 1808)**

Сып. *Gorytes coarctatus* Spinola, 1808; *Gorytes handlirschi* F. Morawitz, 1890; *Gorytes mavromoustakisi* Balthasar, 1954; *Gorytes mitjaevi* Kazenas, 1972.

Лит. Немков, 1995б: 183, Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 167; Шоренко, Коновалов, 2010: 13; Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Изучено 35 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Бахчисарайский р-н, пгт Куйбышево – м. Ай-Тодор – м. Айя – м. Сарыч – Ялтинский запов. – зак. Канака – Судак – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – Отузская дол. – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Ленинский р-н, пгт Курортное.

***A. rogenhoferi* (Handlirsch, 1888)**

Сып. *Gorytes rogenhoferi* Handlirsch, 1888.

Лит. Немков, 1995б: 183; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 167; Шоренко, Коновалов, 2010: 14; Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Изучено 22 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Адымчокракская дол. – Севастопольский г-с, м. Херсонес – Севастополь – Симферопольский р-н, с. Марьино – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Карадагский запов. – Тихая бух. – Феодосия – м. Казантип – Ленинский р-н, Осовинская степь – с. Новоотрадное – с. Мысовое – с. Золотое – Джанкой.

Род *Argogorytes* (Ashmead, 1899)

***A. fargei* (Shuckard, 1837)**

Сып. *Gorytes fargei* Shuckard, 1837; *Gorytes croceipes* Eversmann, 1849; *Argogorytes mongolensis* Tsuneki, 1971; *Argogorytes przewalskyi* Kazenas, 1971.

Лит. Немков, 1995в: 133; Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Не изучался.

Распространение. Севастополь – м. Айя – Симферополь – Опукский запов.

Род *Bembecinus* A. Costa, 1859

***B. tridens* (Fabricius, 1781)**

Сып. *Vespa tridens* Fabricius, 1781; *Crabro cinctus* Rossi, 1790; *Mellinus repandus* Panzer, 1801; *Stizus sinuatus* Latreille, 1805; *Stizus satsumanus* Sonan, 1934; *Stizus errans* Kohl: Ferton, 1912.

Лит. Schmid-Egger, 2004: 36; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167; Шоренко, Коновалов, 2010: 14; Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Изучено 17 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Сакский р-н, с. Поповка – с. Новофёдоровка – Евпатория – Бахчисарайский р-н, ур. Шелковичное – Симферополь – Ялта – м. Мартыан – м. Айя – Ялтинский запов. – Алушта – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Крымский запов. – зак. Канака – р. Ворон – Карадагский запов. – Феодосия – Керчь.

Род *Bembix* Fabricius, 1775

***B. bidentata* (Vander Linden, 1829)**

Сып. *Bembex dalmatica* Kriechbaumer, 1869.

Лит. Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Не изучался.

Распространение. Лисья бух. – Ленинский р-н, с. Золотое.

***B. cinctella* (Handlirsch, 1893)**

Лит. Шоренко, 2003: 97 как *B. cinctella cinctella* Handl.; Шоренко, 2005а: 98 как *B. cinctella cinctella* Handl.; Иванов и др., 2009: 42; Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Изучено 36 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Евпатория – Симферополь – Судакский г-с, пгт Солнечная дол. (деревня Козы) – Феодосийский г-с, Отузская дол. – пгт Коктебель.

***B. gracilis* (Handlirsch, 1893)**

Лит. Шоренко, 2003: 97; Шоренко, 2005а: 98; Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Феодосийский г-с, Отузская дол. – Карадагский запов.

***B. integra* (Panzer, 1805)**

Сын. *Bembex cristata* Mocsáry, 1883.

Лит. Проценко и др., 2014: 27.

Материал. Не изучался.

Распространение. Симферополь.

***B. megerlei* (Dahlbom, 1845)**

Сын. *Bembex sarafschani* Radoszkowski, 1877.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 168; Проценко и др., 2014: 30.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. берег оз. Доузлав – Евпатория, ур. Кара-Тобе – Евпаторийский г-с, берег оз. Сасык – Карадагский запов. – Ленинский р-н, с. Соляное – с. Золотое.

***B. oculata* (Panzer, 1801)** (рис. 2, 17)

Сын. *Bembex latreillii* Lepeletier, 1845; *Bembex neglecta* Dahlbom, 1845; *Bembex ocellata* Dahlbom, 1845; *Bembex panzeri* Handlirsch, 1893; *Bembex hispanica* Mercet, 1904; *Bembex ebusiana* Giner Marí, 1934.

Лит. Шоренко, 2003: 97; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 168; Шоренко, Коновалов, 2010: 14; Проценко и др., 2014: 30.

Материал. Изучено 45 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Красноперекоский р-н, с. Таврическое – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – с. Портовое – м. Стерегущий – Черноморский р-н, с. Медведово – Севастополь – Евпатория – берег оз. Сасык – ур. Кара-Тобе – Бахчисарайский р-н, с. Речное – Симферополь – Судакский г-с, с. Солнечная Дол. – пгт Новый Свет – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Карадагский запов. – пгт Коктебель – Феодосия – Ленинский р-н, пгт Щёлкино – Опуцкий запов. – пгт Курортное – Керчь.

***B. olivacea* (Fabricius, 1787)**

Сын. *Bembex senilis* Fabricius, 1804; *Bembex mediterranea* Handlirsch, 1893; *Bembex taroccana* Mercet, 1905; *Bembex pardoii* Giner Marí, 1945.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 168; Проценко и др., 2014: 30.

Материал. Изучено 8 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. м. Стерегущий – Евпатория – Карадагский запов. – Опуцкий запов.

***B. pallida* (Radoszkowski, 1877)**

Лит. Проценко и др., 2014: 30.

Материал. Не изучался.

Распространение. П-ов Тарханкут.

***B. rostrata* (Linnaeus, 1758)**

Сын. *Apis rostrata* Linnaeus, 1758; *Vespa armata* Sulzer, 1776; *Apis rostrata* Gmelin, 1790; *Bembex vidua* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Bembex dissecta* Dahlbom, 1845; *Bembex gallica* Mocsáry, 1883; *Bembex paradoxa* Giner Marí, 1943.

Лит. Шоренко, 2005б: 168; Иванов и др., 2009: 42; Проценко и др., 2014: 30.
Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведово – берег оз. Сасык – Евпатория – берег оз. Сасык – Симферополь – Лисья бух. – Ленинский р-н, с. Новоотрадное – с. Курортное – с. Золотое.

***B. turca* (Dahlbom, 1845)**

Сып. *Bembex melaena* F. Smith, 1856.

Лит. Проценко и др., 2014: 30.

Материал. Не изучался.

Распространение. Евпатория – Сакский р-н, с. Поповка – с. Новофёдоровка – берег оз. Сасык – Опуцкий запов. – Ленинский р-н, с. Соляное.

Род *Brachystegus* A. Costa, 1859

***B. scalaris* (Illiger, 1807)**

Сып. *Nysson interruptus* Latreille, 1803; *Nysson scalaris* Illiger, 1807; *Nysson rufipes* Olivier, 1812; *Nysson auratus* Schummel, 1834; *Nysson dufourii* Dufour, 1841; *Nysson dufouri* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Nysson dufouri* Dahlbom, 1845; *Nysson dufourianum* Blanchard, 1849; *Nysson scalaris* var. *transcaspicus* Radoszkowski, 1893.

Лит. Немков, 2003: 3; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Бахчисарайский р-н, с. Самохвалово – с. Речное – Карадагский запов.

Род *Didineis* Wesmael, 1852

***D. clavimana* (Gussakovskij, 1937)**

Лит. Проценко и др., 2014: 26.

Материал. Не изучался.

Распространение. Бахчисарайский р-н, Речное.

Род *Gorytes* Latreille, 1805

***G. albidulus* (Lepeletier de Saint Fargeau, 1832)**

Сып. *Mellinus dissectus* Panzer, 1801; *Hoplisus albidulus* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832; *Euspongius albilabris* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832; *Gorytes elegans* F. Smith, 1856.

Лит. Немков, 1990: 686; Шоренко, 2005б: 167; Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. Белогорский р-н, с. Карасёвка – с. Криничное – Феодосийский г-с, Отузская дол.

***G. fallax* (Handlirsch, 1888)**

Лит. Schmidt Egger, 2002: 178.

Материал. Не изучался.

Распространение. Симферополь.

***G. foveolatus* (Handlirsch, 1888)**

Лит. Немков, 1990: 689; Schmidt Egger, 2002: 178; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 30.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Евпатория – Севастополь – Симферопольский р-н, с. Урожайное – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Тихая бух. – Лисья бух. – Карадагский запов. – Ленинский р-н, с. Золотое – с. Курортное.

***G. kohlii* (Handlirsch, 1888)**

Сып. *Gorytes kozlovi* Nesterov, 1993.

Лит. Пулавский, 1978: 201; Немков, 1990: 689; Nemkov, 1999: 3; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Ялта – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, Отузская дол.

***G. laticinctus* (Lepeletier de Saint Fargeau, 1832)**

Сyn. *Euspongius laticinctus* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832.

Лит. Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Краснолесье – Белогорский р-н, с. Карасёвка.

***G. nigrifacies* (Mocsáry, 1879)**

Сyn. *Hoplisis nigrifacies* Mocsáry, 1879.

Лит. Schmidt Egger, 2002: 181; Шоренко, 2003: 97; Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ТНУ.

Распространение. Севастополь – м. Айя – г. Чатыр Даг – Симферопольский р-н, с. Перевальное – с. Пионерское – Белогорский р-н, с. Карасевка – с. Криничное – Карадагский запов.

***G. pleuripunctatus* (A. Costa, 1859)**

Сyn. *Hoplisis pleuripunctatus* A. Costa, 1859; *Hoplisis pleuripunctatus* A. Costa var. *tirolensis* Kohl, 1880.

Лит. Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 167.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Карадагский запов.

***G. procrustes* (Handlirsch, 1888)**

Лит. Schmidt Egger, 2002: 183; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Евпатория – Белогорск – Карадагский запов.

***G. quadrifasciatus* (Fabricius, 1804)**

Сyn. *Mellinus quadrifasciatus* Fabricius, 1804; *Euspongius vicinus* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832; *Hoplisis montivagus* Mocsáry, 1878.

Лит. Schmidt Egger, 2002: 184.

Материал. Не изучался.

Распространение. Симферополь.

***G. quinquecinctus* (Fabricius, 1793)**

Сyn. *Mellinus quinquecinctus* Fabricius, 1793; *Gorytes proximus* Handlirsch, 1893.

Лит. Schmidt Egger, 2002: 185; Шоренко, 2007а: 258; Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Евпатория – Бахчисарайский р-н, пгт Научный – пгт Куйбышево – Ялта – Симферополь – Феодосия – Керчь.

***G. quinquefasciatus* (Panzer, 1798)**

Сyn. *Mellinus quinquefasciatus* Panzer, 1798; *Hoplisis lacordairei* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832; *Hoplisis anceps* Mocsáry, 1879; *Hoplisis quinquecinctus* varietas *geminatus* A. Costa, 1867; *Hoplisis quinquecinctus* varietas *geminatus* A. Costa, 1869.

Лит. Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Карадагский запов. – Опукский запов.

***G. sulcifrons* (A. Costa, 1869)**Сып. *Hoplisis sulcifrons* A. Costa, 1867.

Лит. Шоренко, 2005б: 167.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Бахчисарайский р-н, пгт Куйбышево.

Род *Harpactus* Shuckard, 1837***H. elegans* (Lepelletier de Saint Fargeau, 1832)**Сып. *Arpactus elegans* Lepelletier de Saint Fargeau, 1832.

Лит. Немков, 1996: 1208, Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. Симферополь – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Золотое.

***H. laevis* (Latreille, 1792)**Сып. *Mutilla laevis* Latreille, 1792.

Лит. Немков, 1996: 1207; Шоренко, 2005б: 167, Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗИН.

Распространение. Евпатория – м. Айя – Судак, р. Шелен.

***H. tauricus* (Radoszkowski, 1884)**Сып. *Harpactus sareptanus* Handlirsch, 1888, *Harpactus turcmenicus* Radoszkowski, 1893.

Лит. Radoszkowski, 1884: 27; Немков, 1996: 1212; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167, Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Камышинка – зак. Канака – Лисья бух. – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, хр. Тепе-Оба.

***H. transiens* (A. Costa, 1887)**Сып. *Gorytes consanguineus* Handlirsch, 1888.Лит. Nemkov, 1997: 19 как *H. consanguineus* (Handl.); Шоренко, 2005б: 167 как *H. elegans* (Lep.); Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Симферополь – Ялта – Карадагский запов.

Род *Hoplisoides* Gribodo, 1884***H. latifrons* (Spinola, 1808)**Сып. *Gorytes latifrons* Spinola, 1808; *Hoplisis pulchellus* Wesmael, 1852; *Hoplisis minutus* Mocsáry, 1879.

Лит. Немков, 1995б: 135; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167; Шоренко, Коновалов, 2010: 15, Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО.

Распространение. Севастопольский г-с, Балаклава – Симферопольский р-н, с. Урожайное – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, пгт Щebetовка – Отузская дол.

***H. punctuosus* (Eversmann, 1849)**Сып. *Hoplisis punctuosus* Eversmann, 1849; *Hoplisis punctatus* Kirschbaum, 1853; *Hoplisis crassicornis* A. Costa, 1859; *Hoplisis maculipennis* Giraud in Frauenfeld, 1861; *Gorytes ibericus* Mercet, 1906.

Лит. Немков, 1995в: 134, Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Не изучался.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведово – Симферополь – Судак – Опукский запов.

Род *Nysson* Latreille, 1802***N. (s. str.) dimidiatus* (Jurine, 1807)**

Сyn. *Nysson wesmaeli* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Nysson distinguendus* Chevri er, 1867; *Nysson susterai* Zavadil, 1951.

Лит. Немков, 2008: 218.

Материал. Не изучался.

Распространение. Севастополь.

***N. (s. str.) fulvipes* (A. Costa, 1859)**

Лит. Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Не изучался.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпатория.

***N. (s. str.) guichardi* (de Beaumont, 1967)**

Лит. Немков, 2008: 219.

Материал. Не изучался.

Распространение. Севастополь.

***N. (s. str.) interruptus* (Fabricius, 1798)**

Сyn. *Mellinus interruptus* Fabricius, 1798.

Лит. Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Не изучался.

Распространение. П-ов Тарханкут.

***N. (s. str.) maculosus* (Gmelin, 1790)**

Сyn. *Sphex maculatus* Fabricius, 1787; *Mellinus dissectus* Panzer, 1800; *Nysson guttatus* Olivier, 1812; *Nysson omissus* Dahlbom, 1845; *Nysson lineolatus* Schenck, 1857; *Nysson dubius* A. Costa, 1859.

Лит. Шоренко, 2005б: 166; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – м. Айя – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Лисья бух.

***N. (s. str.) spinosus* (J. Forster, 1771)**

Сyn. *Crabro spinosus* Fabricius, 1775; *Mellinus tricinctus* Fabricius, 1793; *Vespa trilineata* Turton, 1802; *Nysson geniculatus* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Nysson malaisei* Gussakovskij, 1932.

Лит. Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Карадагский запов. – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг.

***N. (Synnevrus) decemmaculatus* (Spinola, 1808)**

Сyn. *Nysson variolatus* A. Costa, 1867; *Nysson curtulus* F. Morawitz, 1892; *Nysson topsus* Handlirsch, 1898.

Лит. Nemkov, 2001: 8 как *S. decemmaculatus* (Spin.); Шоренко, 2005а: 98 как *S. decemmaculatus* (Spin.); Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучено 10 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Севастополь – Судак – Карадагский запов. – Опукский запов.

***N. (Synnevrus) epeoliformis* (F. Smith, 1856)**

Сyn. *Synnevrus procerus* A. Costa, 1859; *Nysson notabilis* Handlirsch, 1895.

Лит. Пулавский, 1978: 210; Nemkov, 2001: 8 как *S. epeoliformis* (Smith); Шоренко, 2005а: 98 как *S. epeoliformis* (Smith); Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. м. Айя – Судак – Лисья бух. – Карадагский запов.

***N. (Synnevrus) militaris* (Gerstaecker, 1867)**Лит. Немков, 2001: 9 как *S. militaris* (Smith).

Материал. Не изучался.

Распространение. Севастополь.

Род *Lestiphorus* Lepeletier, 1832***L. bicinctus* (Rossi, 1794)**Сып. *Crabro bicinctus* Rossi, 1794.

Лит. Проценко и др., 2014: 31.

Материал. Не изучался.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Краснолесье.

Род *Olgia* Radoszkowski, 1877***O. helena* (de Beaumont, 1953)**

Лит. Немков, 1992: 948; Шоренко, 2005а: 97; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведово – Севастополь – ст. Бельбек – Алушта – Лисья бух. – Карадагский запов. – Опуцкий запов.

Род *Oryttus* Spinola, 1836***O. concinnus* (Rossi, 1790)**Сып. *Sphex concinnus* Rossi, 1790.

Лит. Пулавский, 1978: 201; Немков, 1992: 942; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Севастополь – Симферополь – Ялтинский г-с, пгт. Ко-реиз – Ялта – Никитский ботсад – Гурзуф – Карадагский запов.

Род *Psammaecius* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832***P. punctulatus* (Vander Linden, 1829)**Сып. *Gorytes punctulatus* Vander Linden, 1829.

Лит. Немков, 1995в: 136; Шоренко, 2005б: 167; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Симферополь – Симферопольский р-н, пгт Гвардейское – Лисья бух. – Карадагский запов. – Ленинский р-н, с. Золотое.

Род *Sphecius* Dahlbom, 1843***S. antennatus* (Klug, 1845)**Сып. *Larra antennata* Klug, 1845; *Stizus aberrans* Eversmann, 1849; *Sphecius antennatus* var. *impressus* Кокучев, 1909.

Лит. Немков, 1995б: 181; Шоренко, 2005б: 167; Иванов и др., 2009: 43; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучено 30 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Евпатория – Сакский р-н, с. Поповка – Ялта – Ялтинский запов. – м. Айя – Симферополь – Красногвардейский р-н, с. Салгирка – Советский р-н, пгт Советский – Кировский р-н, Старый Крым – Лисья бух. – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, Отузская дол. – Тихая бух. – Казантипский запов. – Джанкой – Опуцкий запов. – Ленинский р-н, с. Золотое.

***S. conicus* (Germar, 1817)**Сып. *Stizus conicus* Germar, 1817; *Stizus luniger* Eversmann, 1849.Лит. Шоренко, 2003: 98 как *S. conicus conicus* (Germar); Фатерыга, Иванов, 2011: 118; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Евпаторийский г-с, берег оз. Мойнаки – Феодосийский г-с, Лисья бух. – м. Казантип – Ленинский р-н, с. Золотое – Караларская степь – Опукский запов.

Род *Stizoides* Guérin-Méneville, 1844

***S. crassicornis* (Fabricius, 1787)**

Сyn. *Bembex rufipes* Olivier, 1789; *Pompilus alienus* Fischer-Waldheim, 1843; *Stizus fulvipes* Eversmann, 1846.

Лит. Шоренко, 2005б: 168; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Красноперекоский р-н, с. Таврическое – Сакский р-н, с. Поповка – Ленинский р-н, с. Марфовка – с. Осовины.

***S. melanopterus* (Dahlbom, 1845)**

Сyn. *Stizus melanopterus* Dahlbom, 1845; *Larra melanoptera* F. Smith, 1856; *Stizus concolor* Eversmann, 1849.

Лит. Шоренко, 2005 б: 168.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Опукский запов.

***S. tridentatus* (Fabricius, 1775)**

Сyn. *Larra bifasciata* Fabricius, 1798.

Лит. Вобленко, 1994з: 217; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 167; Сёмик, Могильная, 2010: 98; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Черноморский р-н, с. Громово – Евпатория – Первомайский р-н – Белогорский р-н, с. Криничное – Феодосия – Карадагский запов. – Казантипский запов. – Опукский запов.

Род *Stizus* Latreille, 1802

***S. bipunctatus* (F. Smith, 1856)**

Сyn. *Larra bipunctata* F. Smith, 1856.

Лит. Вобленко, 1994е: 215; Шоренко, 1999: 127; Шоренко, 2005а: 98; Шоренко, 2005б: 168; Котенко, Вобленко, 2009г: 243; Сёмик, Могильная, 2010: 98; Шоренко, Коновалов, 2010: 16; Немков, 2012: 57; Проценко и др., 2014: 32.

Материал. Изучено 8 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпатория – Симферопольский р-н, пгт Гвардейское – Карадагский запов. – Феодосия – Ленинский р-н, пгт Ленино – с. Курортное – с. Марфовка – Опукский запов. – Керчь.

***S. fasciatus* (Fabricius, 1781) (рис. 2.18)**

Сyn. *Stizus terminalis* Dahlbom, 1845.

Лит. Вобленко, 1994ж: 216; Шоренко, 2005б: 168; Котенко, Вобленко, 2009д: 244; Шоренко, Коновалов, 2010: 16; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучено 30 экз.; депонирован в ЛККШ, ХЭО, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Сакский р-н, с. Поповка – с. Новофёдоровка – Евпатория – Ялта – Ялтинский запов. – Лисья бух. – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Ленинский р-н, с. Золотое – с. Курортное – Опукский запов.

***S. perrisi* (Dufour, 1838)**

Лит. Шоренко, 2005б: 168; Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучено 9 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Евпатория – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Новотрадное – Керчь – Джанкойский р-н, ст. Солёное озеро.

***S. ruficornis* (J. Forster, 1771)**

Сып. *Vespa ruficornis* J. Forster, 1771; *Bembex ruficornis* Fabricius, 1787; *Stizus komarovi* Radoszkowski, 1888; *Stizus scutellaris* W.F. Kirby, 1900.

Лит. Shulz, 1904: 95; Шоренко, 2005б: 168 как *Stizus rufiventris* Rad.; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Ялта – Евпатория (ур. Кара-Тобе).

Подсем. Philanthinae**Род *Cerceris* Latreille, 1802*****C. angustirostris* (Shestakov, 1918)**

Лит. Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169.

Материал. Изучено 3 экз.; депонирован в ТНУ, ХЭО.

Распространение. Первомайский р-н, с. Правда – Красногвардейский р-н, с. Калинино – Феодосия.

***C. arenaria* (Linnaeus, 1758) (рис. 2, фото 20)**

Сып. *Cerceris striolata* Schletterer, 1887.

Лит. Шестаков, 1917: 48; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169; Шоренко, Коновалов, 2010: 27; Проценко и др., 2014: 33.

Материал. Изучено 54 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут– Евпатория – берег оз. Донузлав – Севастопольский г-с, м. Херсонес – Севастополь – м. Ай-Тодор – м. Сарыч – Ялта – Ялтинский запов. – м. Мартьян – Алуштинский г-с, пгт Изобильное – Крымский запов. – Бахчисарайский р-н, пгт Куйбышево – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – с. Урожайное – с. Доброе – с. Марьино – с. Камышинка – Симферопольский р-н, с. Привольное (Таушан-Базар) – Белогорский р-н, с. Криничное – с. Головановка – Кировский р-н, Старый Крым – зак. Канака – Судак, р. Шелен – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, Отузская дол. – Енишарская бух. – пгт Щebetовка – хр. Тепе-Оба – Ленинский р-н, пгт Щёлкино – с. Каменское – с. Золотое – с. Марфовка – м. Казантип – Керчь.

***C. bicincta leucozonica* (Schletterer, 1887)**

Сып. *Cerceris schulthessi* Schletterer, 1889.

Лит. Шестаков, 1917: 47 как *C. schultesi* Schlet; Проценко и др., 2014: 34.

Материал. Не изучался.

Распространение. П-ов Тарханкут – пгт Черноморское – Севастополь – Опукский запов.

***C. bracteata* (Eversmann, 1849)**

Сып. *Cerceris penicillata* Mocsary, 1879; *Cerceris mirabilis* Shestakov, 1927.

Лит. Проценко и др., 2014: 34.

Материал. Не изучался.

Распространение. Белогорский р-н, с. Карасёвка.

***C. bupresticida* (Dufour, 1841)**

Сып. *Cerceris cristata* Dufour, 1841; *Cerceris argentifrons* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Cerceris ornata* Fabre, 1854; *Cerceris frontalis* F. Smith, 1856; *Cerceris brutia* A. Costa, 1867; *Cerceris mixta* Radoszkowski, 1877; *Cerceris quadripunctata* Radoszkowski, 1877.

Лит. Шестаков, 1917: 47; Шоренко, 2005а: 99.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Раздольненский р-н, с. Портовое – Черноморский р-н, с. Медведово – Симферопольский р-н, пгт Гвардейское – Севастопольский г-с,

м. Херсонес – окр. Алушты – Феодосийский г-с, Лисья бух. – Отузская дол. – пгт Коктебель – Опуцкий запов.

***C. circularis dacica* (Schletterer, 1887)**

Сyn. *Cerceris dacica slovaca* Balthasar, 1954.

Лит. Проценко и др., 2014: 34.

Материал. Не изучался.

Распространение. Ленинский р-н, с. Золотое.

***C. eryngii* (Marquet, 1875)**

Сyn. *Cerceris haueri* Schletterer, 1887; *Cerceris robusta* Shestakov, 1915; *Cerceris prahenda* Kazenas, 1978.

Лит. Шестаков, 1917: 47 как *C. robusta* Shest.; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, Коновалов, 2010: 27.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Евпатория – Саки – Севастопольский г-с, м. Херсонес – м. Ай-Тодор – Бахчисарайский р-н, пгт Куйбышево – Симферополь – Судакский р-н, с. Веселое – Феодосийский г-с, пгт Краснокаменка (Кизил-Таш) – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, Отузская дол. – г. Эчки-Даг – пгт Орджоникидзе (Енишарская бух.) – Керчь – Ленинский р-н, с. Мысовое.

***C. eversmanni* (W. Schulz, 1912)**

Сyn. *Cerceris comuta* Eversmann, 1849.

Лит. Проценко и др., 2014: 34.

Материал. Не изучался.

Распространение. Белогорский р-н, истоки р. Кара-Су.

***C. fodiens* (Eversmann, 1849)**

Сyn. *Cerceris charusini* F. Morawitz, 1891; *Cerceris sareptana* Schletterer, 1887; *Cerceris opalipennis* Kohl, 1888.

Лит. Шестков, 1917: 48 как *C. charusins* Mor.

Материал. Не изучался.

Распространение. Евпатория – Симферополь – Керчь.

***C. flavicornis* (Brullé, 1833)**

Сyn. *Cerceris conigera* Dahlbom, 1845; *Cerceris rostrata* Marquet, 1875; *Cerceris antoniae* Fabre, 1879.

Лит. Шестаков, 1917: 48 как *C. conigera* Dahlb.; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169; Шоренко, Коновалов, 2010: 28; Проценко и др., 2014: 34.

Материал. Изучено 20 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Краснопереконский р-н, с. Таврическое – Евпатория – Саки – с. Новофёдоровка – Севастополь – Ялтинский г-с, пгт Кацивели (Лименеиз) – Бахчисарайский р-н, пгт Куйбышево – Симферополь – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Карадагский запов. – Феодосийский г-с, Отузская дол. – Ленинский р-н, с. Курортное – м. Казантип – Опуцкий запов. – Керчь – Ленинский р-н, пгт Ленино – с. Золотое – с. Каменское – пгт Щёлкино – с. Мысовое – с. Курортное.

***C. flavilabris* (Fabricius, 1793)**

Сyn. *Cerceris aurita* Latreille, 1805; *Cerceris ferreri* Vander Linden, 1829; *Cerceris insularis* F. Smith, 1856; *Cerceris propinqua* A. Costa, 1860; *Cerceris scutellaris* A. Costa, 1867; *Cerceris ferreroi* W. Schulz, 1906.

Лит. Шестаков, 1917: 48 как *C. ferreri* Lind.; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169; Шоренко, Коновалов, 2010: 28; Проценко и др., 2014: 35.

Материал. Изучено 20 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Раздольненский р-н, с. Кропоткино – Красноперекоск (Перекоп) – Черноморский р-н, с. Медведово – Евпатория – Саки – Севастопольский г-с, м. Херсонес – Бахчисарайский р-н, ур. Качи-Кальон – Симферополь – Крымский запов. – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Карадагский запов. – пгт Нижнегорский – м. Чауда – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Курортное.

***C. interrupta* (Panzer, 1799)**

Суп. *Crabro labiatus* Fabricius, 1793; *Philanthus interruptus* Panzer, 1799; *Cerceris brevirostris* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845.

Лит. Шестаков, 1917: 49; Проценко и др., 2014: 35.

Материал. Не изучался.

Распространение. Красноперекоскский р-н, с. Красноармейское – м. Стерегущий – Раздольненский р-н, с. Волочаевка – Певомайский р-н, с. Правда – Бахчисарайский р-н, с. Речное – Симферопольский р-н, с. Урожайное – Белогорский р-н, с. Криничное – Ленинский р-н, с. Каменское – пгт Ленино – с. Марфовка – с. Осовины – с. Заветное – Керчь.

***C. lunata* (A. Costa, 1869)**

Суп. *Cerceris dorsalis* Dufour, 1849; *Cerceris funerea* A. Costa, 1867; *Cerceris moesta* De Stefani Perez, 1884; *Cerceris pyrenaica* Schletterer, 1887.

Лит. Шестаков, 1917: 47; Шоренко, 2005а: 99, Шоренко, 2005б: 169; Проценко и др., 2014: 35.

Материал. Изучено 12 экз.; депонирован в ЗММУ, ХЭО.

Распространение. Красноперекоскский р-н – Сакский р-н, с. Поповка – Бахчисарайский р-н, с. Самохвалово – Симферопольский р-н, с. Урожайное – пгт Гвардейское – Карадагский запов. – Феодосия – Опукский запов. – Ленинский р-н, с. Мысовое – с. Новоотрадное – с. Курортное – с. Заветное – с. Приозерное – Казантипский запов. – Керчь.

***C. media* (Klug, 1835)**

Суп. *Cerceris capitata* F. Smith, 1856.

Лит. Шестаков, 1917: 49 как *C. capitata* Smith; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169; Проценко и др., 2014: 35.

Материал. Изучено 4 экз.; депонирован в ЗИН.

Распространение. П-ов Тарханкут – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Урожайное – Севастопольский г-с, м. Херсонес – Севастополь – Алушта – Белогорский р-н, истоки р. Кара-Су – г. Караул-Оба – Карадагский запов. – Ленинский р-н, с. Мысовое – Керчь.

***C. quadricincta* (Panzer, 1799)**

Суп. *Cerceris fasciata* Spinola, 1806.

Лит. Шестаков, 1917: 49 как *C. 4-cincta* Panz.; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169; Шоренко, Коновалов, 2010: 28; Проценко и др., 2014: 35.

Материал. Изучено 39 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Севастополь – Севастопольский г-с, ст. Бельбек – м. Сарыч – м. Ай-Тодор – Бахчисарайский р-н, пгт Куйбышево – Симферополь – Ялта – Симферопольский р-н, с. Пионерское, – с. Перевальное – с. Краснолесье – Белогорский р-н, с. Криничное – Феодосийский г-с, пгт Щебетовка – хр. Тепе-Оба – Феодосия – Ленинский р-н, пгт Щёлкино – Керчь.

***C. quadrifasciata* (Panzer, 1799)**

Суп. *Cerceris truncatula* Dahlbom, 1844; *Cerceris bidentata* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Cerceris dufourii* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Cerceris nitida* Wesmael, 1852; *Cerceris fargei* F. Smith, 1856; *Cerceris spreata* A. Costa, 1858; *Cerceris euphorbiae* Marquet, 1875.

Лит. Шестаков, 1917: 49 как *C. 4-fasciata* Panz.; Шоренко, 2005б: 169; Проценко и др., 2014: 36.

Материал. Изучено 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Бахчисарай – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье.

***C. quinquefasciata* (Rossi, 1792)**

Сyn. *Cerceris nasuta* Dahlbom, 1844; *Cerceris subdepressa* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845.

Лит. Шестаков, 1917: 49 как *C. 5-fasciata* Ros.; Проценко и др., 2014: 36.

Материал. Не изучался.

Распространение. Красноперекоский р-н, с. Красноармейское – Первомайский р-н, с. Правда – Джанкойский р-н, с. Калинино – Симферополь – Бахчисарайский р-н, берег р. Альма – Ленинский р-н, с. Завтеное.

***C. rossica* (Shestakov, 1914)**

Лит. Шестаков, 1917: 48; Проценко и др., 2014: 36.

Материал. Не изучался.

Распространение. Раздольненский р-н, с. Кропоткино – с. Портовое – Евпатория.

***C. rubida* (Jurine, 1807)**

Сyn. *Cerceris albonotata* Vander Linden, 1829; *Cerceris modesta* F. Smith, 1856; *Cerceris julii* Fabre, 1879.

Лит. Шестаков, 1917: 49; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169; Проценко и др., 2014: 36.

Материал. Изучено 8 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ТНУ.

Распространение. Красноперекоск (Перекоп) – Красноперекоский р-н, с. Таврическое – с. Почётное – Джанкой – Сиваш – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – п-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведово – Первомайский р-н, с. Правда – Евпатория – берег оз. Сасык – Севастопольский г-с, м. Херсонес – Бахчисарайский р-н, с. Речное – Алушта, Сотера – Лисья бух. – Карадагский зап. – Феодосийский г-с, Отузская дол. – Коктебель – пгт Орджоникидзе (Енишарская бух.) – Ленинский р-н, с. Марфовка – с. Новоотрадное – Опукский заповедник – Керчь.

***C. ruficornis* (Fabricius, 1793)**

Сyn. *Cerceris bidens* Schrank, 1802; *Cerceris cunicularius* Schrank, 1802; *Cerceris interrupta* Vander Linden, 1829; *Cerceris laminifera* A. Costa, 1867; *Cerceris vagans* Radoszkowski, 1877.

Лит. Шестаков, 1917: 49 как *C. interrupta* Lind.; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 169; Проценко и др., 2014: 36.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. Севастополь – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Пионерское – с. Краснолесье – с. Живописное – Чатыр-Даг – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Керчь.

***C. rybiensis* (Linnaeus, 1771)**

Сyn. *Cerceris ariasi* Giner Marí, 1945.

Лит. Шестаков, 1917: 47 как *C. rybiensis* L.; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 168; Шоренко, Коновалов, 2010: 29; Проценко и др., 2014: 37.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ЗММУ, ЛККШ.

Распространение. Красноперекоский р-н, с. Таврическое – п-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Громово – Первомайский р-н, с. Правда – Бахчисарайский р-н, пгт Куйбышево – с. Речное – Севастополь – Симферопольский р-н,

с. Пионерское – с. Урожайное – г. Чатыр-Даг – Ангарский пер. – Белогорский р-н, с. Карасёвка – Феодосийский г-с, пгт Орджоникидзе (Енишарская бух.) – пгт Коктебель – Карадагский запов. – Отузская дол. – Ленинский р-н, пгт Щёлкино – Керчь.

***C. sabulosa* (Panzer, 1799)**

Сып. *Cerceris minuta* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845; *Cerceris superba* Shestakov, 1923.

Лит. Шестаков, 1917: 47 как *C. albofasciata* Ros.; Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 168; Шоренко, Коновалов, 2010: 29; Проценко и др., 2014: 37.

Материал. Изучено 90 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Красноперекоский р-н, с. Таврическое – с. Орловское – с. Филатовка – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – с. Портовое – Джанкойский р-н, Солёное озеро – Сиваш – Первомайский р-н, с. Правда – п-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Громово – с. Медведово – Евпатория – Саки – Севастополь – Бахчисарайский р-н, с. Самохвалово – с. Песчаное – с. Речное – пгт Куйбышево – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Краснолесье – с. Сергеевка – с. Урожайное – с. Гвардейское – Белогорский р-н, с. Карасёвка – с. Красноселовка – с. Криничное – гуп Зуя – с. Богатое – Нижнегорский р-н, с. Косточковое – Ялта – Ялтинский г-с, м. Ай-Тодор – Крымский запов. – Алушта – с. Зеленогорье – Судак – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Лисья бух. – с. Краснокаменка (Кизилташ) – Карадагский запов. – пгт Щебетовка – хр. Тепе-Оба – Феодосия – м. Чауда – Ленинский р-н, пгт Ленино – с. Марфовка – с. Марьевка – с. Приозерное – с. Новоотрадное – с. Заветное – с. Золотое – с. Каменское – с. Уварово – с. Соляное – с. Курортное – пгт Щёлкино – Опукский запов. – Керчь.

***C. somotorensis* (Balthasar, 1956)**

Сып. *Cerceris beaumonti* Vajári, 1956.

Лит. Шоренко, 2007а: 258.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЛККШ.

Распространение. Ленинский р-н, пгт Щёлкино.

***C. specularis* (A. Costa, 1869)**

Сып. *Cerceris octonotata* Radoszkowski, 1877; *Cerceris schmiedeknechti* Kohl, 1898.

Лит. Шестаков, 1917: 49; Шоренко, 2005б: 169 как *C. vitticollis* F. Mor.; Шоренко, Коновалов, 2010: 30; Проценко и др., 2014: 38.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЛККШ, ТНУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Черноморский р-н, с. Медведово – Первомайский р-н, с. Правда – Сакский р-н, с. Поповка – Симферополь – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Лисья бух. – Опукский запов. – Керчь.

***C. stratiotes* (Schletterer, 1887)**

Лит. Шестаков, 1917: 47; Шоренко, 2005а: 99; Проценко и др., 2014: 38.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ЗММУ.

Распространение. П-ов Тарханкут – Севастопольский г-с, м. Херсонес – Феодосийский г-с, Отузская дол.

***C. tenuivittata* (Dufour, 1849)**

Сып. *Cerceris rufipes* F. Smith, 1856; *Cerceris fuscipennis* A. Costa, 1867; *Cerceris melanothorax* Schletterer, 1887.

Лит. Шоренко, 2005б: 169; Шоренко, Коновалов, 2010: 30; Проценко и др., 2014: 38.

Материал. Изучено 5 экз.; депонирован в ЗИН, ЛККШ.

Распространение. Симферопольский р-н, с. Урожайное – Арабатская стрелка – Ленинский р-н, с. Каменское – Керчь.

***C. tuberculata* (Villers, 1789)**

Сып. *Crabro rufipes* Fabricius, 1787; *Vespa hispanica* Gmelin, 1790; *Sphex caspius* Gmelin, 1790; *Cerceris major* Spinola, 1808; *Cerceris gigantea* Gistel, 1848; *Cerceris dufouriana* Fabre, 1855; *Cerceris semirufa* F. Smith, 1856.

Лит. Шестаков, 1917: 48; Вобленко, 1994б: 211; Шоренко, 2005а: 99, Шоренко, 2005б: 169; Котенко, Вобленко, 2009а: 239; Иванов и др., 2009: 42; Сёмик, Могильная, 2010: 98; Шоренко, Коновалов, 2010: 30; Проценко и др., 2014: 38.

Материал. Изучено 26 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Джанкойский р-н, Солёное озеро – Евпатория – Саки – Севастополь – Симферополь – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Карадагский запов. – пгт Орджоникидзе (Енишарская бух.) – Опукский запов. – Керчь.

Род *Philanthus* Fabricius, 1790

***Ph. coronatus* (Thunberg, 1784)**

Сып. *Sphex coronatus* Thunberg, 1784; *Philanthus coronatus* Fabricius, 1790.

Лит. Шоренко, 2005б: 168; Проценко и др., 2014: 39.

Материал. Изучено 2 экз.; депонирован в ЗИН, ХЭО.

Распространение. П-ов Тарханкут – Краснопереконский р-н, с. Таврическое – Евпатория – Севастополь.

***Ph. decemmaculatus* (Eversmann, 1849)**

Сып. *Philanthus angustifrons* Kohl, 1891.

Лит. Пулавский, 1978: 187

Материал. Не изучался.

Распространение. Крым (?).

***Ph. triangulum* (Fabricius, 1775) (рис. 2, 19)**

Сып. *Vespa ruspatrix* Linnaeus, 1767; *Vespa triangulum* Fabricius, 1775; *Philanthus discolor* Panzer, 1799; *Philanthus allionii* Dahlbom, 1845.

Лит. Шоренко, 2005а: 99; Шоренко, 2005б: 168; Шоренко, Коновалов, 2010: 30; Проценко и др., 2014: 39.

Материал. Изучено 192 экз.; депонирован в ЗММУ, ИЗШК, ЛККШ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Краснопереконский р-н, с. Таврическое – с. Почётное – Раздольненский р-н, с. Кропоткино – с. Волочаевка – Черноморский р-н, с. Громово – Сиваш – Евпатория – Севастополь – Черноречье – м. Мартьян – м. Айя – Ласпи – Ялта – Ялтинский г-с, пгт Кореиз – м. Ай-Тодор – Ялтинский запов. – Бахчисарайский р-н, с. Самохвалово – с. Соколиное – с. Тургеневка – пгт Куйбышево – с. Речное – окр. Алушты, Сотера – г. Демерджи, яйла – Алуштинский г-с, пгт Рыбачье – Симферополь – Симферопольский р-н, с. Гвардейское – с. Краснолесье – с. Урожайное – с. Доброе – с. Марьино – с. Укромное – ур. Кизил-Коба – Красногвардейский р-н, с. Коммунары – с. Салгирка – Белогорский р-н, истоки р. Кара-Су – с. Криничное – с. Радостное – Судак – Феодосийский г-с, г. Эчки-Даг – Карадагский запов. – Феодосия – Кировский р-н, Старый Крым – с. Журавки – Советский р-н, с. Урожайное – с. Заветное – Ленинский р-н, с. Курортное – пгт Ленино – с. Марфовка – с. Новоотрадное – с. Приозёрное – с. Яркое – пгт Щёлкино – Казантипский запов. – Опукский запов. – Керчь – Джанкойский р-н, с. Яркое – Армянск.

***Ph. venustus* (Rossi, 1790)**

Сып. *Crabro venustus* Rossi, 1790; *Philanthus melliniformis* F. Smith, 1856.

Лит. Шоренко, 2005а: 99, Шоренко, 2005б: 168; Проценко и др., 2014: 40.

Материал. Изучено 6 экз.; депонирован в ЗИН, ЗММУ, ТНУ, ХЭО.

Распространение. Черноморский р-н, с. Медведово – Судакский г-с, г. Караул-Оба – Карадагский запов. – Ленинский р-н, с. Курортное – с. Новоотрадное – с. Золотое – Опукский запов.

Род *Philanthinus* de Beaumont, 1949

***Ph. quattuordecimpunctatus* (F. Morawitz, 1888)**

Сyn. *Anthophilus quattuordecimpunctatus* F. Morawitz, 1888; *Anthophilus elegans* F. Morawitz, 1888; *Philanthus eximius* F. Morawitz, 1894.

Лит. Шоренко, 2003: 98.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Евпаторийский г-с, с. Уютное.

Род *Pseudoscolia* Radoszkowski, 1876

***P. diversicornis* (F. Morawitz, 1894)**

Сyn. *Philanthus diversicornis* F. Morawitz, 1894.

Лит. Шоренко, 2005б: 169.

Материал. Изучен 1 экз.; депонирован в ТНУ.

Распространение. Красноперекопский р-н, с. Таврическое.

Заключение. Обнаружение новых для науки видов в Крыму маловероятно, учитывая таксономическую изученность данной группы и широкий трансрегиональный характер большинства видовых ареалов, часто охватывающих сразу несколько зоогеографических областей (Немков, 2009; Шоренко, 2009). Однако, по нашему мнению, данный кадастровый список далёк от своего завершения. К примеру, видовой состав таких обширных родов как *Crossocerus*, *Tachysphex* и *Cerceris*, имеющих в Мировой фауне несколько сотен видов, представлен далеко не полно. Новые для региона и редкие таксоны могут быть обнаружены, к примеру, в прибрежных песчаных экотопах Тарханкутского и Керченского регионов полуострова (Шоренко, 2007в). Здесь, кроме представителей трёх вышеуказанных родов, возможно обнаружение ранее не зарегистрированных видов из родов *Bembix*, *Liris*, *Ectemnius* и других групп сфекоидных ос. Более чем вероятно нахождение видов рода *Chalybion* и *Hemichalybion*. Отметим, что В.Е. Пулавский (1978) ясно указывал на возможное обитание в южных районах европейской части СССР 3-х видов из указанных родов *Ch. omissum* Kohl, *Ch. targionii* Caruccio и *H. femoratum* F. Причем последний вид приводится в данном определителе с указанием «крайний юг», что в географическом контексте закономерно относится к территории Крыма. Впрочем, никаких литературных и коллекционных подтверждений этому утверждению нами не найдено. Единственный экземпляр осы, морфологически близкий к упомянутым видам, автор лично видел, коллектируя в июне 2007 г. в окрестностях пгт Изобильное, Алуштинского р-на. К сожалению, поимка этой редкой осы тогда успехом не увенчалась. Остаётся надеяться, что в будущем появятся новые, более удачливые ловцы.

Благодарности. Д-ру Г. Дольфусу (Dr. H. Dollfuss, Linz, Austria), д-ру В.Е. Пулавскому (Dr. W.J. Pulawski, San Francisco, USA), к.б.н. П.Г. Немкову (ДВО РАН, Владивосток, Россия) за предоставление труднодоступной литературы, а также к.б.н. А. В. Фатерыге (Карадагский природный заповедник, Крым, Россия) за ряд ценных замечаний и уточнений, использованных в статье.

Литература

- Антропов А.В. К таксономии роющих ос трибы Trypoxylini (Hymenoptera: Sphecidae: Lagginae) фауны Палеарктики // Бюл. моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1989. – **94**, № 1. – С. 55–58.
- Антропов А.В. О таксономическом статусе *Trypoxylon attenuatum* Smith, 1851 и близких видов роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) // Энтомол. обозрен. – 1991. – **70**, № 3. – С. 672–685.
- Вобленко О.С. Амофила сарептанська *Ammophila sareptana* Kohl, 1884 / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994а. – С. 210.
- Вобленко О.С. Церцерис горбкувата *Cerceris tuberculata* (Villers, 1787) / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994б. – С. 211.
- Вобленко О.С. Сфекс жовтокрилий *Sphex flavipennis* Fabricius, 1793 / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994в. – С. 212.
- Вобленко О.С. Сфекс рудуватий *Sphex rufocinctus* Brulle, 1863 / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994г. – С. 213.
- Вобленко О.С. Лярга анафемська *Larra anathema* (Rossi, 1790) / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994д. – С. 214.
- Вобленко О.С. Стиз двокрапковий *Stizus bipunctatus* (F. Smith, 1856) / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994е. – С. 215.
- Вобленко О.С. Стиз смугастий *Stizus fasciatus* (Fabricius, 1781) / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994ж. – С. 216.
- Вобленко О.С. Стизоїд тризубий *Stizoides tridentatus* (Fabricius, 1775) / Щербак М.М. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1994з. – С. 217.
- Гуссаковский В.В. Палеарктические виды рода *Astatus* Latr. (Hymenoptera, Sphecidae) // Ежегод. зоол. музея АН СССР. – 1927. – № 28. – С. 265–296.
- Гуссаковский В.В. Палеарктические виды рода *Solierella* Spin. (Hymenoptera, Sphecidae) // Русск. энтомол. обозрен. – 1928а. – **22**, № 1–2. – С. 78–84.
- Гуссаковский В.В. Поправки и дополнения к ревизии рода *Solierella* Spin. (Hymenoptera) // Русск. энтомол. обозрен. – 1928б. – **24**, № 3–4. – С. 232–235.
- Гуссаковский В.В. Новые и малоизвестные виды родов *Ammophila* Kby. и *Sphex* L. (Hymenoptera, Sphecidae) // Русск. энтомол. обозрен. – 1930. – **24**, № 3–4. – С. 199–211.
- Гуссаковский В.В. Палеарктические виды рода *Trypoxylon* Latr. (Hymenoptera, Sphecidae) // Тр. ЗИН АН СССР. – 1936. – № 3. – С. 639–667.
- Гуссаковский В.В. Обзор палеарктических видов родов *Didineis* Wesm., *Pison* Latr. и *Psen* Latr. (Hymenoptera, Sphecoidea) // Тр. ЗИН АН СССР. – 1937. – **4**, № 3–4. – С. 599–698.
- Иванов С.П., Фатерыга А.В., Жидков В.Ю. Использование гнёзд-ловушек и ульев Фабра для изучения фауны и биологии гнездования одиночных видов ос и пчёл (Hymenoptera: Aculeata) в Карадагском природном заповеднике / ред. Гаевская А.В., Морозова Л.А.: Карадаг – 2009. Сб. науч. трудов посвящён. 95-летию Карадагской науч. станц. и 30-летию Карадагского природ. заповед. НАНУ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 215–222.
- Иванов С.П., Фатерыга А.В., Филатов М.А. Ретроспективная оценка видового разнообразия диких пчел и ос (Hymenoptera: Aculeata) ботанического сада Таврического национального университета им. В.И. Вернадского // Уч. записки ТНУ. Сер. Биология, Химия. – 2009. – **22** (61), № 3. – С. 40–51.
- Котенко А.Г., Вобленко О.С. Церцерис горбкуватий *Cerceris tuberculata* (Villers, 1787) / Акімов І.А. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009а. – С. 239.

Котенко А.Г., Вобленко О.С. Сфекс жовтокрилий *Sphex flavipennis* Fabricius, 1793 / Акімов І.А. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009б. – С. 240.

Котенко А.Г., Вобленко О.С. Ляпра анафемська *Larra anathema* (Rossi, 1790) / Акімов І.А. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009в. – С. 242.

Котенко А.Г., Вобленко О.С. Стиз двокрапковий *Stizus bipunctatus* (F. Smith, 1856) / Акімов І.А. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009г. – С. 243.

Котенко А.Г., Вобленко О.С. Стиз смугастий *Stizus fasciatus* (Fabricius, 1781) / Акімов І.А. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009д. – С. 244.

Котенко А.Г., Вобленко А.С., Шоренко К.И. Сфекс рудуватий *Sphex funerarius* Gussakovskij, 1934 / Акімов І.А. (ред.): Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 241.

Маршаков В.Г. Обзор родов трибы Crabronini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СССР. Род *Lestica* Billberg, 1820 // Энтотомол. обозрен. – 1975. – 54, № 1. – С. 151 – 163.

Маршаков В.Г. Обзор родов трибы Crabronini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СССР. З. Род *Entomognathus* Dahlbom // Зоол. журн. – 1976а. – 55. – Вып. 4. – С. 614 – 619.

Маршаков В.Г. Обзор родов трибы Crabronini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СССР. Род *Rhopalum* Stephens, 1829 // Тр. ЗИН АН СССР. – 1976б. – 67. – С. 100 – 112.

Маршаков В.Г. Обзор родов трибы Crabronini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СССР. Род *Crabro* Fabricius, 1775 // Энтотомол. обозрен. – 1977. – 56, № 4. – С. 854 – 871.

Немков П.Г. Роющие осы трибы Gorytini (Hymenoptera, Sphecidae). Роды *Gorytes* Latreille, *Pseudoplisus* Ashmead, *Kohlia* Handlirrsch // Энтотомол. обозрен. – 1990. – 69, № 3. – С. 675 – 690.

Немков П.Г. Роющие осы трибы Gorytini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны России и сопредельных стран. Роды *Lestiphorus* Lepeletier, *Oryttus* Spinola и *Olgia* Radoszkowski // Энтотомол. обозрен. – 1992. – 71, № 4. – С. 935 – 949.

Немков П.Г. Роющие осы трибы Gorytini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны России и сопредельных стран. Роды *Sphecius* Dahlbom и *Ammatomus* A. Costa // Энтотомол. обозрен. – 1995а. – 74, № 1. – С. 177 – 185.

П.Г. Роющие осы трибы Gorytini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СНГ. Роды *Argogorytes* Ashmead, *Hoplisoides* Gribodo, *Psammaecius* Lepeletier // Тр. ЗИН РАН: Новости систематики восточного полушария. – 1995в. – Вып. 258. – С. 128 – 137.

Немков П.Г. Роющие осы трибы Gorytini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны России и сопредельных стран. Род *Harpactus* // Зоол. журн. – 1996. – 75, № 2. – С. 1204 – 1213.

Немков П.Г. Роющие осы рода *Nysson* Latreille (Hymenoptera, Crabronidae) фауны России // Евраз. энтотомол. журн. – 2008. – 7, № 3. – С. 217 – 221.

Немков П.Г. Аннотированный каталог роющих ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) азиатской части России. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 194 с.

Немков П.Г. Роющие осы рода *Stizus* Latreille, 1802 (Hymenoptera, Crabronidae, Bembecinae) фауны России и сопредельных стран // Евраз. энтотомол. журн. – 2012. – 11, № 1. – С. 55 – 62.

Проценко Ю.В., Фатерыга А.В., Иванов С.П., Пузанов Д.В. Роющие осы (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae) коллекции Таврического национального университета им. В.И. Вернадского // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – № 6. – С. 50 – 61.

Проценко Ю.В., Горобчишин В.А. Роющие осы рода *Ectemnius* подрода *Tyrocserus* (Hymenoptera: Crabronidae) фауны Украины // Изв. Харьк. энтотомол. о-ва. – 2013. – 21, № 1. – С. 33 – 36.

Проценко Ю.В., Фатерыга А.В., Иванов С.П. Роющие осы (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae) коллекции Таврического национального университета имени В.И. Вернадского. Подсемейства Astatinae, Bembicinae, Mellininae и Philanthinae // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 25 – 41.

Пулавский В.В. Сем. Sphecidae – роющие осы. / Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Ч. I. – Л.: Наука, 1978. – С. 173 – 279.

Сёмик А.М., Сёмик Е.А. Материалы к инвентаризации энтомофауны разнотравно-злаковой степи природного заповедника Опуцкий // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий. Материалы Респ. конф. (Симферополь, 27 апреля 2001 г.) – Симферополь, 2001. – С. 95–96.

Сёмик А.М., Могильная Н.А. Современное состояние фауны Опуцкого природного заповедника // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Материалы V Международ. конф. (Керчь, 8–9 октября 2009 г.) – Керчь, 2010. – С. 94–99.

Фатерыга А.В., Иванов С.П. Новые находки ос и пчел (Hymenoptera: Vespidae, Sphecidae, Crabronidae, Megachilidae) из Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 2010 г. Т. 27. – С. 116–120.

Фатерыга А.В., Ковблюк Н.М. Экология гнездования роющей осы *Sceliphron curvatum* (F. Smith, 1870) (Hymenoptera, Sphecidae) на Украине // Евраз. энтомол. журн. – 2013. – 12, № 3. – С. 309–314.

Фатерыга А.В., Ковблюк Н.М. Экология гнездования осы *Sceliphron destillatorium* (Illiger, 1807) (Hymenoptera, Sphecidae) в Крыму // Энтомол. обзор. – 2014. – 93, № 1. – С. 43–52.

Шестаков А.В. Род *Cerceris* Latr. (Hymenoptera, Crabronidae) в фауне Крымского полуострова // Тр. Карадагской науч. станц. им. Т. И. Вяземского. – 1917. – 1. – С. 47–49.

Шоренко К.И. Роющие осы (Hymenoptera: Sphecidae) Красной книги Украины // Фальцфейновские чтения / Сб. науч. ст. – Херсон, 1999. – С. 126–127.

Шоренко К.И. Новые данные по фауне роющих ос (Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) Украины. // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2003. – 10, № 1(2) – С. 96–98.

Шоренко К.И. Роющие осы (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Карадагского природного заповедника. // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование. Материалы III научн. конф. Ч. II. Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. (Симферополь, 22 апреля 2005 г.) – Симферополь, 2005а. – С. 97–100.

Шоренко К.И. К фауне роющих ос (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) Крымского полуострова. // Кавказский энтомол. бюл. – 2005б. – 1, № 2. – С. 161–170.

Шоренко К.И. Дополнения к фауне роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae, Crabronidae) Крымского полуострова. // Кавказский энтомол. бюл. – 2007а. – 3, № 2. – С. 257–259.

Шоренко К.И. Первая находка *Sphex caementarium* (Sphecidae) в Крыму // Вестн. зоологии – 2007б. – 41, № 6. – С. 554.

Шоренко К.И. Ландшафтно-биотопическое распределение роющих ос (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) Крымского полуострова // Заповедники Крыма – 2007. Материалы IV международ. научно-практич. конф. Ч. 2. Зоология (Симферополь, 2 ноября 2007 г.) – Симферополь, 2007в. – С. 227–233.

Шоренко К.И. Размеры видовых ареалов роющих ос (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) Крымского полуострова // Заповедники Крыма: теория и практика заповедного дела в Черноморском регионе. Материалы V Международ. научно-практич. конф. (Симферополь, 22–23 октября 2009 г.) – Симферополь, 2009. – С. 366–371.

Шоренко К.И., Коновалов С.В. Новые данные о роющих осах (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae, Ampulicidae) фауны Украины // Укр. энтомофаунистика – 2010. – 1, № 2. – С. 9–12.

Budris E. Two “rare” wasps, *Diodontus brevilabris* and *Polemistus abnormis* (Hymenoptera, Sphecidae) from south-west Russia // Acta Zool. Lituanica Entomol. – 1998. – 8, № 3. – P. 81–85.

Ćetković A., Mokrousov M.V., Plečaš M., Bogusch P., Antić D., Đorović-Jovanović L., Krpo-Ćetković J., Karaman M. Status of the potentially invasive asian species *Sceliphron deforme* in Europe, and an update of the distribution *S. curvatum* (Hymenoptera: Sphecidae) // Acta Entomol. Serbica. – 2011. – 16, № 1/2. – P. 91–114.

Dahlbom A.G. Hymenoptera Europaea praecipue borealia; formis typicis nonnullis Specierum Generumve Exoticorum aut Extraneorum propter nexum systematicus associatis; per Familias, Genera, Species et Varietates disposita atque descripta. Tomus: *Sphex* in sensu Linneano. – 1845. – Fasc. 3. – Lund: Officina Lundbergiana. – P. 353–528.

Dollfuss H. A worldwide revision of *Pemphredon* Latreille, 1796 (Hymenoptera, Sphecidae) // Linzer. Boil. Beitr. – 1995. – **27**, № 2. – P. 905–1019.

Dollfuss H. The sphecid wasp of the genus *Pemphredon* Latreille, 1756 of “Biologiezentrum Linz” collection in Linz, Austria (Hymenoptera: Sphecidae) // Linzer. Boil. Beitr. – 2001. – **33**, № 1. – P. 269–273.

Dollfuss H. The Pemphredoninae wasps of “Biologiezentrum Linz” collection in Linz, Austria (Hymenoptera, Apoidea, Crabronidae) // Linzer. Boil. Beitr. – 2004a. – **36**, № 1. – P. 105–129.

Dollfuss H. The Crabroninae wasps of „Biologiezentrum Linz“ collection in Linz, Austria (Hymenoptera, Apoidea, Crabronidae), Part 1 // Linzer. Boil. Beitr. – 2004b – **36**, № 1. – P. 761–784.

Dollfuss H. The Crabroninae wasps of “Biologiezentrum Linz” collection in Linz, Austria (Hymenoptera, Apoidea, Crabronidae), Part 2 // Linzer. Boil. Beitr. – 2006. – **38**, № 1. – P. 505–532.

Dollfuss H. The Sphecini wasps of the genera *Chilosphex* Bohart & Menke, *Isodontia* Patton, *Palmodes* Kohl, *Prionyx* Vander Linden and *Sphex* Linnaeus of the “Biologiezentrum Linz” – collection in Linz, Austria (Hymenoptera, Apoidea, Sphecidae) // Linzer. Boil. Beitr. – 2008. – **40**, № 2. – P. 1399–1434.

Fateryga A.V., Protsenko Yu.V., Zhidkov V.Yu. *Isodontia mexicana* (Hymenoptera, Sphecidae), a new invasive wasp species in the fauna of Ukraine reared from trap-nests in the Crimea. // Vest. zoologii. – 2014 – **48**, № 2. – C. 185–188.

Martynova K.V., Fateryga A.V. *Omalus sculpticollis* as the Main Enemy of *Psenulus fuscipennis* (Hymenoptera, Chrysididae, Crabronidae) in the Crimea, Ukraine // Vest. zoologii. – 2014. – **48**, № 1. – C. 11–26.

Nemkov P.G. To synonymes of Palaearctic digger wasps of the tribe Gorytini (Hymenoptera: Sphecidae). P. II // Far East. Entomol. – 1997. – № 47. – P. 19.

Nemkov P.G. Review of the *Gorytes kohlii* species group (Hymenoptera: Sphecidae, Bembicinae) // Far East. Entomol. – 1999. – № 81. – P. 1–5.

Nemkov P.G. Review of the digger wasps of the genus *Synnevrus* A. Costa (Hymenoptera, Crabronidae, Bembicinae) of Russia and neighboring countries // Far East. Entomol. – 2001. – № 98. – P. 1–11.

Nemkov P.G. Review of the digger wasps of the genus *Brachystegus* A. Costa (Hymenoptera, Crabronidae, Bembicinae) of Russia and neighboring countries // Far East. Entomol. – 2003. – № 131. – P. 1–5.

Nemkov P.G. Review of the digger wasps of the genus *Palarus* Latreille in Russia and neighbouring countries (Hymenoptera, Crabronidae, Larrinae) // Entomofauna. – 2005. – **26**, № 14. – P. 241–252.

Pulawski W.J. A revision of the world *Prosopigastra* Costa (Hymenoptera, Sphecidae) // Pol. Pismo Entomol. – 1979. – № 49 – P. 3–134.

Radoszkowski O. Etudes hyménoptérologique // Horae Soc. Entomol. Ros. – 1884. – № 18. – C. 23–29.

Schmid-Egger C. A revision of *Entomosericus* Dahlbom, 1845 (Hymenoptera: Apoidea: “Sphecidae”) // J. Hym. Res. – 2000. – **9**, № 2. – P. 352–362.

Schmid-Egger C. Key and new records for the western palaeartic species of *Gorytes* Latreille 1804 with description of a new species (Hymenoptera, Sphecidae, Bembicinae) // Linzer. Boil. Beitr. – 2002. – **34**, № 1. – P. 167–190.

Schmid-Egger C. Revision of *Bembecinus* (Hymenoptera, Crabronidae) of the Palaearctic region // Not. Faun. Gembl. – 2004. – № 54. – P. 3–69.

Schulz W.A. Ein Beitrag zur Faunistik der paläarktischen Spheciden // Zeitschrift für Entomologie (Neue Folge). – 1904. – № 29. – P. 90–102.

Historical review and cadastral checklist of the digger wasps (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) of the Crimean Peninsula. K. I. Shorenko. In paper was done historical review, cadastral checklist and distribution in the Crimea 237 species digger wasps from the 60 genera and 3 families.

Key words: Historical Review, Cadastral Checklist, Digger Wasps, Crimea, Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae.

М.М. Бескаравайный¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.
**НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
НА ЮГО-ВОСТОКЕ КРЫМА В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Подведены основные итоги орнитологических исследований в Карадагском заповеднике и на прилегающих районах Юго-Восточного Крыма в 2001 – 2015 гг. Выявлено 14 видов, новых для заповедника: для 6 из них (малый баклан, египетская цапля, обыкновенная гага, луговой лунь, гаршнеп, рыжепоясничная ласточка) приводятся новые данные о распространении и сроках пребывания. Современная гнездовая орнитофауна пополнилась 3 видами, из которых 2 (курганник и сирийский дятел) загнездились в последние годы и 1 (белоголовый сип) – после 86-летнего перерыва. 4 вида отмечены впервые для Горного Крыма (поручейник, луговая тиркушка, мородунка и грязовик). Уточнен характер пребывания ряда видов на Карадаге и в Горном Крыму. Установлено гнездование на Южном берегу Крыма ремеза, что свидетельствует о расширении его ареала. Впервые в Крыму отмечена зимовка малой мухоловки.

Ключевые слова: птицы, юго-восток Крыма, гнездование, зимовка, пролет.

Орнитологические исследования на юго-востоке Крымского полуострова в 2001 – 2015 гг. проводились в рамках научной тематики Карадагского природного заповедника. В число основных задач входило уточнение видового состава орнитофауны, характера пребывания и численности птиц на Карадаге и в Горном Крыму. Сбор материала осуществлялся как на территории и акватории заповедника, так и в близлежащих приморских районах Юго-Восточного Крыма (п-ов Меганом, окрестности поселков Курортное и Коктебель) (рис. 1).

В настоящем сообщении приводятся данные о новых, редких и малоизученных видах птиц Карадагского заповедника и Горного Крыма.

Результаты исследований. Малый баклан – *Phalacrocorax pygmaeus* (Pallas, 1773). На юге Крыма известен как очень редкий зимующий вид, появляющийся только во время сильных похолоданий. На морской акватории Карадагского заповедника впервые зарегистрирован 18.12.2002 г. (Бескаравайный, 2008). В последующие годы впервые был отмечен в весенне-летнее время: 6.06.2011 г. взрослая ослабленная птица отловлена в б. Карадагской; 21.04.2013 г. 3 вероятно весеннепролетные особи держались на Коктебельском водохранилище в окрестностях заповедника.

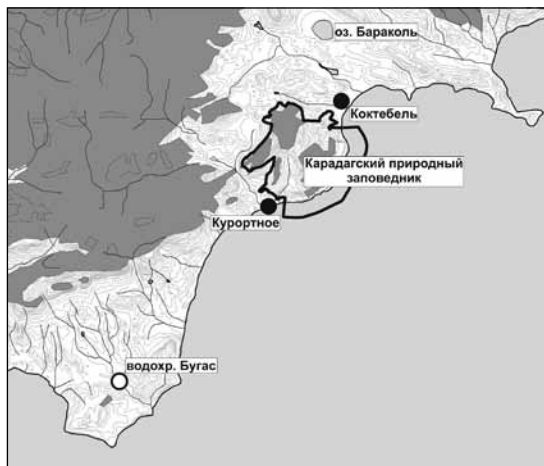


Рис. 1. Район Юго-Восточного Крыма, где проводились регулярные наблюдения

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», Феодосия, РФ.



Рис. 2. Египетская цапля в парке биостанции.
Фото Н.И. Жуковой

Египетская цапля – *Bubulcus ibis* (Linnaeus, 1758). В Крыму и его горной части это очень редкий залетный вид, известный по нескольким весенне-летним наблюдениям (Костин, 1983; Клестов, Цвелых, 1999). Залет на территорию Карадагского заповедника впервые зарегистрирован 30.03.2013 г. – птица держалась в парке биостанции в кроне софоры японской (рис. 2).

Обыкновенная гага – *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758). Летом встречалась только на севере Крыма (Костин, Тарина, 2002), у южных берегов ранее была известна как очень

редкая зимующая и, возможно, весеннепролетная птица (Бескаравайный, 2008). В поздневесеннее и раннелетнее время на юге Крыма впервые отмечена И.А. Сикорским (2011) 12.05.2007 г. в б. Тихая и 18.06.2008 г. в б. Провато к востоку от п. Коктебель. Первая регистрация у берегов Карадагского заповедника (самец) датирована 22.05.2010 г. (Сикорский, 2011). В последующие годы самка гаги наблюдалась 11.04.2013 г. у м. Мальчин на Карадаге и в этом же году – с 29 мая по 2 июня (вероятно, та же птица) – на морском берегу и акватории у п. Курортное.

Степной лунь – *Circus macrourus* (S. G. Gmelin, 1771). В Крыму – обычная пролетная птица (Костин, 1983), в горной части полуострова редок, на южном берегу известен по единственному весеннему экземпляру (Каталог коллекций..., 1997). Вторично отмечен на востоке этого региона у п. Курортное во время осеннего пролета 27.09.2013 г. (самец).

Луговой лунь – *Circus pygargus* (Linnaeus, 1758). Ранее встречался только в соседних с заповедником районах Юго-Восточного Крыма на пролетах весной (28.04.1996, 14.05.1998 и 8.05.2011 гг.) и осенью (Домашевский, 2002). Над заповедной территорией (юго-восточной частью) впервые отмечен на осеннем пролете 20.08.2002 г. и впоследствии – 2.09.2004 и 5.08.2012 гг.

Малый подорлик – *Aquila pomarina* C. L. Brehm, 1831. В Крыму и его горной части известно несколько наблюдений осенью и единственный раз – в декабре (Костин, 1983; Домашевский, 2002). В окрестностях Карадагского заповедника этот вид отмечался во время осеннего пролета в сентябре: 16.09.2008 г. (б. Лисья), 25 – 30.09.2013 г. (Курортное, Наниково, 3 – 10 ос.), 16.09.2014 г. (б. Лисья, летел вдоль берега на северо-восток).

Белоголовый сип – *Gyps fulvus* (Hablizl, 1783). Редкий гнездящийся вид скальных обрывов Горного Крыма. Гнездование на Карадаге первый и единственный раз наблюдал в 1927 г. Б.К. Штегман. В настоящее время залеты на территорию Карадагского заповедника регулярно происходят осенью и зимой и очень редко – в гнездовое время (февраль – июль).

В 2013 г. пара сипов загнездилась в северной части заповедника – в нише скального обрыва г. Икылмак-Кая. В феврале птицы насиживали кладку, а 29 мая в гнезде был птенец, достигший размеров взрослой особи (рис. 3). В июне семья из трех птиц кочевала в окрестностях Коктебеля. В 2014 г. не гнезвился, но 1 – 2 птицы регулярно держались у места прошлогоднего гнездования.

Поручейник – *Tringa stagnatilis* (Bechstein, 1803). Данные о пребывании этого вида в Горном Крыму отсутствуют. Впервые наблюдался в окрестностях

Карадагского заповедника – на оз. Бараколь к северу от п. Коктебель во время весеннего пролета 26.04.2007 г. (не менее 5 особей).

Мородунка – *Xenus cinereus* (Güldenstädt, 1775). В Крыму отмечается с 1972 г. на осеннем пролете (Костин, 1983), в горной части неизвестна. Нами одиночка наблюдалась 26.08.2013 г. на берегу водохранилища Бугас в центральной части Меганома.

Белохвостый песочник – *Calidris temminckii* (Leisler, 1812). Для Горного Крыма (Южный берег) был указан только в первой половине XIX в. (Nordmann, 1840). Нами отмечен во время осеннего пролета 26.08.2013 г. на берегу водохранилища Бугас.

Грязовик – *Limicola falcinellus* (Pontoppidan, 1763). Информации о пребывании в Горном Крыму до настоящего времени не было. Впервые одиночная осеннепролетная птица встречена 26.08.2013 г. на берегу водохранилища Бугас.

Гаршнеп – *Lymnocyptes minimus* (Brünnich, 1764). Пролетный вид Крыма, очень редкий в его южной части (Irby, 1853; Каталог коллекций..., 1997). В Карадагском заповеднике впервые зарегистрирован на весеннем пролете: погибшая птица найдена на территории усадьбы заповедника (биостанция) 25.03.2007 г.

Луговая тиркушка – *Glareola pratincola* (Linnaeus, 1766). В Горном Крыму ранее не регистрировалась. Одиночные весеннепролетные птицы встречались у водоемов в окрестностях Карадагского заповедника: 23.05.2002 г. – на берегу водохранилища у п. Прибрежное на Меганоме и 29.05.2004 г. – у оз. Бараколь.

Черноголовый хохотун – *Larus ichthyaetus* Pallas, 1773. Зимует в небольшом числе у южных берегов Крыма (у Карадага до 3 экз.) только во время значительных похолоданий (Бескаравайный, 2008). В последние годы наблюдались изменения численности и характера пребывания этого вида. Так, при экстремальном похолодании в феврале 2012 г. у юго-восточных берегов формировались скопления до 17 особей (12.02.2012 г. восточнее Коктебеля). В последние годы вид стал встречаться и во время весенней миграции: в 2011 г. у берегов заповедника 3 и 10 марта регистрировались явно пролетные одиночные птицы вместе с другими мигрирующими чайками.

Моевка – *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758). В Горном Крыму (Южный берег) известна по единственной достоверной регистрации в феврале 1977 г. (Костин, 1983). Впервые в поздневесеннее время (21.05.2009 г.) молодая птица наблюдалась на водохранилище Бугас (рис. 4).

Рыжепоясничная ласточка – *Hirundo daurica* Linnaeus, 1771. В Горном Крыму – очень редкий гнездя-



Рис. 3. Подростший птенец белоголового сипа на гнезде. Фото Т.Э. Костенко



Рис. 4. Молодая моевка, водохр. Бугас. Фото М.М. Бескаравайного



Рис. 5. Гнездо ремеза.
Фото М.М. Бескаравайного

равайный и др., 2001). 3.05.2014 г. впервые отмечено гнездование на Южном берегу недалеко от северной окраины Коктебеля. Найденное гнездо располагалось на ветви ивы вавилонской (*Salix babylonica*), на высоте 4 м над водной поверхностью водоема-отстойника. По-видимому, гнездование было неудачным, поскольку птиц рядом с гнездом не было. На этом же месте 4.05.2015 г. найдено начатое, но брошенное (вероятно, вследствие фактора беспокойства) гнездо и неподалеку – гнездо, которое достраивали птицы (рис. 5).

Закключение. Таким образом, проведенные исследования уточняют состав орнитофауны и характер пребывания ряда видов птиц как в исследуемом регионе (в т.ч. в Карадагском заповеднике), так и в горной части Крыма в целом.

Новыми для заповедника в приведенном выше списке являются 6 видов (малый баклан, египетская цапля, обыкновенная гага, луговой лунь, гаршнеп, рыжепоясничная ласточка). Кроме того, в его границах за указанный период времени было впервые зарегистрировано еще 8, подробные сведения о которых здесь не приводятся, поскольку опубликованы ранее (Бескаравайный, 2004, 2007, 2008; Кинда и др., 2003 и др.): на гнездовании – курганник – *Buteo rufinus* (впервые в 2006 г.) и сирийский дятел – *Dendrocopos syriacus* (2006); на зимовке – большой крохаль – *Mergus merganser* (2003); на пролетах – красношейная поганка – *Podiceps auritus* (2003), орел-карлик – *Hieraaetus pennatus* (2001), тулес – *Pluvialis squatarola* (2002), каменка-плясунья – *Oenanthe isabellina* (2003); на кочевках – короткохвостый поморник – *Stercorarius parasiticus* (2005). После значительного перерыва (86 лет) зарегистрировано гнездование на Карадаге белоголового сипа. В итоге список орнитофауны Карадагского заповедника пополнился 14 новыми видами, а современная гнездовая орнитофауна – 3 видами.

Ошибочной оказалась информация, опубликованная в «Летописи природы» (Бескаравайный, 2009) о встрече весной 2007 г. на территории заповедника обыкновенного сверчка (*Locustella naevia*).

щийся и редкий весеннепролетный вид (Кинда и др., 2003; Прокопенко и др., 2012). В Карадагском заповеднике впервые встречена на весеннем пролете 18.04.2006 г., впоследствии наблюдалась в его ближайших окрестностях: 14.05.2009 г. у Коктебеля и 8.05.2011 г. у водохранилища Бугас.

Малая мухоловка – *Ficedula parva* (Bechstein, 1794). В Крыму этот вид известен как обычный на осеннем и немногочисленный на весеннем пролете (Костин, 1983), на зимовке (в т.ч. в России и Украине) ранее не регистрировался. В зимний сезон 2014/2015 гг. 1 особь (самка) держалась в парке биостанции с 30 декабря до 3 января.

Ремез – *Remiz pendulinus* (Linnaeus, 1758). В горной части Крыма очень редок на гнездовании в предгорьях и во время послегнездовых кочевок – на востоке Южного берега Крыма (Беска-

За время исследований были отмечены 4 вида, новых для Горного Крыма: 2 – на весеннем пролете (поручейник и луговая тиркушка) и 2 – на осеннем (мордунка и грязовик). Впервые после более чем 170-летнего перерыва встречен белохвостый песочник. На весеннем пролете были зарегистрированы ранее известные только как зимующие малый баклан и черноголовый хохотун, на осеннем пролете – отмеченный ранее только весной степной лунь. Впервые в Крыму на зимовке наблюдалась малая мухоловка. Для малого баклана, обыкновенной гаги и моевки установлены поздневесенние и летние залеты в Горный Крым. На Южном берегу выявлено гнездование ремеза, что свидетельствует о расширении его ареала в Крыму.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность орнитологу-любителю Т.Э. Костенко, предоставившей ценную информацию, подтвержденную фотоматериалами, по обыкновенной гаге, степному луню, малому подорлику и белоголовому сипу. Мы также благодарны коллегам, вместе с которыми проводились полевые наблюдения: С.Ю. Костину (Меганом, май 2011 г., август 2013 г.) и С.П. Прокопенко (окрестности Коктебеля, февраль 2012 г.).

Литература

Бескаравайный М.М. Редкие птицы Карадагского природного заповедника // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология / Сб. научн. трудов, посвященных 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Кн. 1. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 425–444.

Бескаравайный М.М. О южных границах распространения некоторых элементов гнездовой орнитофауны равнинного и предгорного Крыма // Бранта. – 2007. – Вып. 10. – С. 7–26.

Бескаравайный М.М. Птицы морских берегов южного Крыма. – Симферополь: Н.Орианда, 2008. – 170 с.

Бескаравайный М.М. Птицы // Карадагский природный заповедник. Летопись природы: Т. 24. 2007 г. / Под ред. к.б.н. А.Л. Морозовой. – Симферополь: Н. Орианда, 2009. – С. 197–216.

Бескаравайный М.М., Костин С.Ю., Спиваков О.Б., Розенберг О.Г. Новые данные о некоторых редких и малоизученных птицах Крыма // Бранта. – 2001. – Вып. 4. – С. 14–15.

Домашевский С.В. Наблюдения за осенней миграцией хищных птиц на Крымском полуострове // Беркут. – 2002. – 11, вып. 1. – С. 112–116.

Каталог коллекций зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Вып. 1. Неворобьиные Non-Passeriformes (Пингвинообразные Sphenisciformes – Журавлеобразные Gruiformes) / Пекло А.М. – Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 1997. – 156 с.

Каталог коллекций зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Вып. 2. Неворобьиные Non-Passeriformes (Ржанкообразные Charadriiformes – Дятлообразные Piciformes) / Пекло А.М. – Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 1997. – 235 с.

Кинда В.В., Бескаравайный М.М., Дядичева Е.А., Костин С.Ю., Попенко В.М. Ревизия редких, малоизученных и залетных видов воробьинообразных (Passeriformes) птиц в Крыму // Бранта. – 2003. – Вып. 6. – С. 25–58.

Клестов Н.Л., Цвельх А.Н. Сезонная динамика орнитофауны междуречья Бельбека и Качи // Проблемы изучения фауны юга Украины. – Одесса: Астропринт; Мелитополь: Бранта, 1999. – С. 65–79.

Костин С.Ю., Тарина Н.А. Редкие птицы заповедника «Лебяжьих островов» и прилегающих территорий // Бранта. – 2002. – Вып. 5. – С. 113–128.

Костин Ю.В. Птицы Крыма. – М.: Наука, 1983. – 241 с.

Прокопенко С.П., Бескаравайный М.М., Кучеренко В.Н. О гнездовании рыжепоясничной ласточки (*Hirundo daurica*) в Крыму. // Бранта. – 2012. – Вып. 15. – С. 162–165.

Сикорский И.А. Весеннелетние наблюдения обыкновенной гаги в Карадагском заповеднике и его окрестностях // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. 27. 2010 г. – Карадаг, 2011. – С. 147.

Irby L.H. Lists of Birds observed in the Crimea // Zoologist. – 1857. – 2. – P. 5353–5362.

Nordmann A. Observations sur la Fauna Pontique // Voyage dans la Russie meridionale et la Crimée, excute en 1837 sous la direction de M. Anatole Demidoff. – 3. – Paris: Ernest Bourdin et C^o, Éditeurs, 1840. – P. 1–756.

Some results of ornithological researches in the Southeast of Crimea at the beginning of the XXI century. M.M.Beskaravayny. The basic results of ornithological researches in the Karadag Reserve and at neighbor areas of South-east Crimea in 2001 – 2014 are summarized. 14 species new for the reserve are found: for 6 of them (*Phalacrocorax pygmaeus*, *Bubulcus ibis*, *Somateria mollissima*, *Circus pygargus*, *Lymnocyptus minimus*, *Hirundo daurica*) new data about distribution and spreading are submitted. Modern nesting avifauna has been enriched with 3 species (*Buteo rufinus*, *Gyps fulvus*, *Dendrocopos syriacus*), including *G. fulvus* that began nesting after 86-year pause. 4 species are found at the Mountain part of Crimea for the first time (*Tringa stagnatilis*, *Glareola pratincola*, *Xenus cinereus* and *Limicola falcinellus*). Peculiarities of stay of some species at the Karadag and Mountain Crimea are specified. For the first time a nest of the *Remiz pendulinus* is found, and it means the extension of its areal. Also wintering of *Ficedula parva* has been registered at first.

Keywords: Birds, the Southeast of Crimea, Nesting, Wintering, Flight.

Н.В. Антонец¹, ст. науч. сотр., В.Л. Ярыш², канд. с.-х. наук
**СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ДИКИХ КОПЫТНЫХ ЖИВОТНЫХ
КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА**

Проанализировано влияние средообразующей деятельности диких копытных животных (кабан, косуля европейская) на процессы естественного семенного возобновления древесно-кустарниковых пород Карадагского природного заповедника. Приведены данные об изменении численности диких копытных животных и состоянии подроста и подлеска горных лесов благодаря дендроактивности самцов косули европейской и, отчасти, дикого кабана; анализируется уровень роющей деятельности под влиянием трофической деятельности дикого кабана, а также его влияние на травянистую растительность – краснокнижный вид эфемеридов (тюльпан Шренка).

Ключевые слова: средообразующая деятельность, дикий кабан, косуля европейская, Карадагский природный заповедник.

Животные являются активной составной частью биогеоценозов, берут участие в их функционировании и преобразовании, влияют на продуктивность (Абатуров, 1973). Растительный покров способен выдерживать без снижения продуктивности ограниченное изъятие, на которое способны дикие копытные животные (Абатуров, 1973). Заповедный режим своеобразно повлиял на особенности динамики численности диких копытных животных (Филонов, 1977). На территориях некоторых заповедников плотность населения диких копытных животных настолько велика, что создается опасность разрушения биогеоценозов (Гусев, 1984). Актуальность проблем «лес и копытные», перенаселенность диких копытных в некоторых заповедниках и их влияние на процессы лесовозобновления возрастают в связи с тенденцией ухудшения естественного семенного возобновления главной лесообразующей породы – дуба (скального и пушистого), которая наметилась в последние десятилетия в дубравах Карадагского природного заповедника (КаПриЗ). В связи с этим большую актуальность приобретают исследования, направленные на изучение функциональных связей между компонентами биогеоценоза и выявление возможных путей управления биогеоценозическими процессами.

Как известно, уссурийский подвид дикого кабана (*Sus scrofa ussuricus* L.), был интродуцирован в Крым в период с 1957 по 1978 гг. (Волох, 2004). В результате здесь сформировалась южная маргинальная популяция дикой свиньи на Украине. В КаПриЗ кабан появился в первой половине 60-х годов (Природа Карадага, 1989). Затем начался постепенный рост его численности и следующее снижение в последние годы (Антонец, 2011; Антонец, Ярыш, 2013).

Роющую деятельность кабана следует рассматривать как способ добывания корма (Козло, 1975). В лесостепных биотопах Карадагского заповедника встречаются два основных типа пороев дикого кабана: поверхностные (подстилочные) и почвенные (Лебедева, 1956). Здесь отмечаются все четыре группы почвенных пороев: диффузные, сплошные, точечные и ямы. Совершая почвенные

¹ Днепровско-Орельский природный заповедник, Днепропетровск, Украина.

² Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

порои, кабан выкапывает корневища, клубни и луковицы растений (*Tulipa schrenkii* Regel., *Crocus angustifolius* Weston., *Galanthus plicatus* Bieb. и др.), дождевых червей, личинок жуков и т.п., на поверхностных, вороша лесную подстилку, собирает желуди, орехи, личинок и куколок насекомых, кивсяков, улиток и пр. (Антонец, 1997; 1998; Антонец, 2005; Антонец, 2013; Козло, 1975; Курочкина, 1998). Интенсивность роющей деятельности кабанов неравномерна по сезонам года. Максимум роющей деятельности приходится на осенний период, а минимум – на летний (Антонец, 2013). Почвенные порои кабана в КаПриЗ заселяются сорными видами растений (*Eringium campestre* L.) и вызывают формирование залежного растительного покрова (Курочкина, 1998).

Материал и методы. С 2010 по 2014 гг. осуществляли мониторинг средообразующей деятельности диких копытных животных и, в частности, кабана в Карадагском природном заповеднике. Для этого были заложены 5 постоянных маршрутов, общей протяженностью 26,6 км (приводится подробное описание всех маршрутов) (Антонец, 2011). Учеты численности диких копытных животных в заповеднике проводили ежегодно в январе, методом стратифицированной выборки прогонами (Козло, 1975) силами работников лесной охраны. Учеты роющей и трофической деятельности дикого кабана проводили по стандартной методике (Лебедева, 1956). Особенности дендроактивности самцов косули учитывали ежегодно с апреля по октябрь по методике (Антонец, 2007) на лесных опушках, дорогах, просеках и тропах заповедника.

Результаты. Дикий кабан. Учет роющей деятельности дикого кабана в КаПриЗ в 2010 г. показал следующее (Антонец, 2011):

Маршрут № 1. Протяженность 5,182 км. Суммарная площадь пороев за год составила (весна 257,04) + (лето 0,0) + осень (51,11) + зима (192,205) = 500,38 м². В лесу – 215,455 м² (2,24% от площади трансекта), в степи – 284, 925 м² (1,16%). В среднем площади пороев составили 16,093 м²/га.

Маршрут № 2. Протяженность 6,163 км. Суммарная площадь пороев за год в степи составила (весна 132,34) + (лето 0,0) + (осень 71,755) + (зима 5,265) = 209,36 м² (1,61% от площади трансекта), в лесу – 0,0 м² (0,0%). В среднем площади пороев составили 17,66 м²/га.

Маршрут № 3. Протяженность 7,5 км. Суммарная площадь пороев за год в степи составила (весна 86,88) + (лето 0,0) + (осень 53,862) + (зима 22,03) = 140,742 м² (0,43% от площади трансекта), в лесу – 22,03 м² (0,183%). Всего: 162,772 м². В среднем площади пороев составили 36,17 м²/га.

Маршрут № 4. Протяженность 3,5 км. Суммарная площадь пороев за год составила (весна 8,1) + (лето 0,0) + (осень 29,315) + (зима 35, 78) = 73,195 м². В степи – 11,765 м² (0,098% от площади трансекта), в лесу – 61,43 м² (0,68 %). В среднем площади пороев составили 34,855 м²/га.

Маршрут № 5. Протяженность 4,262 км. Суммарная площадь пороев на степных участках в кв. 24 за год составила 273,85 м² (1,14%) от площади трансекта, в лесу – 0,0 м² (0,0 %). В среднем площади пороев составили 107,089 м²/га.

Таким образом, объем почвенных пороев дикого кабана в полевой сезон 2010 г. был невелик – от 0,098 до 2,24 % от площади трансекты на разных маршрутах.

В 2011 г. площади пороев дикого кабана в КаПриЗ значительно сократились по сравнению с 2010 г.: *маршрут № 1* – 2,08 м² (в 103,6 раза ниже); *маршрут № 2* – 45,02 м² (в 4, 65 раз ниже); *маршрут № 3* – 6,705 м² (в 21 раз ниже); *маршрут № 4* – 0,71 м² (в 16,6 раза ниже); *маршрут № 5* – 75,83 м² (в 3,6 раза ниже). В среднем за год площади пороев составили 7,4 м²/га (*№ 1* – 0,4 м²/га; *№ 2* – 7,5 м²/га; *№ 3* – 9,0 м²/га; *№ 4* – 2,3 м²/га; *№ 5* – 17,9 м²/га).

В 2012 г. площади почвенных пороев дикого кабана в КаПриЗ были следующими:

Маршрут № 1. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 14,585 м². В лесу пороев нет. В среднем площади пороев кабана составили 4,69 м²/га, т.е. сократились в 2012 г. по сравнению с 2011 г. в 7 раз.

Маршрут № 2. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 0,0 м². В лесу пороев нет. Площади пороев в 2012 г. сократились в 45 раз по сравнению с 2011 г.

Маршрут № 3. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год составила – 134,04 м². В лесу пороев нет. В среднем площади пороев кабана составили 29,87 м²/га. Площади пороев в 2012 г. увеличились в 20 раз по сравнению с 2011 г.

Маршрут № 4. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 0,0 м². В лесу пороев не обнаружено. В 2012 г. площади пороев сократились в 0,7 раза по сравнению с 2011 г.

Маршрут № 5. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 170,11 м². В лесу пороев нет. В среднем площади пороев кабана составили 66,52 м²/га. Площади пороев сократились в 2012 г. в 2,24 раза по сравнению с 2011 г.

Таким образом, в 2012 г. площади пороев дикого кабана существенно сократились в сравнении с 2011 г.

В 2013 г. площади пороев дикого кабана в КаПриЗ были следующими:

Маршрут № 1. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 124,7 м². В среднем площади пороев кабана составили 24,0 м²/га. В лесу пороев нет. Площади почвенных пороев увеличились в 2013 г. в 8,6 раза по сравнению с 2012 г.

Маршрут № 2. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 3,35 м². В лесу пороев нет. Площадь пороев возросла в 2013 г. в 3,35 раза по сравнению с 2012 г. В среднем площади пороев кабана составили 0,55 м²/га.

Маршрут № 3. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 0,0 м². В лесу пороев нет. Площади пороев сократились в 2013 г. в 134 раза по сравнению с 2012 годом.

Маршрут № 4. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 0,0 м². В лесу пороев нет. Площадь пороев в 2013 г. не изменилась в сравнении с 2012 г.

Маршрут № 5. Суммарная площадь пороев кабана в степи за год – 36,678 м². В лесу пороев нет. Площади пороев в 2013 г. сократились в 4,64 раза по сравнению с 2012 г. В среднем площади пороев кабана составили 8,6 м²/га.

Кроме того, впервые обнаружены весенние сплошные почвенные порою дикого кабана на поляне в лесу на краю грунтовой дороги вокруг г. Святая площадью 28 м².

Таким образом, в 2013 г. площади пороев дикого кабана в КаПриЗ снизились, т.е. были незначительными и, только на *Маршруте № 1* их величина возросла по сравнению с 2012 г. в 8,6 раза. На участках *Маршрутов № 3 и № 5* произошло снижение уровня роющей деятельности дикого кабана, а на *Маршруте № 4* он практически не изменился. В среднем площади пороев кабана за год составили 6,63 м²/га.

В 2014 г. площади пороев дикого кабана в КаПриЗ были следующими:

Маршрут № 1. Суммарная площадь пороев составила в лесу (весна 63 м²) + в степи (весна 0,155 м²). Осенью (в степи 1,45 м²) + (в лесу 77,2 м²). Всего в лесу: 140,2 м². В среднем площади пороев составили 2,7 м²/га.

Маршрут № 2. Суммарная площадь пороев составила в лесу (весна 0,0 м²) + в степи (весна 0,0 м²). Осенью (в степи 37,5 м²) + (в лесу 0,0 м²).

Маршрут № 3. Суммарная площадь пороев составила в лесу (весна $0,0 \text{ м}^2$) + в степи (весна $0,0 \text{ м}^2$). Осенью (в степи $0,0 \text{ м}^2$) + (в лесу $0,0 \text{ м}^2$).

Маршрут № 4. Суммарная площадь пороев составила в лесу (весна $0,0 \text{ м}^2$) + в степи (весна $0,0 \text{ м}^2$). Осенью (в степи $0,0 \text{ м}^2$) + (в лесу $0,0 \text{ м}^2$).

Маршрут № 5. Суммарная площадь пороев составила в лесу (весна $0,0 \text{ м}^2$) + в степи (весна $0,0 \text{ м}^2$). Осенью (в степи $0,0 \text{ м}^2$) + (в лесу $150,0 \text{ м}^2$). Всего в лесу: 150 м^2 . В среднем площади пороев составили $3,54 \text{ м}^2/\text{га}$.

Таким образом, в 2014 году существенные площади почвенных пороев дикого кабана отмечены в лесу на *Маршрутах № 1 и № 5*. В среднем за год площади пороев – $1,25 \text{ м}^2/\text{га}$.

За годы исследований произошло значительное снижение численности дикого кабана (Антонец, Ярыш, 2013) и заметно сократились площади пороев, что благоприятно сказалось на восстановлении элементов раритетной флоры Карадагского заповедника. В частности, впервые (в 2010, 2011 и 2012 гг. тюльпан Шренка не регистрировался) за годы мониторинга средообразующей деятельности дикого кабана на участке степи у подножия г. Сфинкс нами (25/IV – 2013) обнаружены 15 экз. цветущих тюльпанов Шренка (*Tulipa schrenkii* Regel.). Всего здесь произрастало на тот период около 50 экз. растений этого вида, а 28/IV – 2014 выявлено уже 80 цветущих экз. и всего – до 100 растений. Намечалась тенденция к восстановлению краснокнижного вида.

В монографии «Природа Карадага» (1989) о диком кабране сказано: «Для заповедника это нежелательный вид, поскольку своей роющей деятельностью



Рис. 1*. Тюльпан Шренка у подножия г. Сфинкс (25 апреля 2013 г.). Фото Н.В. Антонец

приводит к значительным нарушениям фитоценозов и создает угрозу исчезновения редких и охраняемых видов». На наш взгляд, дикий кабан (интродуцент) не представляет интерес как объект заповедания в небольших по площади, маргинальных, низкопродуктивных и поэтому крайне уязвимых угодьях Карадагского природного заповедника (данный подвид дикого кабана успешно охраняется в «Уссурийском» заповеднике, РФ) (Антонец, 2011). Таким образом, за годы исследований численность дикой свиньи в заповеднике неуклонно снижалась и достигла своего минимума (5 ос.) в 2013 г. (Антонец, Ярыш, 2013). Это не замедлило сказаться на состоянии популяции краснокнижного вида – тюльпана Шренка. В условиях резкого снижения уровня роющей и трофической деятельности дикого кабана успешно идет процесс восстановления раритетного вида.

В табл. 1 приводятся итоговые данные по роющей деятельности дикого кабана на территории Карадагского заповедника. Влияние кабана на крокусы отмечено по почвенным пороям в степи – цветущие растения в октябре 2013 г. (единичные экземпляры) были обнаружены нами только за пределами заповедника (вблизи п. Коктебель).

Табл. 1. Роющая деятельность дикого кабана в КаПриЗ (2010 – 2014 гг.)

Годы	Площади пороев кабана, м ² (лес и степь)					Сумма площади всех пороев кабана за год, м ²	Среднее м ² /га за год
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5		
2010	500,38	0,0	22,03	61,43	0,0	1219,56	42,0
2011	2,08	45,02	6,705	0,71	75,83	123,64	7,4
2012	14,585	0,0	134,04	0,0	170,11	218,735	20,00
2013	124,07	3,35	0,0	0,0	36,678	164,098	6,63
2014	141,625	37,5	0,0	0,0	150,0	329,125	1,25

Косуля европейская. Как известно, дендроактивность характерна для некоторых крупных хищников (бурый медведь, амурский тигр). Впервые термин дендроактивность диких копытных животных предложен автором в 2007 г. для лося и дикого кабана Днепровско-Орельского природного заповедника (Антонец, 2007).

На территории Карадагского заповедника в условиях лесостепи Крымских гор обитает аборигенная, южная маргинальная популяция европейской косули (*Capreolus capreolus* L., 1758). В первые годы после организации заповедника ее «...численность составляла круглогодично 8–10 голов» (Природа Карадага, 1989). По мере роста численности косули стало увеличиваться давление на флористические комплексы заповедника из-за чрезмерной плотности населения этого вида (Антонец, Ярыш, 2012). Косвенно на сверхвысокую плотность населения косули в КаПриЗ в 2013 г. указывает наличие большого количества постоянных троп животных и их лежек, а также 12 территориальных самцов. Как известно, одна взрослая косуля для проживания требует минимум 100 га лесостепных угодий (Настанова... 2002), поэтому ёмкость угодий в Карадагском природном заповеднике составляет 14 голов косули европейской (Иванов и др., 2004). Увеличение ее численности ведет к негативным последствиям для лесного биогеоценоза в целом.

Помимо употребления косулями в пищу большого количества веточно-го корма, взрослый территориальный самец обозначает свою индивидуальную территорию метками по периферии. Роль маркировочной деятельности самцов косули в КаПриЗ отмечена ранее (Иванов и др., 2004). В весенне-осен-



Рис. 2*. Новорожденная косуля (22 мая 2012 г., кв. 31). Фото Н.В. Антонец

ний период (с апреля по октябрь) взрослый территориальный самец европейской косули зубами и рогами делает специальные метки (заломы и задиры) на кустарнике или подросте древесных пород, показывая, таким образом, границы своего индивидуального участка и место стационарной лежки. Заломы представляют собой метки на стволах и ветках древесно-кустарниковых пород в виде сломанного пополам деревца (или кустарника) и их веток. Задиры – это метки взрослого самца косули в виде содранной зубами и рогами на стволе коры. Дендроактивность самцов косули проявляется в том, что они благодаря маркировочной деятельности, таким способом обозначая свою индивидуальную территорию, ревностно ее охраняют и в итоге наносят определенный вред древесно-кустарниковым породам, произрастающим на опушке леса вдоль просек, дорог и троп, повреждая и уничтожая их. Однако дендроактивность косули носит локальный характер, что является положительным моментом (Антонец, Ярыш, 2012; Иванов и др., 2004).

Учеты дендроактивности косули европейской в Карадагском природном заповеднике проводили на протяжении 2010–2014 гг. Всего маркировочной деятельности взрослых самцов косули на территории резервата подвергся 21 вид древесно-кустарниковых пород (16 – древесных) (табл. 2). В основном мечению подлежат самые молодые деревца и кустарники с диаметром ствола до 2,5 см – 55,5%. Поврежденные самцом косули растения старших возрастов (в основном ясеня – 3 и дуба – 1,5 %) составляют 4,5 %. Наибольшее количество меток отмечено на ясене – 27,4% случаев (Антонец, Ярыш, 2012).

Табл. 2. Видовой состав пород, повреждаемых косулей в Карадагском заповеднике (2010 – 2014 гг.)

Порода	Диаметр ствола (см)				Всего:	
	1–2,5	3–4	5–6	7–15	шт.	%
Фисташка (<i>Pistacia tatica</i>)	18	18	10		46	16,78
Дуб (<i>Quercus sp.</i>)	9	8	2	4	25	9,15
Ясень обыкновенный (<i>Fraxinus excelsior</i> L.)	52	10	5	8	75	27,38
Кизильник крымский (<i>Cotoneaster tauricus</i> Pojark)	24	8			32	11,68
Клен полевой (<i>Acer campestre</i> L.)	1	3	2		6	2,19
Скумпия (<i>Cotinus coggygria</i>)	1	4	6		11	4,00
Рябина крымская (<i>Sorbus taurica</i> Zinsert)	1				1	0,36
Рябина берека (<i>Sorbus torminalis</i> L.)		1			1	0,36
Граб (<i>Carpinus betulus</i> L.)	12	10			22	8,00
Шиповник (<i>Rosa canina</i> L.)	17	1			18	6,59
Груша (<i>Pyrus communis</i> L.)		3			3	1,09
Кизил (<i>Comus mas</i> L.)	6				6	2,19
Алыча (<i>Prunus divaricata</i>)	1	3	1	2	7	2,55
Терн (<i>Prunus spinosa</i> L.)	5	1			6	2,19
Бересклет бородавчатый (<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.)	1	1			2	0,72
Яблоня лесная (<i>Malus sylvestris</i> Mill.)		1			1	0,36
Можжевельник колючий (<i>Juniperus oxicedrus</i> L.)		5			5	1,82
Держи-дерево колючее (<i>Paliurus spina-christi</i> Mill.)			1	2	3	1,09
Вяз граболистный (<i>Ulmus carpinifolia</i> Rupp ex Suckow)	2				2	0,72
Бирючина обыкновенная (<i>Ligustrum vulgare</i> L.)	1				1	0,36
Жасмин кустарниковый (<i>Jasminum fruticans</i> L.)	1				1	0,36
ИТОГО: 21 вид	152	77	27	16	274	100

Как установлено нами ранее, «мечению» взрослых территориальных самцов косули европейской подвергается до 250 штук подроста и подлеска разных пород с последующим их усыханием и гибелью в течение 1 – 2 последующих лет (Антонец, Ярыш, 2012). Эта проблема весьма актуальна именно для Карадагского заповедника, т.к. здесь проходит южная граница распространения лиственных дубово-грабово-ясеневых лесов в Северном полушарии. Маргинальные лиственные и смешанные леса произрастают на склонах Крымских гор в условиях засушливого климата юго-востока Крымского полуострова и потому крайне уязвимы. Рекогносцировочное обследование лесов КаПриЗ (2011 – 2014 гг.) показало: состояние возобновления главной лесообразующей породы – дуба (пушистого, скального) – неудовлетворительное (отсутствует благонадежный подрост). Однако на степных участках Крымских гор в последние десятилетия идет интенсивный процесс зарастания степей древесно-кустарниковой растительностью (в основном, шиповником и держи-деревом). Подрост дуба здесь встречается крайне редко (единичные экземпляры, зачастую поврежденные самцами косуль). Аналогичная картина отмечена для целого ряда степных заповедников Украины (Ткаченко, 2014). По данным ботаника-степоведа, В.С. Ткаченко (2014) «...установилась устойчивая тенденция... сокращения ксероморфной на 30±10% и увеличения мезоморфной (на 10±5%) и лигнозной (на 20±10%) составляющих». «...Наступает черед активного внедрения в степные сообщества лигнозной (от лат. *lignum* – дерево) составляющей ценоструктур – кустарников и деревьев» (Ткаченко, 2014).

Дендроактивность дикого кабана проявляется в том, что он чаще использует хвойные породы деревьев в качестве «чесалок» для избавления от эктопара-



Рис. 3*. Залом ствола дуба (22 мая 2012 г. – кв. 27). Фото Н.В. Антонец

зитов (клещей), предварительно приняв «грязевую ванну» (Антонец, 2005, 2007; Козло, 1975). Дикий кабан (*Sus scrofa ussuricus* L.) в Карадагском заповеднике использует стволы старовозрастных деревьев сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don.) в качестве «чесалок» для избавления от клещей. В кв. 30 на «Экологической тропе» произрастают 2 старовозрастные сосны-чесалки. Кора в нижней части ствола (до 1 м) одной из сосен-чесалок (с $d=25$ см) за много лет «использования» стёрта кабаном до камбия на 70% в обхвате, а другой (с $d=45$ см) – на 90%, по состоянию на 2013 г. В кв. 25, в низине, в луже на дороге через южный перевал обнаружена «грязевая ванна» кабанов, размером 3,0 x 2,0 м. Обмазывая тело жидкой грязью (которая затем обсыхает), зверь трётся боками о ствол сосны, и – грязь облущивается кусочками вместе с назойливыми паразитами, а кабан избавляется таким образом от клещей. Дендроактивность дикого кабана в данном случае, чревата угнетением «дерева-чесалки».

Обсуждение. Проблема «перенаселенности диких копытных животных» в отдельных заповедниках и их влияния на процессы лесовозобновления и живой напочвенный покров обсуждается уже более полувека, а ее решение далеко от завершения. В настоящей работе авторы попытались обобщить опыт исследований влияния средообразующей деятельности диких копытных животных (кабан, косуля европейская) на лесостепные биогеоценозы Карадагского природного заповедника. В условиях горного заповедника с низкой кормовой емкостью угодий, дикий кабан (интродуцент) в процессе роющей и трофической деятельности вынужден употреблять в пищу в основном генеративные части луковичных растений, в большинстве своем занесенные в Красную книгу Украины (2008),

Красный список МСОП и Европейский Красный список. Высокая численность кабана в прошлом, в условиях заповедного режима и дефицита кормов привела к резкому снижению присутствия раритетной флоры и особенно, краснокнижного тюльпана Шренка. Однако в последние годы численность кабана резко снизилась (возможно, звери покинули деструктивную территорию), заметно сократились площади почвенных пороев, и с 2013 г. наметилась устойчивая тенденция восстановления краснокнижного тюльпана в Карадагском заповеднике.

В условиях перенаселенности (на порядок) на территории Карадагского природного заповедника косуля европейская наносит существенные повреждения древесно-кустарниковому подросту и подлеску маргинальных дубово-грабово-ясеневых лесов, расположенных на склонах Крымских гор. Авторы статьи (Иванов и др., 2004), ссылаясь на богатый опыт в вопросе снижения численности и влияния средообразующей деятельности диких копытных животных на лесные ценозы, в разных странах мира предлагают проводить их отстрелы, как наиболее эффективный метод. Из способов по устранению влияния средообразующей деятельности дикого кабана нами предлагаются мероприятия по регулированию численности дикой свиньи ресурсосберегающими методами – отловы зверей специальными живоловками и переселение их в другие регионы с целью восстановления утраченных видов и улучшения экологического состояния окружающей природной среды (Антонец, 1998, 2011, 2013). Рекомендуются снижение численности данного вида до 14 ос./1000 га угодий, с целью устранения негативного влияния.

Выводы. 1. За годы исследований произошло снижение численности дикого кабана и заметно сократились площади почвенных пороев, что благоприятно сказалось на восстановлении элементов раритетной флоры Карадагского природного заповедника. Наметилась благоприятная тенденция к восстановлению краснокнижного вида.

2. Дикий кабан (интродуцент) не представляет интерес, как объект заповедания в небольших по площади, маргинальных, низкопродуктивных и, поэтому крайне уязвимых угодьях Карадагского природного заповедника (данный подвид дикого кабана успешно охраняется в «Уссурийском» заповеднике, РФ). Из способов по устранению влияния средообразующей деятельности кабана предлагаются мероприятия по регулированию численности дикой свиньи ресурсосберегающими методами – отловы зверей специальными живоловками и переселение их в другие регионы (охотничьи хозяйства) с целью восстановления утраченных видов и улучшения экологического состояния окружающей природной среды Крымского полуострова.

3. На территории Карадагского природного заповедника в условиях лесостепи Крымских гор обитает аборигенная, южная маргинальная популяция европейской косули. По мере роста численности косули стало увеличиваться давление на флористические комплексы заповедника из-за чрезмерной плотности населения этого вида. С целью устранения негативного влияния средообразующей роли европейской косули предлагаются мероприятия по регулированию численности данного вида ресурсосберегающими методами – отловы зверей и переселение их в другие регионы.

4. Дендроактивность дикого кабана Карадагского природного заповедника заключается в том, что он использует стволы старовозрастных деревьев сосны крымской в качестве «чесалок» для избавления от клещей и, таким образом, повреждает их.

Литература

- Абатуров Б.Д. Млекопитающие в биогеоценозе // Природа. – 1973. – № 10. – С. 20–24.
- Абатуров Б.Д. Реакция растительности на стравливание копытными. – Копытные фауны СССР (экология, морфология, использование, охрана). – М.: Наука, 1975. – С. 156–157.
- Антонец Н.В. Особенности влияния дикого кабана на эфемероиды в дубравах степной и лесостепной зон // Заповідна справа в Україні. – Канів: КНУ, 1997. – Вип. 3. – № 1. – С. 55–57.
- Антонец Н.В. Особенности роющей деятельности кабана в поёмных дубравах лесостепной и степной зон // Заповідна справа в Україні. – Канів: КНУ, 1998. – Вип. 4 (2). – С. 18–24.
- Антонец Н.В. Особливості екології дикого кабана у Дніпровсько-Орільському заповіднику // Лісівництво і агролісомеліорація. – Харків: Оберіг, 2005. – Вип. 108. – С. 200–203.
- Антонец Н. Дендроактивность диких копытных животных Днепро-Орельского природного заповедника // Актуальные проблемы охраны и рационального использования животного мира: Материалы юбилейной конференции. – Кишинёв: 2007. – С. 9.
- Антонец Н.В. Дикий кабан Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. – Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе. – Симферополь, 2011. – С. 255–261.
- Антонец Надежда. Возобновление дуба под влиянием средообразующей деятельности кабана // Germany, LAP LAMBERT: Academic publishing, 2013. – 254 с.
- Антонец Н.В., Ярыш В.Л. Дендроактивность косули европейской (*Capreolus capreolus* L.) // IX Всероссийская научно-практическая конф. (с международным участием). «Тобольск научный – 2012». – Тобольск: Тюменский издательский дом, 2012. – С. 78–82.
- Антонец Н.В., Ярыш В.Л. Сравнительная характеристика структуры популяций дикого кабана (*Sus scrofa* L.) Днепровско-Орельского и Карадагского заповедников // Заповедники Крыма: Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе. Международная конференция. – Симферополь, 2013. – С. 273–277.
- Волох А.М. Великі ссавці південної України в ХХ ст. (динаміка ареалів, чисельність, охорона та управління): автореф. дис. докт. біол. наук. – Київ: Інститут зоології НАНУ, 2004. – 35 с.
- Гусев А.А. Роль диких копытных в функционировании биогеоценозов Центрально-Черноземного заповедника: автореф. дисс... канд. биол. наук. – М., 1984. – 19 с.
- Иванов С.П., Паршинцев А.В., Евстафьев И.Л., Товтинец Н.Н., Ярыш В.Л. Проблема избытка диких копытных на заповедных территориях // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология. Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1-я. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 446–463.
- Козло П.Г. Дикий кабан. – Минск: Урожай, 1975. – 223 с.
- Курочкина О.Г. Дикий кабан в экосистемах Карадагского заповедника // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття. – Канів, 1998. – С. 279–280.
- Лебедева Л.С. Экологические особенности кабана Беловежской пушчи // Ученые записки Московского педагогического ин-та им. В.П. Потемкина. – 1956. – Т. 61, вып. 4–5. – С. 105–271.
- Настанова з упорядкування мисливських угідь. – Київ: 2002. – 114 с.
- Природа Карадага. – Киев: Наук. думка, 1989. – С. 227.
- Ткаченко В.С. Детерминировано природой // Степной бюллетень. – Новосибирск, 2014. № 40. – С. 5–7.
- Филонов К.П. Динамика численности копытных животных и заповедность // Охотоведение. – М., 1977. – 230 с.

Article is about the analysis of impact of the environment-forming activity of wild *Artiofactlya* (wild boar, European roe deer) on the processes of natural seed resumption of wood and shrub species at the Karadag Nature Reserve. Data on dynamics of the number of wild *Artiofactlya* and condition of young growth as well as undergrowth of mountain forests under impact of dendro-activity of males of roe deer and (sometimes) wild boar are presented. Also nuzzle activity of wild boar as a part of its trophic activity and its effect on grassland vegetation especially species included into the Red Data Book of Ukraine (2009), and ephemeroïds (Shrenk tulip) are analyzed.

Keywords: Environment-Forming Activity, Wild Boar, European Roe Deer, Karadag Nature Reserve.

В.Л. Ярыш¹, канд. с.-х. наук, С.П. Иванов^{1,2}, д-р биол. наук, проф.
**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КОПЫТНЫХ В КАРАДАГСКОМ
ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ**

Изучена многолетняя динамика численности копытных в Карадагском природном заповеднике. С момента основания заповедника в 1984 г. и по 2005 г. численность косули увеличивалась по экспоненте, начиная с 20–50 особей, до 300. В последующие годы численность косули стабилизировалась на уровне 340 особей, варьируя от 264 до 438 особей. Средняя за последние 10 лет наблюдений плотность косули в заповеднике (205 голов на 1 тыс. га) в 12 раз превышает норму, рассчитанную с учетом бонитета участков обитания этого вида в заповеднике. Средняя численность кабана в заповеднике как в начальный период его существования (с 1984 по 2005 гг.), так и в последующие годы оставалась без изменений. При среднем значении численности около 46 особей отмечены сильные колебания численности от 5 до 100 особей по отдельным годам наблюдений. Средняя плотность кабана в заповеднике превышает оптимальную в 23 раза. Приведенные данные обсуждаются в природоохранном аспекте.

Ключевые слова: косуля, кабан, динамика численности, Карадагский природный заповедник, Крым.

Копытные животные являются важным компонентом наземных биогеоценозов, оказывающим существенное влияние на лесные экосистемы (Динесман, 1961; Ходашева, Елисеева, 1967; Абатуров, 1973, 1975, 1979, 1980; Злотин, Ходашева, 1974; Круть, Забелин, 1988). Сопровождающие жизнедеятельность копытных факторы физического воздействия на среду – вытаптывание и уплотнение почвы, взрыхление верхних почвенных горизонтов и подстилки – приводят к изменению микрорельефа, гидротермического режима, многих физических и химических характеристик почвы. Существенное воздействие на всю экосистему леса оказывает пищевая активность копытных, которая сопровождается изреживанием растительности, изменением целого ряда фитоценологических показателей, уменьшением биомассы и изменением соотношения численности видов множества почвенных беспозвоночных (Козло, 1975; Козло, Ставровская, 1999; Мишнев, 1971, 1984, 1986, 2002; Прохорова, 1973; Толкач, Дворак, 1980; Шаповалова и др., 1995; Козулько, 2000; Миронова, Курочкина, 2001; Антонец, Ярыш, 2012).

При отсутствии должного контроля над численностью копытные быстро превращаются в настоящее бедствие для природы (Hine, 1962; Hayes, 1964; Trefethen, 1968; Оуэн, 1977; Рамад, 1981; Мишнев, 1984, 1986). Яркие примеры крайне негативного воздействия крупных копытных на фитоценозы в условиях неконтролируемого роста их численности, известны как для ряда лесохозяйственных хозяйств (Юркевич, Гельтман, 1966; Рубцов, 1966; Рубцов и др., 1976), так и для заповедных территорий (Науменко, Бицин, 1957; Янушко, 1957; Корякин, 1961; Рамлаев, 1969; Романовский, Кочановский, 1971; Тимофеева, 1985; Голгофская, 1973; Буховец, Лукьянец, 1976). Особую тревогу вызывает деформация природ-

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

² Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, РФ.

ных экосистем под влиянием избыточной численности копытных в условиях заповедников, поскольку означает снижение их качества как эталонов природы, что входит в противоречие с основными целями и задачами заповедного дела (Красницкий, 1983; Мишнев, 2002). Не случайно вопрос о возможностях реализации идеи абсолютной заповедности в условиях отсутствия крупных хищников стал предметом неутрачивающей дискуссии (Тимофеева, 1974; Фадеев, 1977, 1978; Филонов, 1977; Красницкий, 1983; Гусев, 1988; Мишнев, 1984, 2002; Иванов и др., 2004). В связи с этим, исследования, направленные на изучение динамики численности копытных и их влияния на экосистемы заповедников, крайне актуальны и представляют большой интерес как в теоретическом, так и в практическом отношении.

Цель нашей работы – выявить особенности динамики численности диких копытных – косули европейской (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758), дикого кабана (*Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888) и благородного оленя (*Cervus elaphus braueri* Charlemagne, 1920) – в Карадагском природном заповеднике НАН Украины и на прилегающих территориях и обсудить полученные данные в природоохранном аспекте. Данная работа является продолжением исследований, результаты которых были опубликованы ранее (Иванов и др., 2004).

Специфика данных исследований требует предварить изложение полученных результатов приведением некоторых сведений о Карадагском природном заповеднике. Территория суши заповедника занимает площадь 2065 га. Площадь, покрытая лесом, составляет 1230 га, лес вместе с прогалинами, рединами и степными участками – 1706 га, выходы скал – 315 га, дороги, пляжная полоса, усадьбы – 24 га. Распределение площади суши заповедника по типу охотничьих угодий представлено в табл. 1.

Табл. 1. Распределение общей площади суши Карадагского природного заповедника по типу охотничьих угодий

Тип охотничьих угодий	Площадь, га	Доля от общей площади охотничьих угодий, %
Хвойный лес	97,1	5,6
Лиственный и смешанный лес	1471,5	85,8
Кустарники	29,0	1,7
Другие категории	117,9	6,9
Всего	1715,5	100
Земли, которые не подлежат бонитировке (скальные выходы, каменистые осыпи, оползни грунта и др.)	349,7	-

Лес располагается на склонах гор Сюрю-Кая и Святая. Лесообразующие породы – дуб пушистый и дуб скальный. В лесном фонде заповедника преобладают порослевые формы второй и третьей генерации дуба. В течение последних столетий карадагский лес периодически подвергался усиленной рубке и до установления заповедного режима находился под сильным антропогенным прессом: неумеренная рекреация, выпас скота, сенокосение, пожары (Миронова, Нухимовская, 2001). Кроме того, лесной массив Карадагского природного заповедника находится на границе лесной зоны Крыма и фактически произрастает в экстремальных климатических условиях. Перечисленные обстоятельства являются причиной того, что лесной массив Карадага имеет самый низкий класс бонитета (5а), а в отношении обитания копытных оценивается как угодья близкие к самым бедным.

Материал и методы. Учеты численности копытных на территории заповедника были начаты в 1986 г. и до 2002 г. проводились регулярно с периодичностью 1–4 года, а начиная с 2002 г. – ежегодно. Учеты численности проводили с использованием метода шумового прогона (Приклонский, 1977). Учетные площади прогонов в разные годы составляли от 10 до 22 % территории постоянного обитания копытных на Карадаге. В ходе исследований для учета копытных из года в год использовались одни и те же учетные площадки (рис. 1). Выбор учетных площадок проводили с учетом их репрезентативности в отношении бонитета, в результате чего среднее значение бонитета учетных площадок совпало со средним значением бонитета территории заповедника. При выборе учетных площадок учитывалось также удобство работы прогонщиков и наблюдателей. Большинство учетов было проведено в январе – феврале, в трех случаях – в октябре, ноябре и марте (табл. 2), что соответствует периоду средней и высокой стадности косули (Хоецкий, 2013). Сведения о численности копытных на прилегающей территории Старокрымского лесничества были почерпнуты из официальных данных учетов, проводившихся на этой территории силами работников лесничества. Статистическая обработка полученных данных проведена общепринятыми методами биометрии (Лакин, 1968 и др.).

Результаты и обсуждение. Данные по учету численности и плотности косули и кабана на территории Карадагского природного заповедника в период с 1986 по 2013 гг. иллюстрируют табл. 2–3 и рис. 2. Еще один вид копытных, обитающий в Крыму, в том числе на территории прилегающего к заповеднику Старокрымского лесничества, – благородный олень – ни в одном из учетов не зарегистрирован,

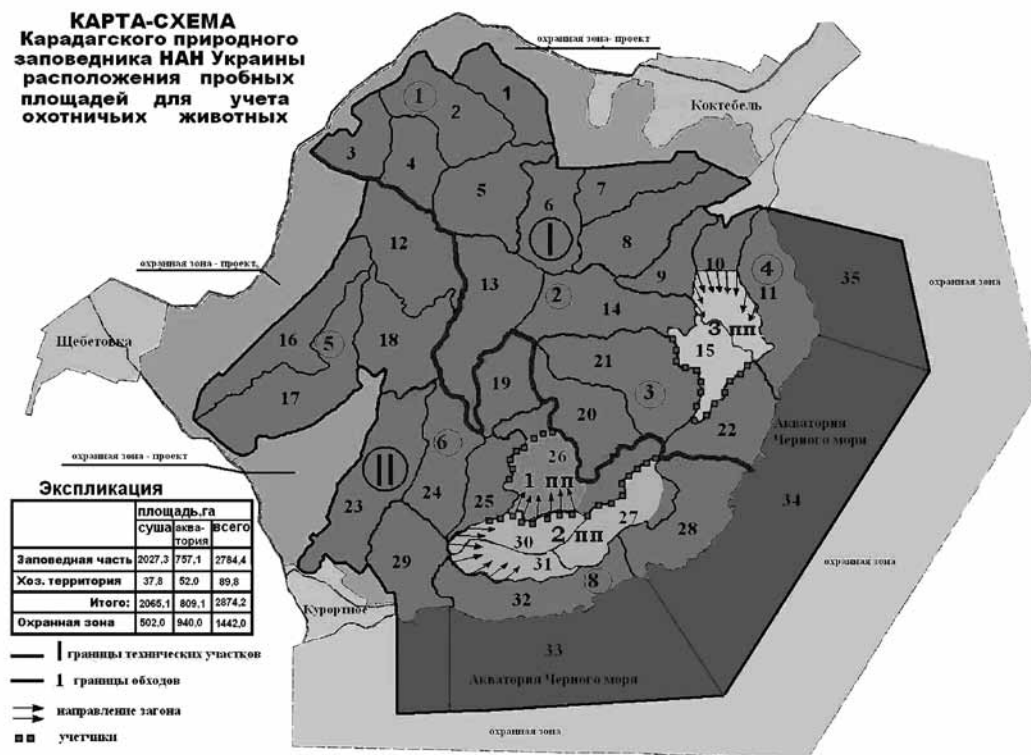


Рис. 1*. Расположение площадок для учета численности копытных на территории Карадагского природного заповедника

хотя единичные встречи этого вида на территории заповедника случались в отдельные годы вне дней проведения учетов. Можно быть уверенными в том, что благородный олень, несмотря на его до последнего времени постоянное присутствие в соседнем лесничестве (рис. 3), на территории заповедника постоянно не обитает, а редкие встречи с ним здесь относятся к мигрирующим особям.

Табл. 2. Данные по учету плотности и численности косули на территории Карадагского природного заповедника в период с 1986 по 2013 гг.

Учетная площадь, га	Даты учета	Учтено особей	Плотность особей, гол./1000 га	Общая численность косуль в заповеднике
178,0	06.02.86	5	28	48
263,0	27–28.11.89	11	42	72
150,0	05.02.92	3	20	34
167,0	15.02.93	4	24	41
334,0	18–21.01.97	28	84	143
167,0	15.10.99	18	108	185
376,0	05.02.02	40	106	182
376,0	27.01.03	81	215	369
254,0	20.03.04	38	150	257
254,0	30.01.05	44	173	296
376,0	23.02.06	90	239	410
376,0	28.01.07	89	236	406
376,0	26.01.08	75	199	341
376,0	24.01.09	59	157	269
376,0	24.01.10	69	185	316
376,0	23.01.11	81	215	369
376,0	29.01.12	58	154	264
376,0	03.02.13	96	255	438

Табл. 3. Данные по учету плотности и численности кабана на территории Карадагского природного заповедника в период с 1986 по 2013 гг.

Учетная площадь, га	Даты учета	Учтено особей	Плотность особей, гол./1000 га	Общая численность кабана в заповеднике
178	06.02.86	4	22	37
263	27–28.11.89	8	45	77
150	05.02.92	2	13	22
167	15.02.93	3	18	31
344	18–21.01.97	9	27	46
167	15.10.99	7	42	72
370	05.02.02	4	10	17
376	27.01.03	8	21	36
254	20.03.04	8	31	53
254	30.01.05	15	59	101
В среднем			28,8	49,2
376	23.02.06	14	37	63
376	28.01.07	17	45	77
376	26.01.08	12	32	54
376	24.01.09	4	11	19
376	24.01.10	10	30	51
376	23.01.11	11	29	50
376	29.01.12	5	13	23
376	03.02.13	1	3	5
В среднем за все годы			27,1	46,3

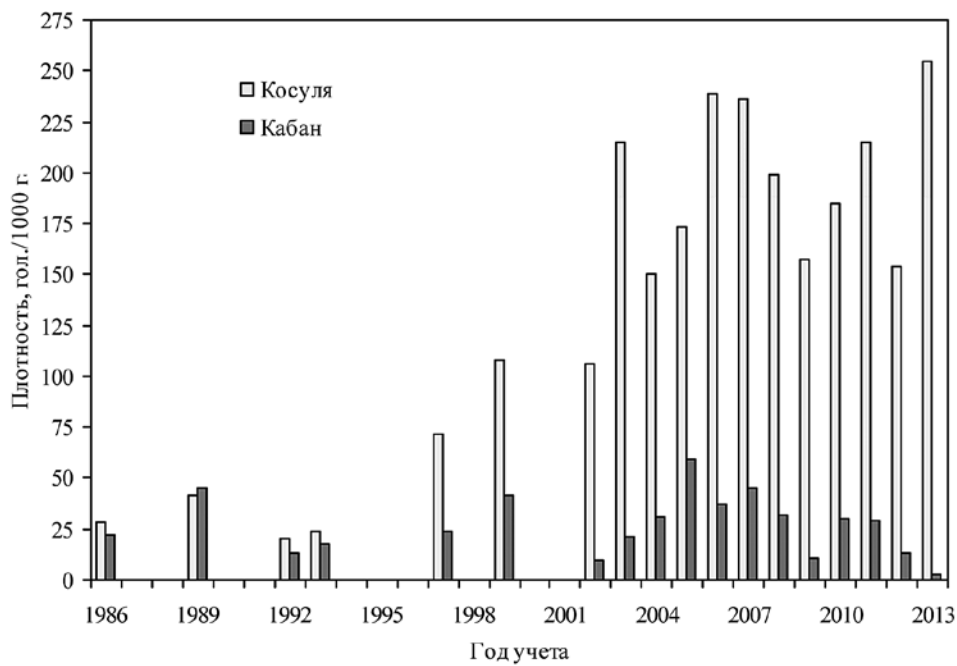


Рис. 2. Динамика плотности косули и кабана в Карадагском природном заповеднике в период с 1986 по 2013 гг.

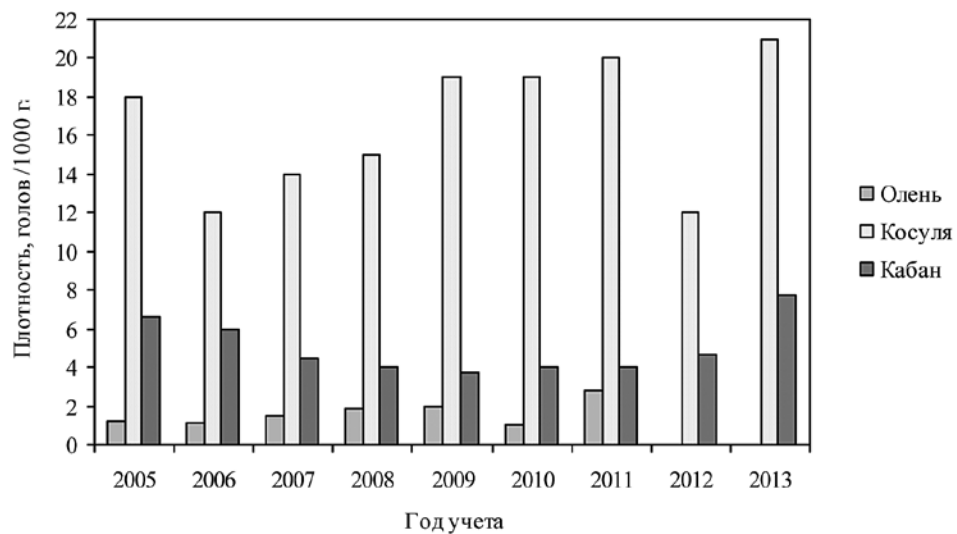


Рис. 3. Динамика плотности оленя, косули и кабана в Старокрымском лесничестве в период с 2005 по 2013 гг.

Наглядное представление о динамике изменения плотности косули на территории заповедника дает рис. 2. Рост плотности косули в заповеднике начался с момента его создания и продолжался до 2005 г. по экспоненте. Начиная с 2003 г., поступательное увеличение плотности косуль прекратилось. В последующие годы наблюдалось колебание этого показателя в пределах от минимальных зна-

чений (157 и 154 гол./1000 га) в 2009 и 2012 гг., до максимального (255 гол./1000 га) – в 2013-м. За эти годы численность косуль падала пять раз (на 1, 16, 20, 28 и 44 %) и пять раз возрастала (три раза на 20 % и по одному разу на 39 и 66 %). Возрастание численности косули на 20 % за сезон является нормой для этого вида при благоприятных условиях (Настанова... 2002), которые, безусловно, имели место в заповеднике. Возрастание численности косуль на большую величину, как и существенное ее снижение в отдельные годы, требует объяснения.

Прежде чем перейти к обсуждению представленных данных по динамике плотности косуль в заповеднике, необходимо обратить внимание на абсолютные значения этого показателя (табл. 2) и их соответствие принятым нормам. При создании заповедника был разработан «Проект организации и развития Карадагского государственного заповедника АН УССР» (Проект организации... 1983–1984), в котором на основе оценки общего запаса зимних кормов (34,1 т) и допустимого уровня их потребления (25 %) рассчитана оптимальная численность копытных. К сожалению, в ходе расчета была допущена ошибка в вычислении и с учетом ее исправления оптимальной численностью копытных в заповеднике, согласно базовым данным проекта, следует считать 7 оленей, 16 косуль и 2 кабана. В отсутствие оленя и с учетом того, что косуля потребляет корма в 1,6 меньше оленя, оптимальное количество косуль на территории заповедника соответствует 28 особям при плотности 17 особей на 1 тыс. га. Большую величину оптимальной численности (91 особь) допускают для заповедника В.Н. Смаголь и В.Л. Ярыш (2006). Далее в качестве оптимальной мы будем считать численность, рассчитанную на основании Проекта организации заповедника (Проект организации... 1983–1984).

Сравнивая рекомендованную плотность косуль с реальной, можно увидеть, что последняя уже в первое десятилетие существования заповедника превысила норму более чем в 2 раза. Средняя плотность косули в период с 2003 по 2013 гг. в 205 особей на 1 тыс. га превышает норму в 12 раз.

Можно было бы предположить, что именно значительное превышение нормы по плотности особей является причиной отмеченного выше большого колебания численности косуль в заповеднике на протяжении последних десяти лет. То есть, колебание численности есть результат действия механизмов саморегуляции. Однако если обратиться к рис. 2, то становится очевидным, что и при низкой плотности косуль в первые годы существования заповедника их численность колебалась в таком же широком диапазоне. Например, в 1992 г. численность косули упала по сравнению с 1990 г. в два раза, а с 1993 по 1997 гг. возросла в 3,5 раза, тогда как при нормальном естественном приросте должна была бы увеличиться только в 1,7 раза. Значительные колебания численности косуль при низкой плотности отмечены также и в Старокрымском лесничестве (рис. 3). Таким образом, можно заключить, что высокая плотность косули не является причиной колебания ее численности.

Территория Старокрымского лесничества примыкает к заповеднику. Учитывая это обстоятельство, мы попытались выяснить – нет ли корреляции между колебанием численности косуль на этих двух соседних территориях. Расчеты показали полное отсутствие как положительной, так и отрицательной корреляции ($r=0,05$). Следовательно, факторы, определяющие колебание численности косуль как в заповеднике, так и на прилегающих территориях, действуют локально и независимо. Иными словами, население косуль заповедника в значительной мере обособлено от населения косуль окружающих территорий.

Это предположение находится в соответствии с особенностями биологии этого вида. Косуля, как известно, ведет относительно оседлый образ жизни. По крайней мере, это касается самцов, которые делят территорию на участки, метят их и активно охраняют. Избыток особей изгоняется, а приток новых не допускается. Эти особенности косуль должны исключить большие колебания их численности в заповеднике после достижения максимально возможной плотности, соответствующей предельной емкости угодий.

Можно было бы предположить, что одним из факторов, способным влиять на численность косуль в заповеднике, является деятельность бродячих собак. Данные параллельных учетов численности таких собак и гибели от них копытных (рис. 4) показывают, что эти две величины изменяются синхронно, но в год совпадающих пиков численности собак и погибших копытных (2009 г.) приходится на год низкой численности как косуль, так и кабана (рис. 2 и 3). Поскольку учеты численности собак и их жертв производились в течение всего года, а копытных в первый его месяц, низкая численность копытных не могла быть следствием высокой численности собак.

Возможно, что определенную роль в снижении численности косуль в заповеднике в отдельные годы играют лисы. Оценка возможности такого влияния дала неоднозначные результаты (Ярыш и др., 2014). Впрочем, отмеченные отклонения от классической схемы механизма «хищник – жертва» в отдельных случаях могут иметь место и при наличии фактической взаимосвязи (Федоров, 2003).

Резкое уменьшение численности косуль в заповеднике в отдельные годы, возможно, связано с падежом животных. Известно, что у крымских косуль выявлено много заболеваний, которые являются причиной гибели почти каждого десятого животного из числа погибших (Дулицкий, 2001). Однако за все время наблюдений массового падежа животных в заповеднике не отмечено.

Таким образом, имеющиеся данные и их анализ не позволяют с достаточной определенностью указать на причины столь сильного колебания численности косуль в заповеднике. В качестве допущения можно предположить, что эмиграция

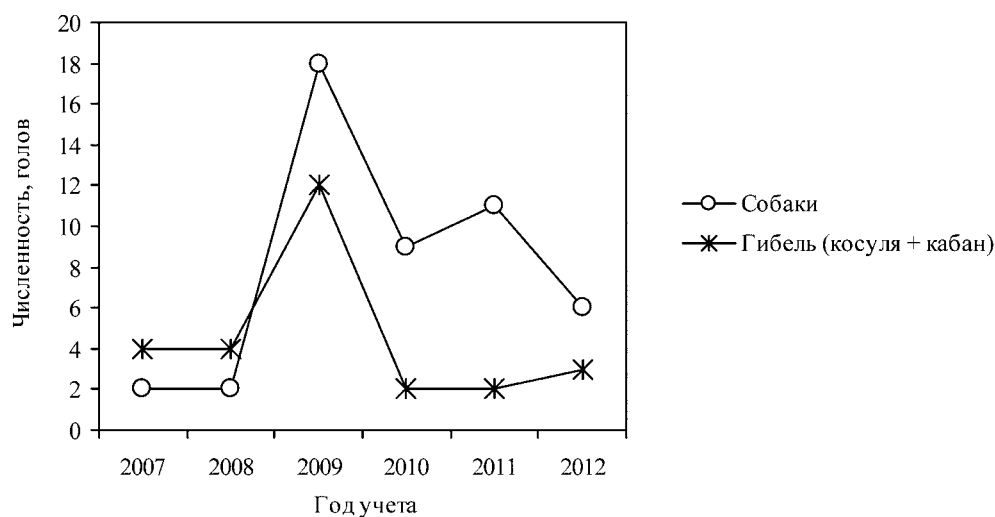


Рис. 4. Число бродячих собак и их жертв – павших животных (кабан и косуля) – на территории Карадагского природного заповедника в период с 2007 по 2012 гг.

и иммиграция косуль в заповеднике все же имеет место, а причиной такого отклонения от нормы является маргинальный характер населения косуль заповедника, находящихся на восточной границе своего распространения в Крыму.

Динамика численность кабана в заповеднике за время его существования носит иной характер по сравнению с динамикой численности косули. Как в первый период существования заповедника (до 2005 г.), так и в последующие годы численность кабана колебалась, но в среднем оставалась без существенных изменений (табл. 3). Среднее значение численности кабана в период с 1986 по 2005 гг. включительно составило 49 особей, а в последующие 8 лет – 43, при среднем значении – 46 особей. При этом колебания численности кабана по отдельным годам наблюдений были высокими, претерпевая отклонения даже более сильные, чем у косуль. Минимальная численность кабана отмечена на уровне 5–17 особей, а максимальная – 77–100. Минимальная плотность – 3–10 голов на тыс. га, а максимальная – 45–59. Средняя плотность кабана в заповеднике превышает оптимальную в 23 раза, а максимальная – в 50. Плотность кабана в заповеднике во много раз превышает плотность кабана в прилегающем Старокрымском лесничестве (рис. 3), где также наблюдается колебание численности, хотя и в несколько меньшем диапазоне. Расчет коэффициента корреляции между численностью кабана в лесничестве и в заповеднике за период с 2005 по 2012 гг. показал явную синхронность изменения количества особей на этих территориях ($r = 0,68$). Эти данные говорят о том, что кабаны, населяющие заповедник и территорию лесничества, представляют собой в определенной мере связанную общность особей, по крайней мере, находящуюся под воздействием одних и тех же факторов, влияющих на их численность.

Выявленная нами высокая плотность копытных в Карадагском природном заповеднике, значительно превышающая рекомендованную норму, требует обсуждения, прежде всего, в аспекте влияния такой численности копытных на биоценозы заповедника. Влияние копытных на экосистемы заповедников достаточно хорошо изучено. Получено много свидетельств отрицательного воздействия копытных на растительность, мезофауну и другие компоненты биоценозов при превышении норм их численности и плотности. Установлено, что существенный ущерб лесу способны нанести не только крупные копытные, такие как лоси и олени, но и косули и кабаны. К примеру, в заповеднике Лес на Ворскле в ходе многолетних наблюдений прослежен характер повреждения лесных пород в зависимости от численности косуль (Тимофеева, 1985). Уже при достижении плотности 50–60 особей на 1 тыс. га было выявлено заметное влияние на растительность. В первую очередь ущерб наносится излюбленным для косуль породам деревьев и кустарников, а при достижении плотности 100–200 голов на 1 тыс. га – подавляющему большинству пород и всем без исключения типам растительности. В частности, повреждение подроста дуба составило 75 %. Заметим, что средняя плотность косули в заповеднике Лес на Ворскле в полтора раза меньше, чем в Карадагском природном заповеднике.

В ходе исследований, проведенных в Центральном-Черноземном заповеднике, было установлено, что при плотности косуль от 31 до 66, кабана – от 20 до 30 и лося от 4 до 42 особей на 1 тыс. га в биоценозах заповедника произошли существенные деформации. Обследование состояния подростка дуба и его спутников на участках преимущественного обитания косуль показало, что повреждение побегов текущего прироста составляют от 21 до 83 % (в среднем 55 %). Совокупный объем повреждающей деятельности косули в заповеднике не меньший, чем лося. И хотя за зиму косуля съедает в лесу в 2,6 раза меньше веточного

корма, она наносит деревьям более серьезные повреждения (Злотин, Ходашева, 1974). Кроме того, косуля питается большим числом видов растений, чем олень и лось. Рацион косули включает несколько сотен видов растений (Тимофеева, 1985). Более локальный, но, тем не менее, ощутимый вред лесу причиняют самцы косуль, которые, очищая свои рога от «бархата», ломают деревья и кусты, а в период с апреля по сентябрь метят границы своей территории, полностью сдирая кору с молодых деревьев.

В подавлении естественного возобновления леса и глубоком нарушении биоценозов в Центрально-Черноземном заповеднике особо активную роль играют кабаны. Кабаны уничтожают практически весь урожай желудей, кроме того, они разрушают муравейники, яйцекладки и выводки гнездящихся птиц, способствуют эрозии почв и обеднению растительных сообществ (Рябов, 1975; Фадеев, 1978; Гусев, 1988). Чрезмерно высокая численность копытных в заповеднике, по данным А.М. Красницкого (1983), привела к подавлению целого ряда редких видов травянистых растений, при этом автор указывает, что на местах постоянных пороев редкие растения полностью исчезают не сразу, а в течение двух-трех лет. Их место занимают крапива, бодяк и пустырник. Эдификаторы дубрав – ландыш и купена сокращаются в численности и оттесняются к приствольным участкам.

Следует отметить, что плотность кабана, как и косули, в Карадагском природном заповеднике значительно превышает их плотность в упомянутых выше заповедниках. Тем не менее, проведенные здесь исследования пока ограничиваются констатацией фактов воздействия копытных на фитоценозы заповедника (Миронова, Курочкина, 2001; Антонец, Ярыш, 2012). С учетом ситуации, сложившейся в Карадагском природном заповеднике, этих сведений явно недостаточно. Совершенно необходимо проведение здесь более глубоких исследований, которые позволят получить не только оригинальные, но, возможно, и уникальные результаты.

В заключение обсуждения необходимо отметить важное обстоятельство, на которое указывает К.Н. Филонов (1977) после обобщения данных оценки состояния леса в 14 заповедниках европейской части России. По этим данным, не только небольшие по площади заповедники, но и более крупные, такие как Дарвиновский, Воронежский, Березинский, Беловежская пуща и другие, страдают от массового повреждения лесной растительности копытными животными, чья высокая численность сформировалась на фоне интенсивного истребления волка как на их территориях, так и в прилегающих лесных угодьях (Нестеренко, 1988; Филонов, Калецкая, 1982, 1985). Кстати, волк как фактор, способный эффективно влиять на численность копытных, отсутствует в Карадагском природном заповеднике. Копытные в условиях отсутствия факторов, сдерживающих рост их численности, практически никак не реагируют (или реагируют с большим опозданием) на ухудшение кормности угодий. На фоне полной трансформации фитоценоза они в основной массе продолжают упорно придерживаться привычных мест обитания, несмотря на потерю в весе, размерах и снижение рождаемости (Ткаченко, 1960; Юргенсон, 1959, 1973). Нет сомнения, что эти же явления происходят и в Карадагском природном заповеднике, оставаясь вне внимания исследователей.

Заключение. Мониторинг численности копытных (косули, кабана и оленя) в Карадагском природном заповеднике и на прилегающих территориях показал, что с момента основания заповедника (1984 г.) по 2005 г. численность косули увеличивалась по экспоненте, начиная с 20–50 особей до 300. В последу-

ющие десять лет численность косули стабилизировалась на уровне 340 особей, подвергаясь колебаниям от 264 до 438 особей. Колебания численности косули в заповеднике происходили в большом диапазоне как при низких значениях численности, так и при высоких и не связаны с колебаниями численности косуль в прилегающем лесном массиве Старокрымского лесничества. Возрастание численности косуль в отдельные сезоны намного превышает возможности максимального естественного прироста их численности, что свидетельствует о возможности пополнения населения косуль заповедника за счет соседних территорий. Резкое уменьшение численности косуль в заповеднике в отдельные годы не находит объяснения из-за отсутствия достоверных данных о действии факторах, способных привести к снижению их численности: хищники, болезни, снижение рождаемости, эмиграция и пр. Тот факт, что многолетняя динамика численности косуль в заповеднике в целом не коррелирует с колебаниями их плотности на прилегающих территориях, свидетельствует об определенной обособленности населения косуль заповедника и локальном характере действия факторов, влияющих на их численность.

Средняя численность кабана в заповеднике как в первый период наблюдений с 1984 по 2005 гг., так и в последующие годы оставалась без изменений. При среднем значении численности около 46 особей отмечены сильные колебания численности от 5 до 100 особей по отдельным годам наблюдений. Несмотря на гораздо меньшую плотность кабана в прилегающем лесничестве, отмечена четкая положительная корреляция между многолетней динамикой его численности в заповеднике и на соседних территориях.

Средняя за последние 10 лет наблюдений плотность косули в заповеднике (205 голов на 1 тыс. га) в 12 раз превышает норму, рассчитанную с учетом бонитета участков обитания этого вида в заповеднике.

Средняя плотность кабана превышает рекомендованную в 23 раза.

Олень на территории заповедника не обитает постоянно, несмотря на его постоянное присутствие в соседнем лесничестве. Редчайшие встречи оленя в заповеднике относятся к мигрирующим особям.

Проведенных в последнее время исследований недостаточно для получения ясной картины динамики количественных и качественных изменений фито- и зооценозов заповедника под воздействием копытных. Характер влияния перенаселенности копытных на биоразнообразие заповедника в целом остается не вполне ясным. Пока очевидным остается лишь один вывод – копытные, постоянно обитающие на территории заповедника в количестве, намного превышающем известные научно обоснованные нормы, оказывают на экосистемы заповедника сильное влияние. Благодушное отношение к сложившейся ситуации может привести к коренной перестройке экосистем заповедника и потере его значения как эталона природы.

Литература

- Абатуров Б.Д. Млекопитающие в биогеоценозе // Природа. – 1973. – № 10. – С. 59 – 69.
- Абатуров Б.Д. Реакция растительности на стравливание копытными // Копытные фауны СССР (экология, морфология, использование, охрана). – М.: Наука, 1975. – С. 156 – 157.
- Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. – М.: Наука, 1979. – 128 с.
- Абатуров Б.Д. О функциональной роли диких позвоночных в биогеоценозах природных территорий // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. – М.: Наука, 1980. – С. 250 – 269.

- Антонец Н.В., Ярыш В.Л. Дендроактивность косули европейской (*Capreolus capreolus* L.) // Тобольск научный – 2012: IX Всероссийская научно-практическая конференция (с международным участием). – Тобольск: Тюменский издательский дом, 2012. – С. 78 – 82.
- Буховец Г.М., Лукьянец В.Б. Современное состояние естественного возобновления дубрав Хоперского заповедника // Дубравы Хоперского заповедника. – Воронеж, 1976. – Ч. 2. – С. 55 – 66.
- Голгофская К.Ю. Вопросы охраны растительного покрова в заповедниках // Тезисы докладов V делегатского съезда ВБО. – Киев, 1973. – С. 12 – 14.
- Гусев А.А. Допустимая плотность диких копытных животных и опыт ее поддержания в Центрально-Черноземном заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. – М.: Наука, 1988. – С. 114 – 128.
- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 165 с.
- Дулицкий А.И. Биоразнообразие Крыма. Млекопитающие. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – 208 с.
- Злотин Р.И., Ходашева К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесных экосистем. – М.: Наука, 1974. – 200 с.
- Иванов С.П., Паршинцев А.В., Евстафьев А.И., Товпинец Н.Н., Ярыш В.Л. Проблема избытка диких копытных на заповедных территориях // А.Л. Морозова, В.Ф. Гнубкин (ред.). – Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника). – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 1. – С. 445 – 463.
- Козло П.Г. Дикий кабан. – Минск: Урожай, 1975. – 223 с.
- Козло П.Г., Ставровская Л.А. Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* L.) на травянистую растительность // Беловежская пуца: исследования. – Минск: Урожай, 1979. – Вып. 3. – С. 91–99.
- Козулько Г.А. Влияние диких копытных на почвенных беспозвоночных в дубравах Беловежской пуши // Вестн. зоол. – 34, № 14. – 2000. – С. 136 – 143.
- Корякин Д.А. Влияние лося на лесовозобновление // Труды Приокско-Террасного государственного заповедника. – 1961. – Вып. 3. – С. 29 – 54.
- Красницкий А.М. Проблемы заповедного дела. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 192 с.
- Круть М.В., Забелин М.М. Очерки представлений о истории взаимодействия природы и общества. – М.: Наука, 1988. – 406 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1968. – 186 с.
- Миронова Л.П., Курочкина О.Г. Влияние жизнедеятельности *Sus scrofa* L. на почвенно-растительный покров Карадагского природного заповедника // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах / Тезисы I международной научной конференции (Днепропетровск, 17 – 20 сентября 2001 г.). – Днепропетровск: ДНУ, 2001. – С. 174 – 176.
- Миронова Л.П., Нухимовская Ю.Д. Итоги и проблемы сохранения фитообразия в Карадагском природном заповеднике НАН Украины // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т. И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 45 – 63.
- Мишнев В.Г. Заповедные буковые леса Крыма, их состояние и перспективы // Лесоведение. – 1971. – № 1. – С. 24 – 31.
- Мишнев В.Г. Заповедники и принцип жесткой резервации территорий // Ботан. журн. – 1984. – 69, № 8. – С. 1106 – 1113.
- Мишнев В.Г. Воспроизводство буковых лесов Крыма. – Киев – Одесса: Вища школа, 1986. – 130 с.
- Мишнев В.Г. Заповедники – резерваты биоразнообразия (?) // Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях: 5 лет после Гурзуфа: Материалы II научной конференции (Симферополь, 25–26 апреля 2002 г.). – Симферополь, 2002. – С. 166 – 169.
- Настанова з урядкування мисливських угідь. – Київ, 2002. – 114 с.
- Науменко И.М., Бищин Л.В. Возрастная структура, строение, состояние, ход роста и продуктивность буковых насаждений Крымского государственного заповедника //

Труды Крымского государственного заповедника им. В.В. Куйбышева. – Симферополь, 1957. – Вып. 5. – С. 1 – 29.

Нестеренко В.В. Роль волка в природных комплексах заповедников // Популяционные исследования животных в заповедниках. – М.: Наука, 1988. – С. 139 – 144.

Оуэн О.С. Охрана природных ресурсов. – М.: Колос, 1977. – 416 с.

Приклонский С. Учет численности охотничьих животных // Охота и охотничье хозяйство. – 1977. – № 12. – С. 3 – 5.

Прохорова Л.Г. Влияние выпаса скота на почвенных беспозвоночных разнотравно-злакового березняка // Сборник научных трудов Центральной лаборатории охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР. – М., 1973. – Вып. 2. – С. 70 – 75.

Рамад Ф. Основы прикладной экологии. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – 544 с.

Рамлаев Е.А. Влияние оленя европейского на древесно-кустарниковую растительность Беловежской пуши // Беловежская пуша. – Минск, 1969. – Вып. 3. – С. 125 – 134.

Романовский В.П., Кочановский С.Б. Влияние биотехнических мероприятий на численность копытных Беловежской Пуши // Беловежская Пуша. – Минск, 1971. – Вып. 4. – С. 152 – 167.

Рубцов В.И. Леса Центрально-Черноземного района // Леса СССР. – М., 1966. – Т. 3. – С. 107 – 139.

Рубцов В.И., Новосельцева А.И., Попов В.К., Рубцов В.В. Биологическая продуктивность сосны в лесостепной зоне. – М., 1976. – 223 с.

Рябов Л.С. Копытные, лес и выхухоль в бассейне среднего Хопра // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1975. – 80, вып. 3. – С. 11 – 22.

Смаголь В.М., Ярыш В.Л. Аналіз співвідношення фактичної чисельності та оптимальної ємності ратичних Гірського Криму // Наукові доповіді НАУ. – 2006. – № 2 (3). – С. 1 – 12.

Тимофеева Е.К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). – Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1974. – 168 с.

Тимофеева Е. К. Косуля // Жизнь наших птиц и зверей. – Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. – Вып. 8. – 224 с.

Ткаченко А.А. О рогах крымского оленя // Сборник работ по лесоводству и охотоведению. – Симферополь: Крымиздат, 1960. – Вып. 5. – С. 141 – 148.

Толкач В.Н., Дворак Л.Е. Изменение надземной фитомассы живого напочвенного покрова под влиянием диких копытных // Заповедники Белоруссии: исследования. – Минск, 1980. – Вып. 41. – С. 29 – 38.

Шатовалова С.И., Порядина Н.М., Соколова А.В. Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa*) на почвенную мезофауну // Селекционно-генетические и экологические проблемы эукариот. – Тюмень, 1995. – С. 28 – 33.

Фадеев Ф.Е. Копытные Среднерусской возвышенности // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1977. – № 11. – С. 70 – 77.

Фадеев Ф.Е. Какому лесу нужен кабан? // Охота и охотничье хозяйство. – 1978. – № 1. – С. 6 – 8.

Федоров А.Я. Предельные циклы в системе «хищник – жертва» // Актуальные проблемы медицины и биологии. Сб. статей – 2003. – Вып. 2. – С. 99 – 102.

Филонов К.П. Динамика численности копытных животных и заповедность // Охотоведение. – М.: Лесная промышленность, 1977. – 230 с.

Филонов К.П., Калецкая М.Л. Лось и волк в Дарвиновском заповеднике // Зоол. журн. – 1982. – 61. – Вып. 12. – С. 1893 – 1900.

Филонов К.П., Калецкая М.Л. Воздействие волка на диких копытных // Волк. – М.: Наука, 1985. – С. 330 – 354.

Ходашева К.С., Елисеева В.И. Участие позвоночных животных – потребителей веточных кормов в круговороте веществ в лесостепных дубравах // Структура и функционально-биогеоценологическая роль животного населения суши. – М., 1967. – С. 81 – 84.

Хоєцький П.Б. Сарна європейська (*Capreolus capreolus* L.) в мисливських угіддях Львівщини. – Львів: СПОЛОМ, 2013. – 224 с.

Юргенсон П.Б. Плотность населения копытных животных и ее нормирование // Сообщения Института леса. – 1959. – № 13. – С. 44 – 50.

Юргенсон П.Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. – М.: Лесная промышленность, 1973. – 175 с.

Юркевич И.Д., Гельтман В.С. Леса Белорусской ССР // Леса СССР. – М., 1966. – Т. 2. – С. 139 – 219.

Янушко П.А. Образ жизни крымских оленей и их влияние на естественное возобновление // Труды Крымского государственного заповедно-охотничьего хозяйства. – 1957. – Вып. 4. – С. 107 – 138.

Ярыш В.Л., Антонец Н.В., Балалаев А.К., Иванов С.П. Динамика численности козули европейской, зайца-русака и хищничество горно-крымской лисицы в Карадагском природном заповеднике // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 144–157.

Hayes F.A. Growing deer herds posing major problem // S. Carolina Wildlife. – 1964. – 2, № 3. – P. 41 – 47.

Hine R.L. Deer and forests: better days for both // Wisconsin Conservat Bull. – 1962. – 27, № 6. – P. 68 – 76.

Trefethen J.B. Kaibab told bitter but needed lesson // S. Carolina Wildlife. – 1968. – 15, № 3. – P. 56 – 64.

Population dynamics of ungulates in the Karadag Nature Reserve and adjoining territories. V.L. Yarysh, S.P. Ivanov. Information on the long-term population dynamics of ungulates living in the Karadag Nature Reserve. Since the founding of the reserve (1984) up to 2005 the number of roes increased exponentially from 20–50 to 300 individuals. In subsequent years the number of roes stabilized at 340 individuals being exposed to fluctuations from 264 to 438 individuals. For the last 10 years of observations the average roe density in the reserve (205 head per 1 hectare) is 12 times higher than the rate calculated in the light of quality class of its habitats in the reserve. The average number of wild boars in the reserve remained unchanged in the initial period of its existence (from 1984 to 2005) as well as in subsequent years. With an average number of about 46 individuals, strong population fluctuations are marked, from 5 to 100 individuals in certain years of observations. The average density of wild boars in the reserve exceeds the optimal one 23 times as much. These data are discussed in respect of the environmental aspect.

Key words: Roe, Wild Boar, Deer, Population Dynamics, Karadag Nature Reserve, Crimea.



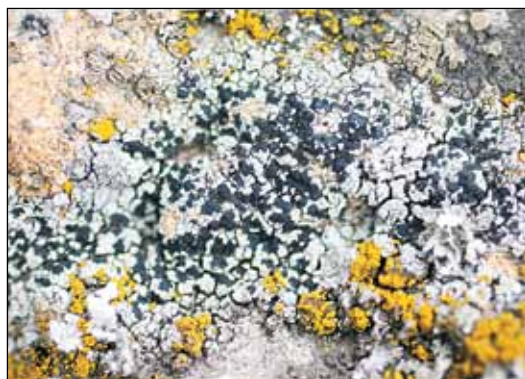
1



2



3



4



5



6

Рис. 1. Деякі лишайники силікатних відслонень: 1 *Acarospora heufleriana*, 2 *Candelariella coralliza*, 3 *Dermatocarpon miniatum*, 4 *Lecidella carpathica* (новий для заповідника вид), 5 *Leprocaulon microscopicum*, 6 *Xanthoparmelia loxodes*.

(стр. 137. Войцехович А.О., Надеїна О.В., Кондратюк С.Я., Ходосовцев О.Є.

«Ілюстрований конспект лишайників та ліхенофільних грибів Карадазького природного заповідника»)



1



2



3



4



5



6

Рис. 2. Деякі епіфітні лишайники Карадазького ПЗ: 1 *Bacidia rubella*, 2 *Evernia prunastri*, 3 *Lecanora argentata*, 4 *Oppegardia varia*, 5 *Pleurosticta acetabulum*, 6 *Ramalina farinacea*.

(стр. 138. Войцехович А.О., Надєїна О.В., Кондратюк С.Я., Ходосовцев О.Є.

«Ілюстрований конспект лишайників та ліхенофільних грибів Карадазького природного заповідника»)



1



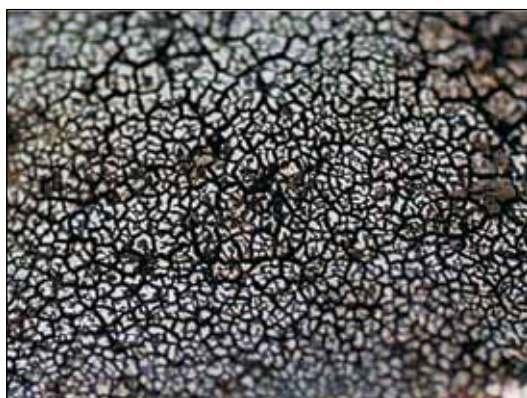
2



3



4



5



6

Рис. 3. Деякі лишайники ґрунтів та вапнякових відслонень: 1 *Cladonia rangiformis*, 2 *Peltigera canina*, 3 *Fulgensia cf. fulgida* (новий для заповідника вид), 4 *Lecanora crenulata*, 5 *Verruculopsis lecideoides*, 6 *Synalgyssa ramulosa*.

(стр. 140. Войцехович А.О., Надєїна О.В., Кондратюк С.Я., Ходосовцев О.Є.

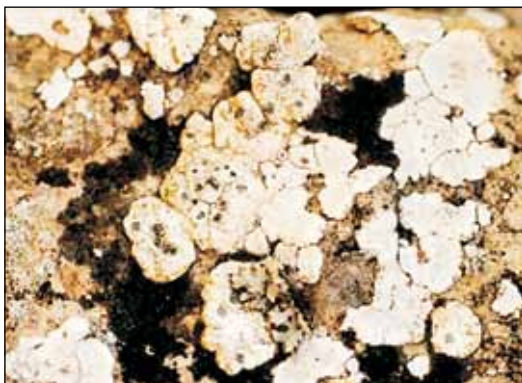
«Глюстрований конспект лишайників та ліхенофільних грибів Карадазького природного заповідника»)



1



2



3



4



5



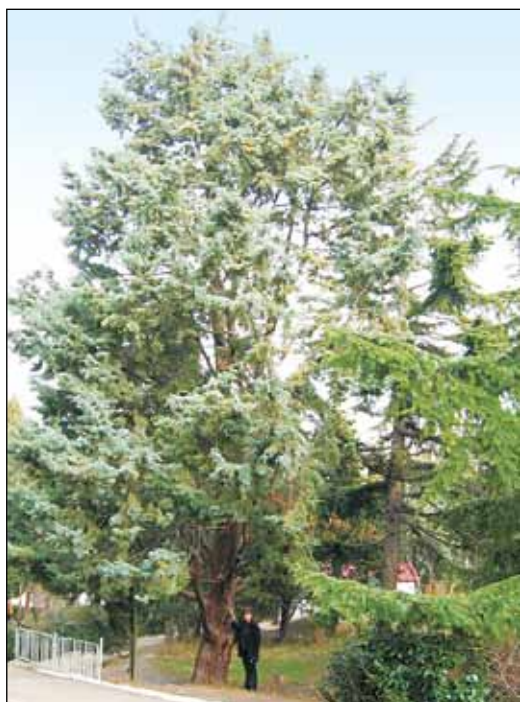
6



7

Рис. 4. Нові для заповідника (1, 3, 5) та рідкісні (2, 4, 6, 7) лишайники: 1 *Calicium salicinum*, 2 *Cetraria steppae*, 3 *Diplotomma venustum*, 4 *Psora testacea*, 5 *Rinodina lecanorina*, 6 *Squamarina cartilaginea*, 7 *Tornabea scutellifera*.

(стр. 141. Войцехович А.О., Надєїна О.В., Кондратюк С.Я., Ходосовцев О.Є.
«Ілюстрований конспект лишайників та ліхенофільних грибів Карадазького природного заповідника»)



**Рис. 1. Кипарис арizonский
в п. Малореченское.**

(стр. 209. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И.,
Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники
в озеленении восточного района
Южного берега Крыма»)



**Рис. 2. Кипарис арizonский `Glausa`
в парке Карадагского заповедника.**

(стр. 210. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И.,
Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники
в озеленении восточного района
Южного берега Крыма»)



**Рис. 3. Можжевельник высокий в парке
пансионата «Канак» (Канакская балка).**
(стр. 213. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И.,
Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники
в озеленении восточного района
Южного берега Крыма»)



**Рис. 4. Самосевный экземпляр пихты
греческой в парке Карадагского заповедника.**
(стр. 217. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И.,
Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники
в озеленении восточного района
Южного берега Крыма»)



Рис. 6. Самосевный экземпляр кедра гималайского в парке Карадагского заповедника.
(стр. 220. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И., Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники в озеленении восточного района Южного берега Крыма»)

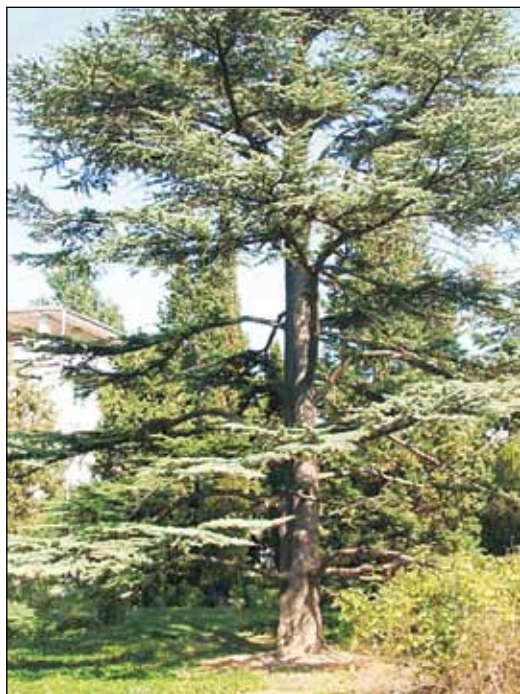


Рис. 7. Кедр ливанский в парке пансионата «Крымское Приморье» (п. Курортное).
(стр. 221. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И., Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники в озеленении восточного района Южного берега Крыма»)



Рис. 5. Пихта испанская в парке пансионата «Солнечный камень» (п. Морское).
(стр. 218. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И., Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники в озеленении восточного района Южного берега Крыма»)



Рис. 8. Сосна итальянская в п. Рыбачье.
(стр. 224. *Потапенко И.Л., Кузнецов С.И., Клименко Н.И.* «Хвойные деревья и кустарники в озеленении восточного района Южного берега Крыма»)

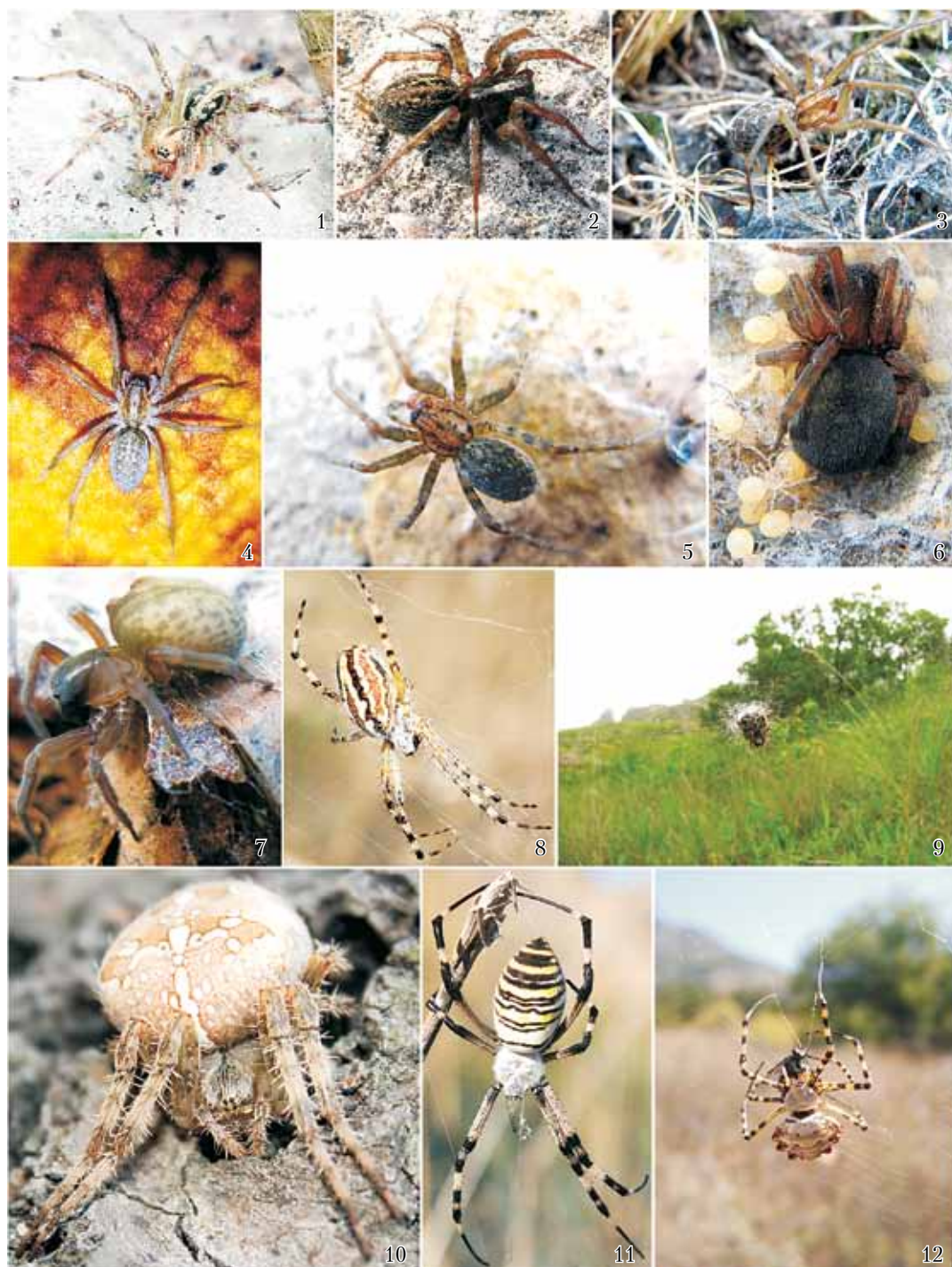


Рис. 1–12: 1 – самка *Agelena orientalis* (фото А.А. Надольного); 2 – самка *Maimuna vestita* (фото А.А. Надольного); 3 – *Tegenaria agrestis* (фото Н.М. Ковблюка); 4 – самка *Tegenaria domestica* (фото Е.А. Кушнира); 5 – субадульный самец *Tegenaria lapidinarum* (фото Н.М. Ковблюка); 6 – самка *Amaurobius erberi* (фото Н.М. Ковблюка); 7 – самка *Amaurobius strandi* (фото Н.М. Ковблюка); 8 – самка *Aculepeira armida* (фото А.А. Надольного); 9 – самка *Agalenatea redii* (фото Н.М. Ковблюка); 10 – самка *Araneus diadematus* (фото А.А. Надольного); 11 – самка *Argiope bruennichi* (фото А.А. Надольного); 12 – самка *Argiope lobata* (фото М.М. Бескаравайного).

(стр. 273. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А.
 «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)



Рис. 13 – 24: 13 – самка *Cyclosa sierrae* (фото Н.М. Ковблюка); 14 – самка *Gibbaranea bituberculata* (фото Н.М. Ковблюка); 15 – самка *Larinioides folium* (фото А.А. Надольного); 16 – самка *Mangora acalypha* (фото Н.М. Ковблюка); 17 – самка *Neoscona adianta* (фото М.М. Бескаравайного); 18 – самка *Neoscona subfusca* (фото Н.М. Ковблюка); 19 – самка *Nuctenea umbratica* (фото А.А. Надольного); 20 – самка *Zilla diodia* (фото Н.М. Ковблюка); 21 – самка *Atypus muralis* (фото А.А. Надольного); 22 – самец *Cheiracanthium elegans* (фото С.В. Леонова); 23 – самка *Cheiracanthium mildei* (фото Н.М. Ковблюка); 24 – самец *Cheiracanthium punctorium* (фото В.Ф. Покинтьчреды).

(стр. 275. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А. «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)



Рис. 25 – 39: 25 – самка *Dysdera lata* (фото А.А. Надольного); 26 – самка *Dysdera longirostris* (фото А.А. Хаустова); 27 – самка *Harpactea rubicunda* (фото Н.М. Ковблюка); 28 – самец *Eresus kollari* (фото А.А. Надольного); 29 – самец *Pritha* sp. (фото А.А. Надольного); 30 – самка *Aphantaulax trifasciata* (фото А.А. Надольного); 31 – самка *Drassodes lapidosus* (фото Н.М. Ковблюка); 32 – самка *Gnaphosa lucifuga* (фото А.А. Надольного); 33 – самец *Gnaphosa moesta* (фото А.А. Хаустова); 34 – самка *Nomisia aussereri* (фото А.А. Надольного); 35 – ювенильный экземпляр *Nomisia exornata* (фото Н.М. Ковблюка); 36 – самка *Cresmatoneta mutinensis* (фото Н.М. Ковблюка); 37 – самка *Frontinellina frutetorum* (фото Н.М. Ковблюка); 38 – самка *Linyphia tenuipalpis* (фото Н.М. Ковблюка); 39 – самка *Palliduphantes khobarum* (фото А.А. Надольного).

(стр. 277. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрьгина З.А. «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)



Рис. 40 – 54: 40 – самка *Tapinopa longidens* (фото Н.М. Ковблюка); 41 – самка *Allohogna singoriensis* (фото А.А. Надольного); 42 – самка *Alopecosa accentuata* (фото А.А. Надольного); 43 – самка *Alopecosa cursor* (фото А.А. Надольного); 44 – самец *Alopecosa pulverulenta* (фото А.А. Надольного); 45 – самка *Alopecosa sulzeri* (фото А.А. Надольного); 46 – самка *Alopecosa taeniopus* (фото А.А. Надольного); 47 – самка *Arctosa leopardus* (фото А.А. Надольного); 48 – самка *Aulonia albimana* (фото Н.М. Ковблюка); 49 – самка *Deliriosa chiragrica* (фото А.А. Надольного); 50 – самка *Geolycosa vultuosa* (фото А.А. Надольного); 51 – самка *Hogna radiata* (фото А.А. Надольного); 52 – самка *Lycosa praegrans* (фото А.А. Надольного); 53 – самец *Pardosa lugubris* (фото А.А. Надольного); 54 – самец *Pardosa proxima* (фото А.А. Надольного). (стр. 281. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А. «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)

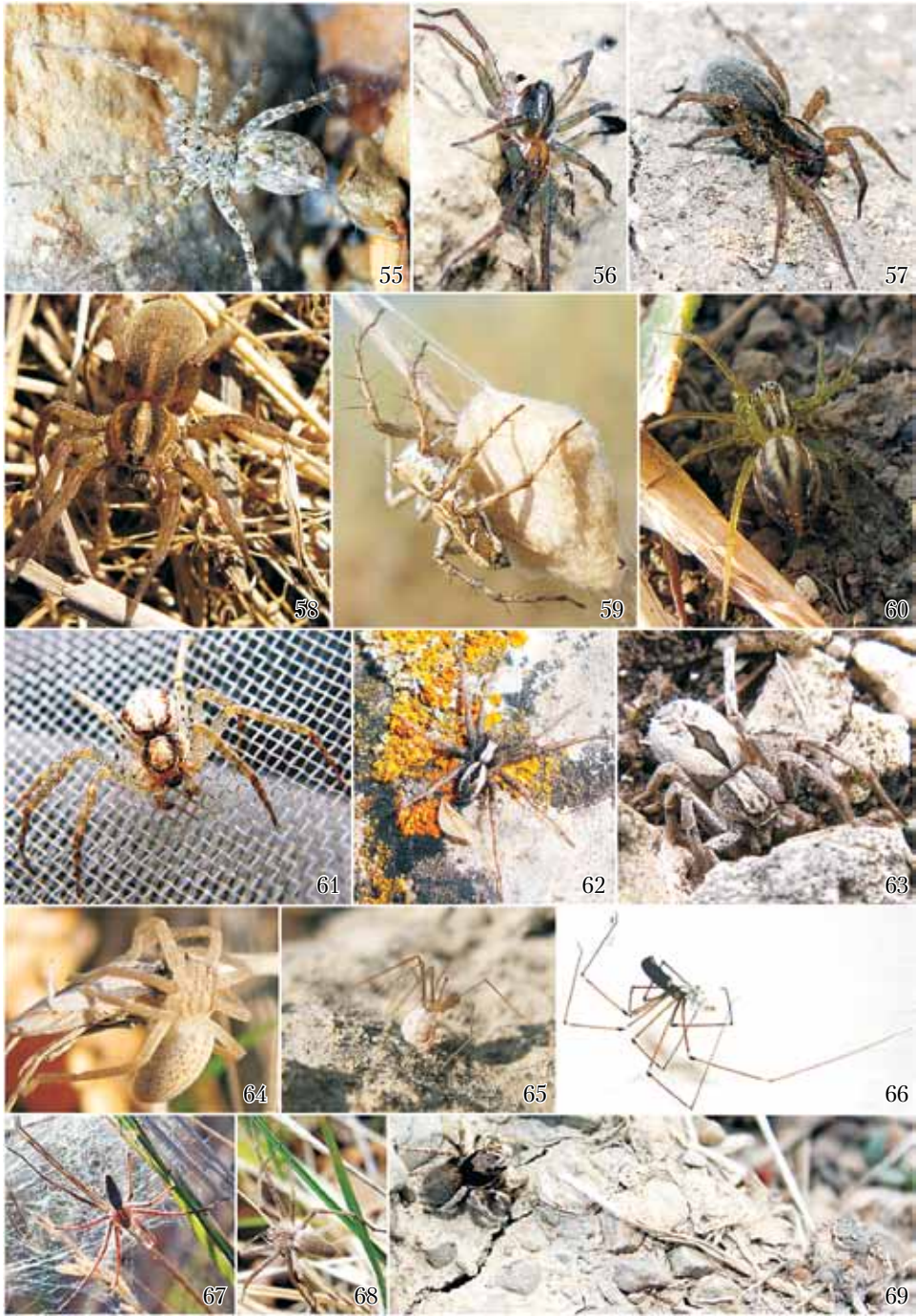


Рис. 55 – 69: 55 – молодая самка *Pardosa tatarica* (фото А.А. Надольного); 56 – самец *Pirata tenuitarsis* (фото А.А. Надольного); 57 – самка *Trochosa robusta* (фото А.А. Надольного); 58 – самка *Trochosa* sp. (фото Н.М. Ковблюка); 59 – самка с коконом *Oxyopes heterophthalmus* (фото Н.М. Ковблюка); 60 – самка *Oxyopes lineatus* (фото Н.М. Ковблюка); 61 – самка *Philodromus rufus* (фото Н.М. Ковблюка); 62 – самец *Thanatus imbecillus* (фото А.А. Надольного); 63 – самка *Thanatus striatus* (фото Н.М. Ковблюка); 64 – самка *Tibellus oblongus* (фото Н.М. Ковблюка); 65 – самка с коконом *Pholcus crassipalpis* (фото Н.М. Ковблюка); 66 – самка *Pholcus phalangioides* (фото Н.М. Ковблюка); 67 – самка *Pisaura mirabilis* (фото А.А. Надольного); 68 – самка с коконом *Pisaura novicia* (фото Н.М. Ковблюка); 69 – самец (слева) и самка (справа) *Aelurillus v-insignitus* (фото А.А. Надольного).

(стр. 283. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А. «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)



Рис. 70–84: 70 – *Ballus chalybeius* (фото В.В. Савчука); 71 – самка *Carrhotus xanthogramma* (фото Н.М. Ковблюка); 72 – самец *Heliophanus kochi* (фото Н.М. Ковблюка); 73 – самец *Macarokeris nidicolens* (фото А.А. Надольного); 74 – самец *Pellenes seriatus* (фото В.В. Савчука); 75 – самец *Philaeus chrysops* (фото Н.М. Ковблюка); 76 – *Salticus zebraneus* (фото Н.М. Ковблюка); 77 – самка *Scytodes thoracica* (фото А.А. Надольного); 78 – самец *Micrommata virescens* (фото А.А. Надольного); 79 – самец (внизу) и самка (вверху) *Metellina segmentata* (фото Н.М. Ковблюка); 80 – самка *Tetragnatha extensa* (фото А.А. Надольного); 81 – самка с коконами каракурта *Latrodectus tredecimguttatus* (фото Д.Б. Старцева); 82 – самка *Parasteatoda lunata* (фото А.А. Надольного); 83 – самка *Parasteatoda tepidariorum* (фото А.А. Надольного); 84 – самец *Simitidion simile* (фото Н.М. Ковблюка).

(стр. 286. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А. «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)



Рис. 85–99: 85 – самка *Steatoda paykulliana* (фото А.А. Хаустова); 86 – самка *Steatoda triangulosa* (фото А.А. Надольного); 87 – самка *Theridion melanurum* (фото Н.М. Ковблюка); 88 – самка с коконом *Cozyptila guseinovorum* (фото Н.М. Ковблюка); 89 – самец *Ebrechtella tricuspidata* (фото В.В. Савчука); 90 – самец *Heriaeus orientalis* (фото Н.М. Ковблюка); 91 – самка *Misumena vatia* (фото М.М. Бескаравайного); 92 – самка *Ozyptila atomaria* (фото Н.М. Ковблюка); 93 – самка «*Ozyptila*» *lugubris* (фото А.А. Надольного); 94 – самка *Pistius truncatus* (фото Д.Б. Старцева); 95 – самка *Runcinia grammica* (фото Н.М. Ковблюка); 96 – самка *Thomisus onustus* (фото А.А. Надольного); 97 – самец *Xysticus acerbus* (фото Н.М. Ковблюка); 98 – самец *Xysticus caperatus* (фото А.А. Надольного); 99 – самец *Xysticus kochi* (фото Н.М. Ковблюка).

(стр. 289. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А. «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)



Рис. 100 – 108: 100 – самка *Xysticus laetus* (фото Н.М. Ковблюка); 101 – самец *Nurscia albomaculata* (фото А.А. Надольного); 102 – самец *Nurscia albosignata* (фото А.А. Надольного); 103 – самец (слева) и самка (справа) *Titanoeca schineri* (фото Н.М. Ковблюка); 104 – самка *Hyptiotes paradoxus* (фото А.А. Надольного); 105 – молодой экземпляр *Uloborus walckenaerius* (фото А.А. Надольного); 106 – самка *Zodarion morosum* (фото А.А. Надольного); 107 – самка *Zodarion thoni* (фото Н.М. Ковблюка); 108 – самка *Zoropsis lutea* (фото А.А. Хаустова). (стр. 291. Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А. «Контрольный список пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника»)

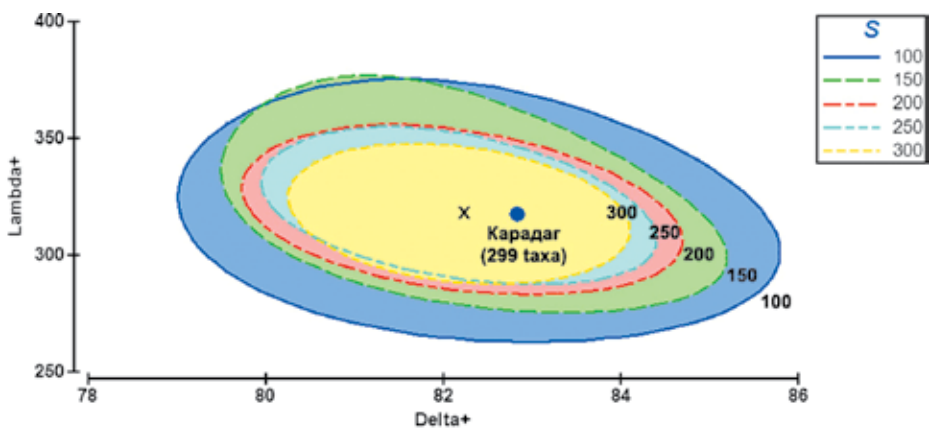


Рис. 3. Расположение на эллипсе (95% вероятности) значений индекса TaxDI (Δ^+ и Λ^+) для флоры бентосных диатомовых у побережья Карадага; x – среднеожидаемое значение, рассчитанное на основе мастер-листа Bacillariophyta всего Чёрного моря.

Fig. 3. Values of TaxDI (Δ^+ and Λ^+) on ellipse (95% probability) for diatom flora of Karadag coast; x – mean average value based on master-list of Bacillariophyta of whole Black Sea (стр. 489. Неврова Е.Л. «Оценка разнообразия диатомовых бентоса (Bacillariophyta) у побережья Карадага (Чёрное море, Крым)»)



1



2



3



4



5



6



7



8

Рис. 1–8. «Краснокнижные» виды ос Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий: 1 – *Megascolia maculata*; 2 – *Celonites abbreviatus tauricus*; 3 – *Paravespa rex*; 4 – *Cryptocheilus alternatus*; 5 – *Cryptocheilus rubellus*; 6 – *Sphex funerarius*; 7 – *Stizus fasciatus*; 8 – *Larra anathema* (1 – фото М. А. Филатова; 2, 3, 4, 6, 7, 8 – фото А.В. Фатерыги; 5 – фото С.П. Иванова) (стр. 298. Иванов С.П., Фатерыга А.В., Филатов М.А. «Краснокнижные» виды ос и пчёл (*Hymenoptera: Vespoidea, Apoidea*) Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий»)



9



10



11



12



13



14



15



16

Рис. 9–12. «Краснокнижные» виды пчёл Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий: 9 – *Andrena magna*; 10 – *Melitturga clavicornis*; 11 – *Trachusa pubescens*; 12 – *Megachile lefebvrei*; 13 – *Xylocopa valga*; 14 – *Xylocopa iris*; 15 – *Bombus argillaceus*; 16 – *Bombus zonatus* (9, 12, 14 – фото А.В. Фатерыги; 10, 13, 15 – фото М.А. Филатова; 11, 16 – фото С.П. Иванова)

(стр. 302. Иванов С.П., Фатерыга А.В., Филатов М.А. «Краснокнижные» виды ос и пчёл (Hymenoptera: Vespoidea, Apoidea) Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий)



Рис. 1. Тюльпан Шренка у подножия г. Сфинкс (25 апреля 2013 г.). Фото Н.В. Антонец.
(стр. 364. Антонец Н.В., Ярыш В.Л. «Средообразующая деятельность диких копытных животных Карадагского природного заповедника»)



Рис. 2. Новорожденная косуля (22 мая 2012 г., кв. 31). Фото Н.В. Антонец.
(стр. 366. Антонец Н.В., Ярыш В.Л. «Средообразующая деятельность диких копытных животных Карадагского природного заповедника»)



Рис. 3. Залом ствола дуба (22 мая 2012 г. – кв. 27). Фото Н.В. Антонец.
(стр. 368. Антонец, Н.В., Ярши В.Л. «Средообразующая деятельность диких копытных животных Карадагского природного заповедника»)

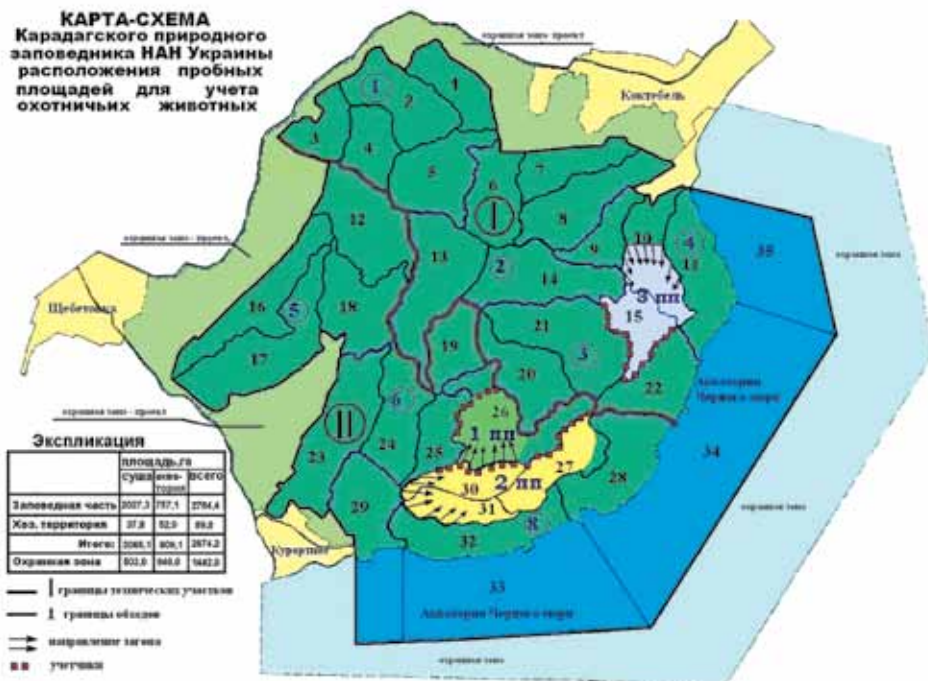


Рис. 1. Расположение площадок для учета численности копытных на территории Карадагского природного заповедника.
(стр. 374. Ярши В.Л., Иванов С.П. «Динамика численности копытных в Карадагском природном заповеднике»)



Рис. 1. Заросли бурой водоросли цистозеры в прибрежной зоне Карадага. Фото Р.С. Кветкова (стр. 393. Костенко Н.С. «Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор)»)

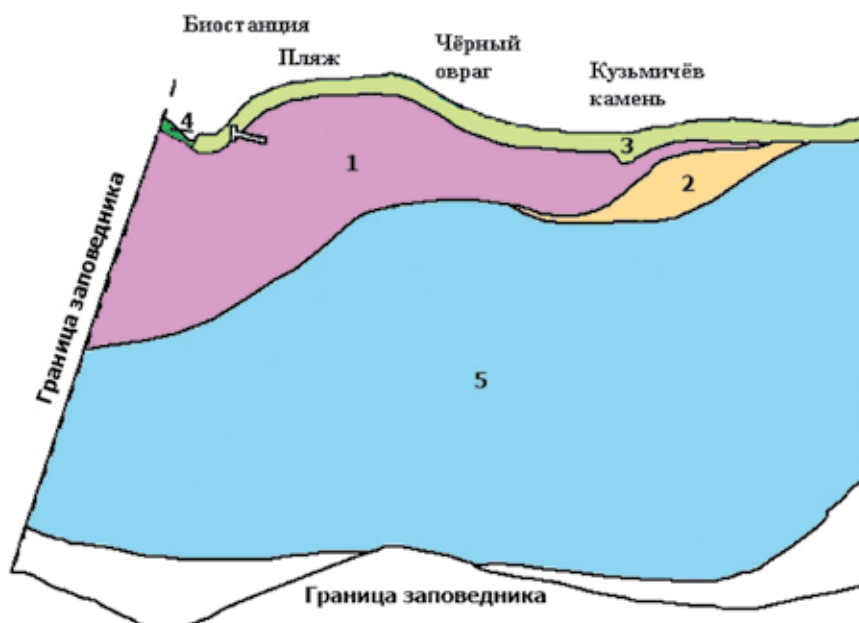


Рис. 2. Фрагмент карты донной растительности Карадагского природного заповедника, 1984 г. Условные обозначения:

1. Ассоциация *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus verticillatus* – *Corallina mediterranea*;
2. Ассоциация (*Cystoseira barbata*) – *Phyllophora nervosa* – *Cladophora dalmatica*;
3. Ассоциация *Dilophus fasciola* f. *repens* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum* + *Enteromorpha compressa*;
4. Ассоциация *Enteromorpha linza*;
5. Ассоциация *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*.

(стр. 394. Костенко Н.С. «Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор)»)



Рис. 3. Скала-остров **Золотые Ворота**. Фото Л.В. Знаменской.
(стр. 397. *Костенко Н.С.* «Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор)»)



Рис. 5. **Искусственные Рифы (п. Курортное)**. Фото Р.С. Кветкова.
(стр. 411. *Костенко Н.С.* «Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор)»)

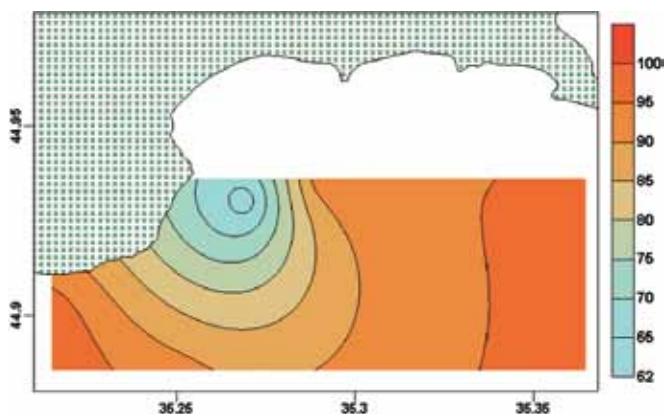


Рис. 2. Распределение в сентябре 2012 г АТФ ($\text{нг} \cdot \text{л}^{-1}$) микропланктона поверхностных вод, прилегающих к КаПриЗ (дневная съемка)

(стр. 654. Сысоева И.В., Василенко В.И., Сысоев А.А., Жук В.Ф., Токарев Ю.Н., Белогурова Ю.Б. «Оценка экологического состояния микропланктона прибрежья Карадагского природного заповедника с помощью биохимических и биофизических показателей»)

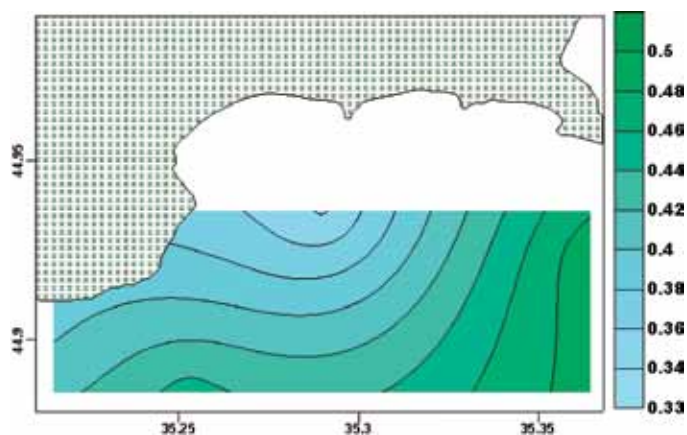


Рис. 3. Распределение в сентябре 2012 г ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) хлорофилла «а» микропланктона поверхностных вод, прилегающих к КаПриЗ (дневная съемка)

(стр. 655. Сысоева И.В., Василенко В.И., Сысоев А.А., Жук В.Ф., Токарев Ю.Н., Белогурова Ю.Б. «Оценка экологического состояния микропланктона прибрежья Карадагского природного заповедника с помощью биохимических и биофизических показателей»)

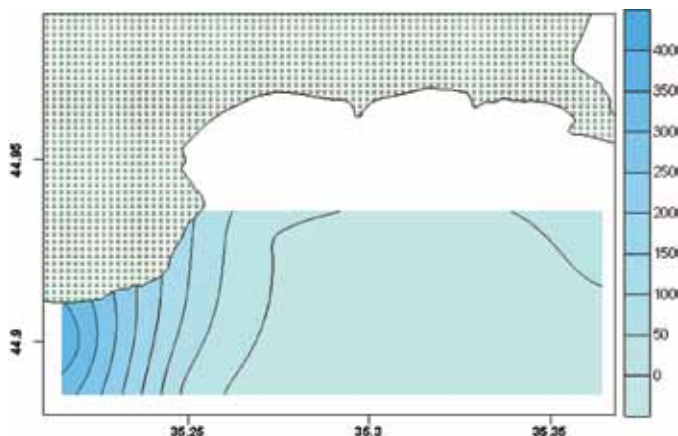


Рис. 4. Распределение интенсивности биолюминесценции в сентябре 2012 г. в поверхностных водах, прилегающих к КаПриЗ (дневная съемка)

(стр. 655. Сысоева И.В., Василенко В.И., Сысоев А.А., Жук В.Ф., Токарев Ю.Н., Белогурова Ю.Б. «Оценка экологического состояния микропланктона прибрежья Карадагского природного заповедника с помощью биохимических и биофизических показателей»)

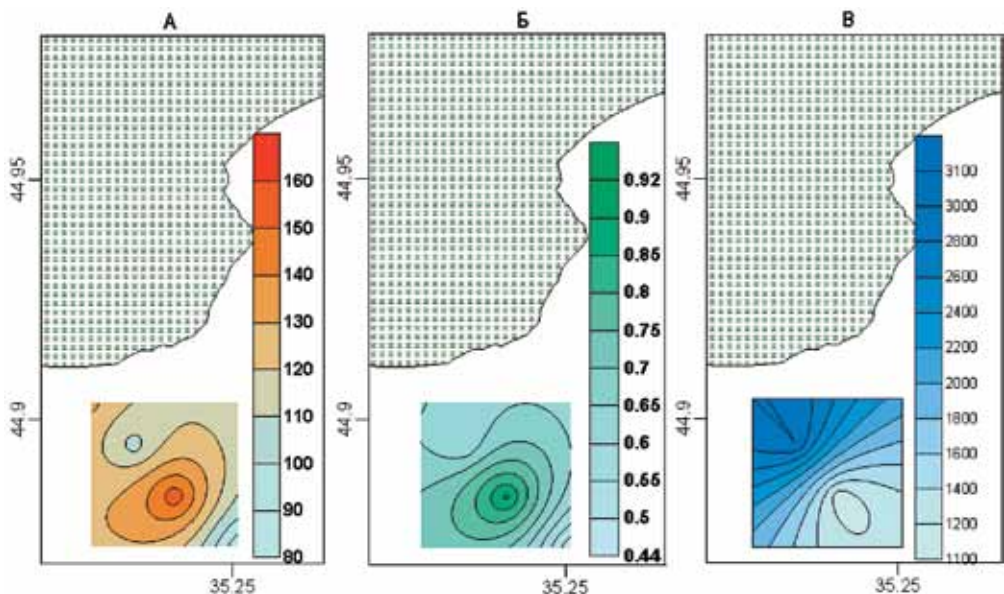


Рис. 5. Распределение в сентябре 2012 г. АТФ (А, $\text{нг} \cdot \text{л}^{-1}$), хлорофилла «а» (Б, $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) микропланктона и интенсивности биолюминесценции (В, $10^{-12} \text{Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$) в поверхностных водах, прилегающих к КаПриЗ (ночная съемка) (стр. 656. Сысоева И.В., Василенко В.И., Сысоев А.А., Жук В.Ф., Токарев Ю.Н., Белогурова Ю.Б. «Оценка экологического состояния микропланктона прибрежья Карадагского природного заповедника с помощью биохимических и биофизических показателей»)

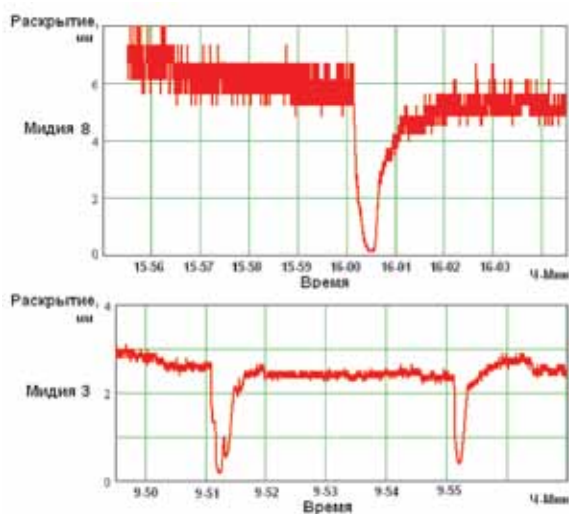


Рис. 2. Движения створок мидии при спонтанных закрываниях-открываниях створок. Вверху – пример относительно простого, медленного закрывания-открывания в течение около 1,5 мин; внизу – относительно быстрые закрывания-открывания в течение 15–30 с, либо ступенчатые (первое движение), либо простые (второе движение). Оси абсцисс – время, мин; оси ординат – расстояния между створками в точке, наиболее удалённой от оси вращения створок, мм. (стр. 690. Глубкин В.Ф. «Движения створок черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis lam.*) как движения сильно демпфированного маятника»)

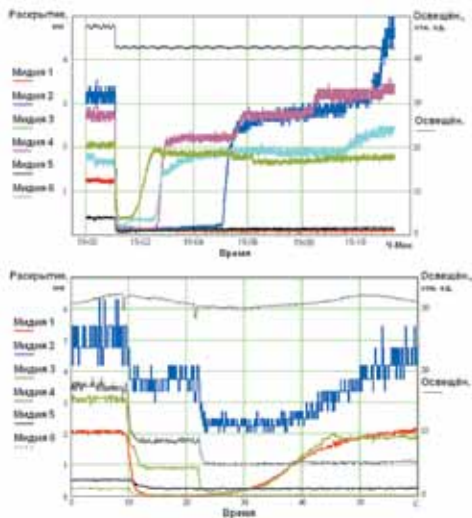


Рис. 3. Движения створок мидии в ответ на уменьшение освещённости – «теневого рефлекс». Вверху – реакции 6 мидий на выключение света; внизу – реакции 6 мидий на два кратковременных затенения. Отметка освещённости – черная тонкая линия над реакциями животных, где отклонение вниз – уменьшение освещённости. Оси абсцисс: время, мин (вверху), с (внизу); оси ординат: расстояния между створками мидий, мм; освещённость, относительные ед. (стр. 691. Глубкин В.Ф. «Движения створок черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis lam.*) как движения сильно демпфированного маятника»)

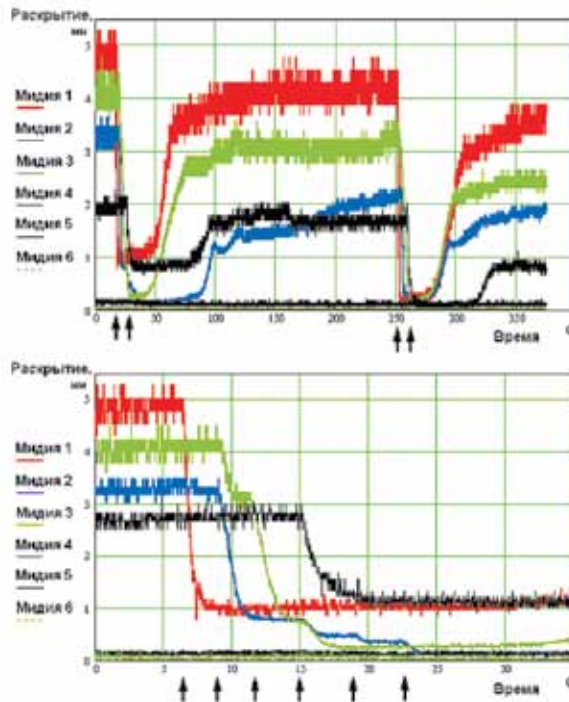


Рис. 4. Движения створок мидий в ответ на последовательные механические контакты с каждой мидией (прикосновение к каждой мидии металлической проволокой). Вверху – реакции 6 мидий на 2 серии прикосновений к раковинам каждой мидии в порядке 1, 2, ... 5, 6; внизу – развернутые во времени реакции 6 мидий из первой серии верхнего рисунка. Наблюдается каскад малых прикрываний створок, синхронных с контактами не только с мидией, принимающей воздействие, но и с соседями (реакции мидий 5 и 6 не видны, так как они закрыты). Оси абсцисс: Время, с; оси ординат: расстояния между створками мидий – Раскрытие, мм. Моменты воздействия отмечены стрелками под графиками: вверху – только первое и последнее прикосновения каждой серии; внизу – каждое прикосновение первой серии.

(стр. 692. Гнубкин В.Ф. «Движения створок черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis lam.*) как движения сильно демпфированного маятника»)

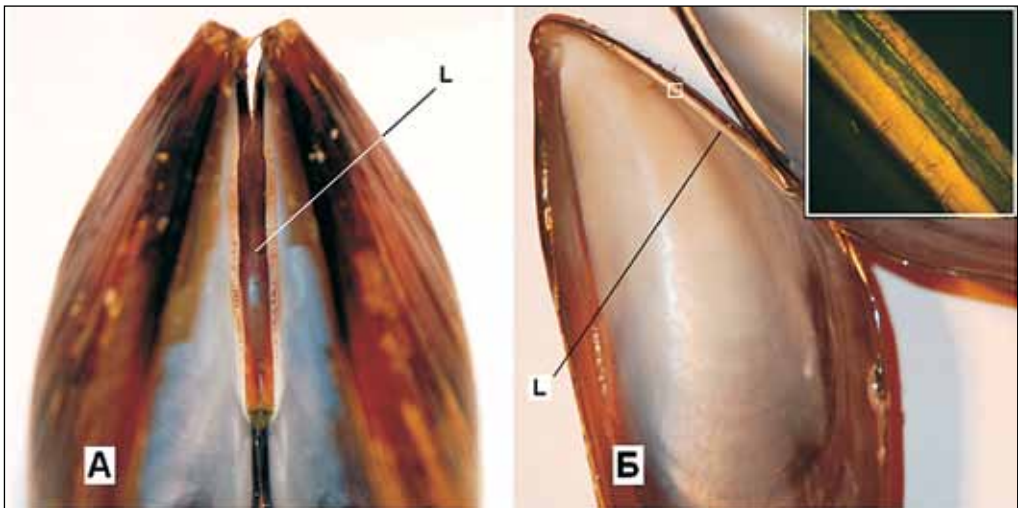


Рис. 6. Вид на лигумент и раковину мидии.

А. Вид на лигумент и раковину мидии изнутри раковины (мягкие ткани удалены): L – лигумент.
 Б. Разрез по соединению створок раковины и лигументу: L – лигумент. Вверху справа представлена увеличенная область среза, выделенная малым белым квадратом.

(стр. 695. Гнубкин В.Ф. «Движения створок черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis lam.*) как движения сильно демпфированного маятника»)

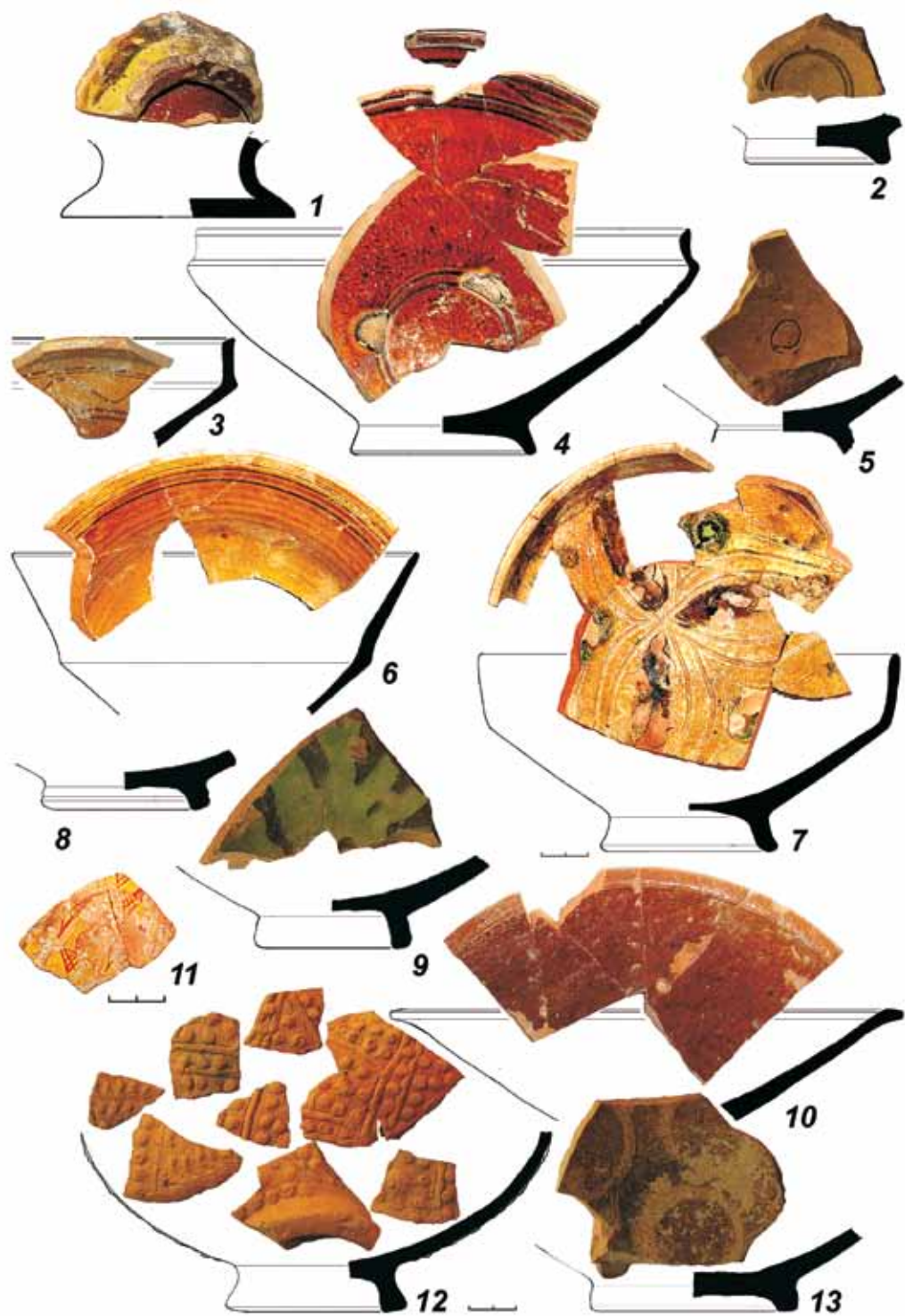


Рис. 4. Столовая керамика из заполнения позднесредневекового дома на плато Тепсень.
 (стр. 760. Майко В.В., Баранов В.И. «Средневековый комплекс поселения Посидима
 на плато Тепсень (по материалам раскопок 2011 г.)»)

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 677.472(001.2) (262.5)

Н.С. Костенко¹, канд. биол. наук, ученый секретарь
**ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА КАРАДАГЕ
(ОБЗОР)**

Освещены результаты 100-летних гидробиологических исследований на Черном море, проводившихся на Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского в разные периоды ее истории, позже – на акватории Карадагского природного заповедника

Ключевые слова: Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского, Карадагская биологическая станция, Карадагский природный заповедник, морская флора, фауна, фитопланктон, фитобентос, зоопланктон, зообентос, ихтиофауна, паразитофауна морских рыб и беспозвоночных, многолетняя динамика фитобентоса.

В 2014 г. исполнилось 100 лет со дня основания доктором медицины приват-доцентом Московского университета Т.И. Вяземским Карадагской научной станции, которой было присвоено его имя. Деятельность Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского, созданной в одном из отдаленных уголков России, в Крыму, с 1928 г. биологической станции, с 1937 г. вошедшей в Академию наук СССР, в качестве Карадагского отделения в созданный в 1963 г. Институт биологии южных морей Академии наук СССР с центром в г. Севастополе, позже – в состав Карадагского природного заповедника НАН Украины, в настоящее время снова в России – ГБУ НОП РК «Карадагский природный заповедник» – освещена в ряде публикаций (Слудский, 1917 а, б, 2004 а; Белкин, 1940; Виноградов, 1947 а, г, 1948 в, 1958; 1977; Смирнов, 1959 а; Пузанов, 1965; Понизовский, 1965; Вронский и др., 1988; Михаленок, 1997, 1999; Дубровский, 2006; Морозова и др., 1989; Морозова, 2001, 2006; Багнюкова и др., 1997; Кустенко, 2001 а; Клюкин, 2004; Костенко, 2001а, 2004, 2011; Костенко, Алексеев, 2014; Миронова и др., 2012).

Создание биологических станций на Черном море имеет свою предысторию. Одна из первых в мире морских биологических станций была открыта в 1868 г. на Средиземном море в г. Мессине знаменитым русским ученым и путешественником Н.Н. Миклухо-Маклаем. В 1869 г. на втором съезде русских естествоиспытателей в Москве Н.Н. Миклухо-Маклай поставил вопрос об организации морских биологических станций в России. Съезд был инициатором устройства старейшей русской Севастопольской биологической станции, которая была основана в 1871 г. Идеи Миклухо-Маклая были восприняты Т.И. Вяземским (Виноградов, 1948 в).

Начало изучения прибрежной флоры и фауны у берегов Карадага относится к 1909 г., когда академик С.А. Зернов – возглавлявший Севастопольскую биологическую станцию в 1902 – 1912 гг., организовал экспедицию по Черному морю вдоль крымских берегов на низкобортном пароходе «Меотида» с хорошими мореходными качествами, причем один из гидробиологических разрезов был выполнен против с. Отуз (ныне пос. Курортное). И.И. Пузанов, принимавший

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ

участие в экспедиции вместе с С.А. Зерновым и Н.И. Андрусовым, вспоминал: «Закончив разрез, мы снова подошли к берегу, и миновав потухший вулкан Карадаг, увидели в бухточке западнее его новое, кубической формы большое здание – зародыш морской биологической станции, сооружавшееся на частные средства профессора Московского университета Л.З. Мороховца и приват-доцента, невропатолога Т.И. Вяземского близ принадлежащего последнему нервного санатория» (Пузанов, 2014).

В 1910 г. Киевское общество любителей природы командировало П.Г. Емельяненко с целью выяснения вопроса о распределении флоры и фауны вдоль крымских берегов (Емельяненко, 1911). В 1913 г. А. Александров посетил имение «Карадаг» доктора Т.И. Вяземского: «Владелец имения предоставил в мое распоряжение лодку для работы в море и помещение в верхнем этаже заканчивавшейся тогда постройкой Карадагской научной станции. Отсюда я совершил несколько экскурсий вдоль берега от Коктебельской бухты до дер. Коз, у м. Меганом» (Александров, 1914).

В 1913 г. И.И. Пузанов посетил на Карадаге Т.И. Вяземского, который с воодушевлением изложил ему свои мысли о назначении задуманной им станции и планах на будущее. По его замыслу, станция должна была стать научной базой, где натуралисты разных специальностей могли бы изучать органический мир Карадага и омывавшего его залива Черного моря (Пузанов, 1965). «Предполагалось, что станция будет поддерживать тесную научную связь с университетами, научными учреждениями, предоставляя свои лаборатории для научно-исследовательской работы ученым и студентам» (Смирнов, 1959 а, с. 98.).

Открытие Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского совпало с началом войны 1914 – 1918 гг., что создало большие затруднения для развития морских исследований. Закупленное за границей оборудование по обстоятельствам военного времени не удалось доставить в Россию, и оно было направлено для хранения на русскую зоологическую станцию Вилла-Франко, где и осталось (Виноградов, 1958).

В 1915 г. заведующий станцией А.Ф. Слудский и зоолог В.Н. Вучетич начали предварительные исследования состава местной морской фауны и флоры, в 1916 г. в этих работах принял участие и А.А. Остроумов – профессор зоологии Казанского университета, один из крупнейших русских гидробиологов, отличный знаток жизни русских морей, который с 1891 по 1897 г. заведовал Севастопольской биологической станцией. А.А. Остроумов первым высказал мысль о создании на Карадаге заповедного морского участка (Отчет, 1917), которую впоследствии развил А.Ф. Слудский в своей брошюре «О национальном парке на Карадаге» (1924).

В 1916 г. А.А. Остроумов в связи с посещением Карадагской научной станции высказал соображения о необходимости расселения омаров в Черном море. Позже К.А. Виноградов (1949 в) считал, что необходимо заниматься вопросами культивирования в Черном море омаров, крабов и других беспозвоночных.

Результаты рекогносцировочных исследований, проведенных на Карадаге по фауне Черного моря А.А. Остроумовым и В.Н. Вучетичем, а по флоре Черного моря – В.М. Арнольди – известным профессором ботаники и альгологом и Л.И. Курсановым, отражены в I выпуске «Трудов» Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского (1917 г.).

Среди морских биологических станций СССР Карадагская станция заняла несколько особое место, обусловленное как спецификой расположения ее на открытом морском побережье, так и преимущественной ориентировкой на иссле-

дования чисто стационарного порядка на прилегающем участке Черного моря в качестве природной лаборатории и устройства в районе Карадага в ближайшие годы заповедного морского участка (Виноградов, 1947 г).

В числе первых мероприятий молодого Советского государства в развитии исследований на Черном и Азовском морях было включение в сферу морских исследований в 1927 – 1928 гг. Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского, находившейся в ведении Московского общества испытателей природы (Виноградов, 1977). В 1924 г. станцию посетил известный океанограф, профессор Ю.М. Шокальский, который возглавлял Черноморскую океанографическую экспедицию Гидрографического управления флота и Севастопольской биологической станции (1923 – 1935). На станции его встречали А.Ф. Слудский, академик А.П. Павлов, академик Ф.Ю. Левинсон-Лессинг, профессор А.В. Вознесенский (Слудский, 2004 – 2005).

В.Л. Паули, много сделавший для изучения истории фауны Азовского и Черного морей, впоследствии профессор Харьковского университета и директор Карадагской биологической станции, еще в 1923 – 1926 гг. был участником Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции (Виноградов, 1977). На станции с 1928 по 1934 г. концентрируется группа молодых зоологов, которые только что закончили Харьковский университет: ученики В.Л. Паули – аспирант К.А. Виноградов, а также Н.М. Милославская, М.А. Долгопольская, Э.Е. Уманский, А.К. Линдау, А.М. Борисенко, которые начали интенсивные исследования по морской фауне (Виноградов, 1947 г). Результаты исследований становятся широко известными благодаря тому, что регулярно публиковались в «Трудах Карадагской биологической станции».

В 1937 г. Решением Президиума АН УССР от 11 июня 1937 г. Карадагская биологическая станция была включена в систему Академии. Сам переход станции в ведение АН УССР был осуществлен в сентябре 1937 г. при непосредственном участии академика А.В. Палладина, который тогда лично побывал на Карадаге (Виноградов, 1947 в). Активную поддержку станции ранее оказывал академик А.А. Богомолец (Виноградов, 1947 а).

С 1928 по 1941 г. морские биологические работы на Карадаге имели выраженный фаунистический и флористический характер. Станция становится центром исследовательских работ на Черном море для кафедры зоологии Харьковского университета.

В 1939 – 1941 гг. на Карадагской биологической станции по инициативе профессора Н.В. Ермакова были начаты биохимические исследования. Биохимией морских животных занималась З.А. Аблямитова-Виноградова (1948). В 1940 – 1941 гг. проводились работы по выращиванию культур морского фитопланктона (Ланская, Сивков, 1949), а также совместные работы КБС АН УССР и Карадагской актинометрической обсерватории Гидрометслужбы СССР по разработке методики исследования количественных зависимостей между радиационными условиями и развитием морского фитопланктона (Ланская, Сивков, 1950).

К 1941 гг. на Карадагской биологической станции имелось значительное количество постоянных научных работников. В этот период были развернуты исследования по биологии размножения массовых морских организмов, затрагивающие вопросы плодовитости, темпов роста, продолжительности жизни, количества генераций, соотношения полов и т.д. (работы М.Ю. Бекман по кольчатым червям-полихетам и брюхоногим моллюскам, К.В. Ключарева – по зоопланктону и Б.И. Гарбера (1951) – по веслоногим ракам, Е.А. Ляховой – по пластинчатожабрным моллюскам, С.М. Ляхова (1940, 1947, 1951, 1955) – по десятино-

гим ракам, И.В. Шаронова – по бокоплавам). Одновременно изучалось развитие планктических диатомовых – культивирование фитопланктона Л.А. Ланской (Ланская, Сивков, 1949, 1950), систематика фитопланктона (В.Г. Стройкиной) и высших водорослей (В.Н. Генераловой). В.А. Хирина изучала питание рыб, К.А. Виноградов – кольчатых червей и рыб, М.И. Черток – гидрохимию. Химический состав водорослей и его динамика изучались П. Джелилевой (Виноградов, 1947 а, в).

В 1941 г. в связи с началом Великой Отечественной войны станция под руководством К.А. Виноградова была эвакуирована в г. Уфу. В составе Института зообиологии Академии наук УССР группа сотрудников Карадагской биологической станции занималась изучением донной фауны рек Белой, Уфы и Камы, одновременно проводя работы по обобщению прежде накопленного и сохраненного научного наследия станции (работы К.А. Виноградова по ихтиофауне и полихетам Черного моря, К.А. и З.В. Виноградовых над каталогом черноморской фауны и флоры района Карадага) (Виноградов, 1947 а).

К.А. Виноградов – защитил кандидатскую диссертацию «Полихеты Карадага (Черное море). Эколого-фаунистический очерк» (1942) (А. Виноградов, 2003, 2009).

Решением Совета Народных Комиссаров УССР от 17 июня 1944 г. было предусмотрено возобновить Карадагскую биологическую станцию в системе АН УССР.

В 1945 г. начаты научные работы на станции, полностью было возвращено эвакуированное оборудование, материалы и книги. В послевоенный период главным направлением работ на станции стало уже изучение не фауны и флоры, а биологии и физиологии отдельных видов и систематических категорий животных и растений, начатое еще до войны ленинградским профессором Е.М. Крепсом (Пузанов, 1965). Биологию размножения моллюсков изучала З.А. Виноградова, добавляя в корм витамины (Виноградова, 1947 б), личинок и мальков рыб – А.М. Борисенко (1936, 1940); вопросы сравнительной плодовитости черноморских рыб в связи с проблемой динамики рыбного населения в Черном море – К.А. Виноградов и К.С. Ткачева (Ткачева, 1948, 1950, 1955 а, б); биология цистозир – П.Д. Кремена.

Уже в 1945 г. станцию посетили научные сотрудники Физиологического института им. Павлова АН СССР во главе с профессором Е.М. Крепсом (Виноградов, 1947 в). В 1946 г. Карадагская биологическая станция была первой из морских биологических станций в Советском Союзе, которая возобновила не только свою научную деятельность, но и обеспечила также возможность для работы более чем 20 специалистам, которые приехали из разных мест Советского Союза (Москва, Ленинград, Киев, Харьков, Казань, Горький и др.).

В 1947 г. З.А. Виноградова защитила кандидатскую диссертацию «О химическом составе беспозвоночных Черного моря и его изменениях». В 1947 г. в Зоологическом институте АН СССР К.А. Виноградов защитил докторскую диссертацию на тему «Фауна прикамчатских вод Тихого океана», ставшую первой крупной сводкой по морской фауне этого региона. В 1951 г. ему было присвоено ученое звание профессора по специальности «гидробиология и ихтиология».

К.А. Виноградов (1947 б) подвел итоги изучения флоры и фауны у Карадага. Завершением этой работы было опубликование «Каталога флоры и фауны Черного моря у берегов Карадага» (Прокудина, 1952), который на протяжении более 50 лет был единственной обобщающей сводкой по Карадагу.

Переориентация работы станции в последующее время была связана с тем, что возникшая в 1947 г. в Симферополе Крымская база АН СССР в 1952 г.

была расширена в филиал Академии, одним из отделений которого стала Карадагская биологическая станция. Поскольку зоологический сектор Крымской базы начал систематическое изучение гидрологии и биологии сооружаемых в Крыму крупных водохранилищ, в эту работу пришлось включиться и Карадагской биологической станции, возглавлявшейся в то время Г.П. Трифоновым. Работы Г.П. Трифонова по рыбам Азовского моря и пресноводных водоемов Крыма, А.С. Лещинской по зоопланктону и И.В. Потоцкой по фитопланктону были опубликованы лишь в 1957 г. в «Трудах Карадагской станции» (Пузанов, 1965).

В 1954 г. после присоединения Крыма к УССР Крымский филиал вместе с принадлежащей ему станцией снова был передан АН УССР, которая уже в 1960 г. его ликвидировала, присоединив Карадагскую станцию к Институту гидробиологии.

В 1957 г. было завершено сооружение рядом с лабораторным корпусом большого морского бассейна, котлован которого был заложен еще Т.И. Вяземским. Наполненный водой, подаваемой из моря водопроводом, бассейн мог служить для опытов с морскими животными. В этот период станцию возглавлял директор А.Н. Смирнов.

С 1946 по 1960 г. Карадагская биологическая станция вполне осуществила задачу, предусмотренную ее основателем, – стала научным центром, тесно связанным более чем с 40 исследовательскими учреждениями Союза, и особенно вузами, помогая последним в подготовке кадров молодых специалистов. Работы аквалангистов во главе с профессором Б.П. Мантейфелем в 1958 г. положили начало подводным исследованиям глубин под скалами Карадага (Пузанов, 1965).

В процессе развития исследований на базе биологических станций в 1963 – 1964 гг. возник мощный современный научный центр морских биологических исследований по инициативе проф. В.А. Водяницкого на базе трех морских биологических станций – Севастопольской, Карадагской, Одесской – Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР (ИнБЮМ) с Карадагским и Одесским отделениями (Виноградов, 1977). Реорганизация Карадагской биологической станции произошла на основе Постановления комитета по координации научно-исследовательских работ СССР от 21 марта 1963 г. № 20 и Постановления СМ УССР № 796 от 11 июня 1963 г. Директор ИнБЮМ В.А. Водяницкий особое внимание обращал на Карадаг, отмечая его уникальность и необходимость его сохранения: «Карадаг представляет величайшую ценность для Академии наук как экспериментальная база и заповедник, и о нем нужно активно заботиться» (Сивцова, 2011).

Перед включением в состав ИнБЮМ на станции под руководством к.б.н. Д.В. Гирника проводились работы по изучению процессов фотосинтеза и создания первичной продукции в море.

Исследования Карадагского отделения (позднее филиала) ИнБЮМ на протяжении четверти века были направлены на изучение жизненных циклов и систем воспроизведения диатомовых водорослей. Эти работы начинал и возглавлял А.М. Роцин (Чепурнов, 1997). Имеется ряд публикаций по физиологии развития диатомовых планктонных водорослей (Кустенко, 1988, 1991; Кустенко, Роцин, 1974; Роцин, 1972, 1994). Биохимические исследования были направлены на изучение механизмов энергообеспечения плавательных мышечных нагрузок рыб различной экологии. Начали проводиться работы по изучению морских животных (Дубровский, 2006).

Директор Карадагского отделения ИнБЮМ к.б.н. А.Л. Морозова осуществила строительство первого в Советском Союзе гидробионического комплекса для работы с морскими млекопитающими, торжественное открытие которого состоялось в 1976 г. при непосредственном участии Б.Е. Патона – президента АН УССР. Под руководством А.Л. Морозовой по инициативе Академии наук УССР и при поддержке ее президента Б.Е. Патона была завершена работа по созданию Карадагского государственного заповедника в системе АН УССР в 1979 г. Организация заповедника на базе Карадагского отделения Института биологии южных морей способствовала возобновлению проведения морских исследований по изучению флоры и фауны акватории Карадага. Эти экспедиционные исследования осуществлялись в основном силами сотрудников Института биологии южных морей и продолжаются в настоящее время. Неослабевающий интерес ученых к Карадагу проявляется в том, что он представляет собой один из центров биологического разнообразия на Черном море, здесь проводятся многолетние мониторинговые исследования по изучению морской флоры и фауны, пополняются списки растений и животных Черного моря, в том числе новыми для науки видами. К моменту организации Карадагского государственного заповедника в 1979 г. морская флора насчитывала 454 вида и морская фауна – около 900 видов (Вронский и др., 1988).

По итогам инвентаризации опубликованы аннотированные списки морской флоры и фауны (Карадаг. Гидробиологические исследования, 2004). В работе над списками приняли участие ведущие ученые Института биологии южных морей НАНУ, Института зоологии НАНУ, Зоологического института РАН, Карадагского природного заповедника НАНУ. По данным К.А. Виноградова (1958), в каталоге Прокудиной насчитывалось 620 названий видов и подвидов морских животных, 246 названий видов и подвидов растений. К 2004 г. было известно 943 вида животных, в настоящее время – 1050 видов. Среди них следует отметить наличие раритетных видов фауны. Вклад многих ученых в изучение морской флоры и фауны у берегов Карадага за более чем вековую историю исследований можно оценить при рассмотрении изученности отдельных составляющих прибрежной экосистемы в районе Карадага.

Флористические исследования

Большое количество публикаций посвящено морским водорослям (Емельяненко, 1911; Морозова-Водяницкая, 1936; Генералова, 1950; Конгіссер, 1940; Стройкина, 1940; Стройкина, 1950; Прокудина, 1952; Прошкина-Лавренко, 1955; Тренина, 1959; Кошевой, 1959; Калугина-Гутник, 1976, 1984, 1992; Згуровская, 1978, 1979; Кустенко, 1983, 1987, 1989, 1991, 2001 б, 2003; Кустенко, Давидович, 2001 б, 2003; Костенко, 1988 а, 1989 в; 1990 в, 1998 а, 2001 б, г, д, 2003, 2004 а; Костенко, Дикий, 2004; Костенко, Евстигнеева, Дикий, 2004; Костенко, Дикий, Алексеева, 2004; Кузьменко, 1995; Кузьменко и др., 2001; Чепурнов, 1988; Костенко, Канивец, 1989; Неврова, 1991, 2015; Рошин и др., 1992; Рошин, 1976, 1994; Костенко и др., 2004, 2006 а, б; Берсенева, Сеничева, 1995; Сеничева, 2004; 2008; Сеничева, Костенко, 2004 а, б; Сеничева, Поспелова, 2015; Сеничкина, 1995; Сеничкина и др., 2001а, б; 2004 а, б; Дикий, 2007; Костенко, Гринев, 2005; Силкина, 2001).

Фитопланктон и микрофитобентос

Фитопланктон у берегов Карадага начала изучать в 1938 – 1941 гг. Стройкина (1940, 1950), ею было обнаружено 82 вида и разновидности водорослей. В 1948 – 53 гг. список диатомовых водорослей был дополнен но-

выми видами (Прошкина-Лавренко, 1955). По результатам исследований 1954 – 56 гг. (Кошевой, 1959) у Карадага известно уже 203 вида и разновидности водорослей. Спустя 20 лет изучение видового состава фитопланктона Карадага было продолжено. В 1979 – 1984 гг. Н.Г. Кустенко (1991) изучала сезонную динамику диатомовых водорослей, в результате списки видов 1938 – 59 гг. были дополнены еще 8 новыми видами (Сеничкина и др., 2001 а). Впоследствии изучение фитопланктона в этом районе проводили эпизодически (Сеничкина, 1989, 1995; Кузьменко, 1995). По данным 1986 – 1998 гг. зарегистрировано 154 вида и разновидностей водорослей (Сеничкина и др., 2001 а). Общий список видов фитопланктона за период 1938 – 1998 г. включает 228 видов и разновидностей в районе Судак-Карадаг-Феодосия (Сеничкина и др., 2001 а; 2001 б). Наибольшим видовым разнообразием отличаются диатомовые (45 % общего количества видов) и перидиниевые (38 %) водоросли, вклад остальных групп невелик. Исследования последних десятилетий значительно дополнили итоговый список новыми видами фитопланктона: для этого района выявлено 95 новых видов, 20 из которых оказались новыми для Черного моря. Анализ таксономических данных двух разновременных периодов (I – 1938 – 1959 гг. и II – 1979 – 1998 гг.) выявил некоторое уменьшение количества видов диатомовых (с 73 видов в I-й до 63 – во II-й) и существенное увеличение количества перидиниевых (с 39 до 69 соответственно) водорослей. Также отмечено значительное увеличение списка видов (с 5 до 26) золотистых водорослей, преимущественно, за счет кокколитофорид (Сеничкина и др., 2001 а). В 2000 – 2001 гг. А.Ю. Силкина изучала диатомовые водоросли в планктоне Карадагской бухты, ею обнаружено 45 видов (Силкина, 2001).

За период исследований 1980 – 2012 гг. получены данные о годичной динамике таксономического состава, величин численности и биомассы фитопланктона в узкой прибрежной зоне (Сеничева, 2004; Сеничева, Поспелова, 2015).

В заповеднике выявлено 526 видов морских микроводорослей. В составе фитопланктона прибрежных вод Карадага насчитывалось 298 видов (Сеничева, 2008), по последним данным, за период 1936 – 2012 гг. – 315 видов (Сеничева, Поспелова, 2015), общее количество микроводорослей – 516 видов (Рябушко, 2012) (табл. 1).

Таблица 1. Количество видов морских микроводорослей (фитопланктон и микрофитобентос) в Карадагском заповеднике

Отдел	Виноградов, 1948 (данные по фитопланктону)	Рябушко, 2012	Дополнение к данным, Карадаг. 2004 (Неврова, 2015 – данные по бентосу; Сеничева, Поспелова, 2015 – данные по планктону)
Dinophyta	38	135	144 (132 – в планктоне)
Cryptophyta	2	3	5 (в планктоне)
Chrysophyta		14	40 (в планктоне)
Nauphyta		26	-
Bacillariophyta	52	243	307 (112 – в планктоне)
Chlorophyta	2	10	11 (в планктоне)
Euglenophyta		1	1
Суанoprokaryota	3	84	16 (10 – в планктоне, цианобактерии.)
Xanthophyta			1
Protozoa Incertae			1
Всего	97	516	526

Первые сведения о количественном развитии и сезонной динамике фитопланктона у Карадага приведены в работах В.Г. Стройкиной (1950) и В.В. Кошевого (1959), позже – Н.Г. Кустенко (1991). Количественное развитие фитопланктона изучали с 1987 по 1998 г. Выявлено, что наблюдаемая тенденция увеличения средних показателей развития фитопланктона может свидетельствовать об усилении антропогенной эвтрофикации вод у юго-восточного побережья Крыма (Кузьменко и др., 2001). Сведения о развитии фитопланктона показывают, что в многолетнем ряду наблюдений зарегистрировано более высокое количественное развитие планктонных водорослей по сравнению с 20-м столетием, значительно изменился состав доминирующих видов: некоторые виды диатомовых водорослей, доминировавшие в 1930 – 1950 гг., в настоящее время встречаются редко и в небольшом количестве, а некоторые не встречаются вовсе (Сеничева, Поспелова, 2015).

Фитобентос

Н.В. Морозова-Водяницкая (1936) опубликовала первую работу, посвященную флоре Черного моря в районе Карадага, и указывает 65 видов водорослей окрестностей Карадага. В 1939 – 1940 гг. на Карадаге сбором водорослей занимался Г.М. Станиловский. Материалы Станиловского были обработаны под руководством Е.С. Зиновой сотрудником Карадагской биологической станции В.Н. Генераловой, которая обнаружила много новых видов, списки водорослей-макрофитов были увеличены в 2 раза (Генералова, 1950), Е.И. Тренина (1959) продолжила изучение флоры водорослей. В 1970 – 71 и 1980-х гг. д.б.н. А.А. Калугина-Гутник (1976, 1984, 1992) пополнила списки еще 47 видами и ею было положено начало многолетним фитоценологическим исследованиям макрофитов на Карадаге.

С 1981 г. Н.С. Костенко – ученица А.А. Калугиной-Гутник, приступила к изучению макрофитов Карадагского заповедника, были определены направления исследований фитобентоса: флористическое, популяционное, фитоценологическое, природоохранное (Костенко, 1989 а). В флористическом отношении прибрежная зона черноморского шельфа у Карадага относится к числу наиболее богатых открытых районов моря. Аннотированный список водорослей-макрофитов насчитывал 170 видов (Калугина-Гутник, 1992). Общее количество видов зеленых, бурых и красных водорослей заповедника составляет 182, из них 14 – впервые (Костенко, 1990 в): зеленые – 45 видов, бурые – 45, красные – 92 вида. В настоящее время для флоры макроводорослей прибрежной части Карадагского природного заповедника с учетом последних номенклатурных изменений известно 178 видов и внутривидовых таксонов, из них зеленых – 43, бурых – 45 и красных – 90 видов (Костенко, Евстигнеева и др., 2004). Олигосапробные виды в районе Карадага составляют 58,8 %, мезосапробные – 31,3 %, полисапробные – 9,8 %. Еще в начале 1990 годов по величине флористического коэффициента – 3,1 район заповедника можно было отнести к относительно чистым участкам моря (Костенко, 1990 в).

Изучение структуры популяций доминирующих в прибрежной зоне видов водорослей цистозир (рис.1) в 1981 – 1982 и 1984 – 1985 гг. показало, что для популяции *Cystoseira crinita* характерен флуктуационный тип динамики биомассы и размерного состава. Популяция *Cystoseira barbata* диффузно распределена среди особей *C. crinita*. Между двумя видами имеет место проявление межвидовой конкуренции (Костенко, 1990 в, 1995).

В 1985 – 1986 гг. студентка Симферопольского университета С.В. Канивец изучала сезонную и разногодичную изменчивость прибрежных макрофитов ди-



Рис. 1*. Заросли бурой водоросли цистозеры в прибрежной зоне Карадага. Фото Р.С. Кветкова

лофусовой, энтероморфово-ульвовой и энтероморфово-церамиевой ассоциаций (Канивец и др., 1991). Изучение популяции *Enteromorpha linza* показало, что в дилофусовых фитоценозах энтероморфа является лишь кратковременной синузией, а в ульвово-энтероморфовых – доминантом сообщества (Костенко, Канивец, 1989).

Получены количественные характеристики распределения видов лауренций в районе Карадага, которые лучше всего развиты у открытых и чистых берегов при отсутствии прямых источников загрязнения (Евстигнеева, 1989).

В 80-х годах было проведено картирование морской донной растительности Карадагского заповедника (Костенко, Кондратьев, 1987; Костенко, 1988 в), результаты этой работы представлены также в монографии «Природа Карадага» (Костенко, 1989 в), защищена кандидатская диссертация «Сезонная и многолетняя динамика донной растительности юго-восточного побережья Крыма» (Костенко, 1990 в). Среди 16 растительных ассоциаций и группировок доминирующее положение занимали четыре: цистозировая, цистозирово-филлофоровая, полисифониево-занардиниевая и зостеро́вая (рис. 2). Было установлено, что из 809 га акватории Черного моря, отведенной под заповедник, 471,6 га, или 58,2 % занято донной растительностью. Цистозировая ассоциация шириной не более 100 м простирается вдоль всей 8-километровой зоны береговой линии заповедника на площади 71,85 га (15,2 %), средняя биомасса достигает 3500 г/м², общие запасы – 2522 т сырой массы. Цистозирово-филлофоровая ассоциация располагается на площади 20,95 га (4,4 %), ее средняя биомасса 1736 г/м² и запасы 363,7 т. Полисифониево-занардиниевая ассоциация встречается на песчаных грунтах на глубинах свыше 15 м и занимает наибольшую площадь дна – 367,8 га (78 %), средняя биомасса – 49,5 г/м² и общие запасы 182 т. На мелководье Коктебельской бухты на глубине 5 – 6 м на площади 11 га (2,3 %) располагается ассоциация цветкового растения взморника малого со средней биомассой 111 г/м² и запасами 11 т.

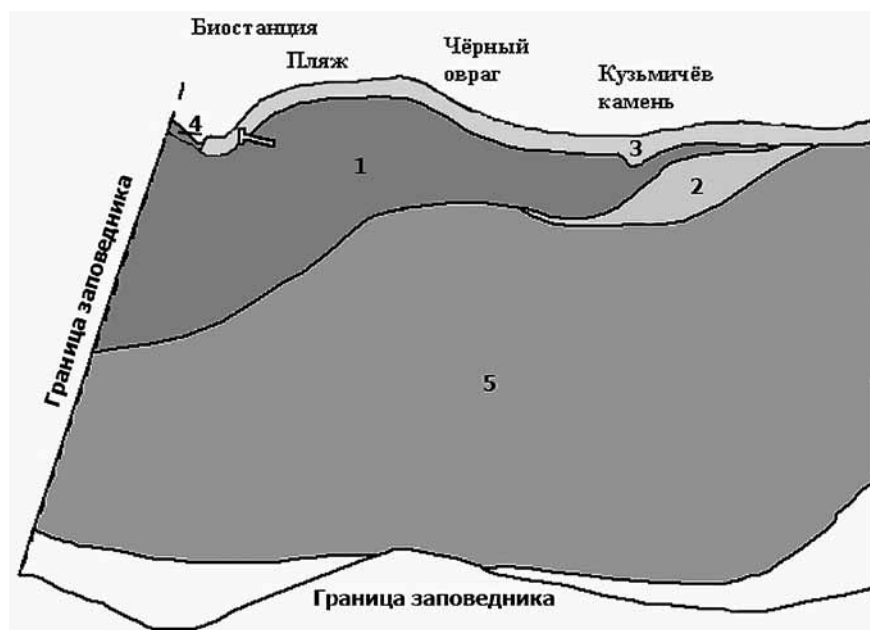


Рис. 2*. Фрагмент карты донной растительности Карадагского природного заповедника, 1984 г. Условные обозначения:

1. Ассоциация *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus verticillatus* – *Corallina mediterranea*;
2. Ассоциация (*Cystoseira barbata*) – *Phyllophora nervosa* – *Cladophora dalmatica*;
3. Ассоциация *Dilophus fasciola* f. *repens* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum* + *Enteromorpha compressa*;
4. Ассоциация *Enteromorpha linza*;
5. Ассоциация *Polysiphonia elongata* + *Zanardinia prototypus*.

На прибрежных камнях вблизи уреза воды в эвтрофированных участках находятся энтероморфово-ульвовые (*Enteromorpha linza* – *Ulva rigida*) сообщества. На скале Золотые ворота обнаружены ульвово-апоглоссовые ценозы (*Ulva rigida* – *Araglossum guscifolium*) (Костенко, 1982). На относительно чистых участках побережья среди сообществ цистозир на валунах на глубине 1 – 5 м распространены олигосапробные дилофусовые группировки (*Dilophus fasciola* f. *repens* + *Polysiphonia opaca* + *Ceramium ciliatum* + *Enteromorpha compressa*). На обрывистых скалах на уровне уреза воды можно встретить сообщества немалиона (*Nemalion helminthoides* – *Laurencia papillosa*).

Изучали фитоценотические характеристики донной растительности (Костенко, 1983, 1988 б; Костенко, Дикий, Алексеева, 2004; Костенко, Дикий, Заклецкий, 2006 б) и антропогенные и многолетние изменения (Костенко, 1990 б, г, 1998 б, в, 2001 б, в, 2002; Костенко, Дикий, 2002, 2003; Костенко, Дикий, Заклецкий, 2005, 2006 а, в, 2008 б; Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко, 2005 а, б, в; Костенко, Дикий, Марченко, Заклецкий, 2005).

Повторное картирование донной растительности заповедной акватории (Костенко, Дикий, Заклецкий, 2004 а, б; Дикий, 2007), проведенное с интервалом в 20 лет (1984 и 2003 гг.), показало, что значительно изменены границы растительных сообществ, появились новые, ранее не характерные для региона ассоциации. Растительность приобретает мозаичный характер за счет возрастания роли зеленых водорослей в составе коренных цистозировых и филлофоровых фитоценозов, что служит показателем эвтрофирования заповедной акватории. Фитоценозы с преобладанием полисифониево-занардиниевой ассоциации в по-

следние годы элиминируются в связи с заиливанием прибрежной зоны. На современном этапе в районе Карадага на глубине 0,5 – 5 м (иногда до 7 м) выявлено 6 растительных ассоциаций, среди которых доминируют цистозировая и цистозирово-филлофоровая.

При осуществлении картографического мониторинга донной растительности акватории заповедника было выявлено еще 3 новых сообщества: цистозирово-филлофорово-ульвовое (*Cystoseira crinita*+*Phyllophora nervosa*+*Ulva rigida*), филлофорово-ульвовое (*Phyllophora nervosa* – *Ulva rigida*), стилофорово-клагофоровое (*Stilophora rhizodes* – *Cladophora albida*) (Дикий, 2007).

Район Карадага подвержен влиянию эвтрофированных азовоморских вод, возрастает мутность воды. Уменьшается общая биомасса водорослей, особенно доминирующих видов цистозеры (*Cystoseira crinita*, *C.barbata*) и сопутствующих видов (Костенко, Дикий, Заклецкий, 2005, 2006а, 2006 б; Костенко и др., 2005). Сукцессии донной растительности сопровождаются нарушением поясного распределения растительных сообществ и возникновением мозаичных группировок. На некоторых участках заповедного шельфа ширина цистозирового пояса с 1984 по 2008 год уменьшилась с 500 до 200 м. Биомасса водорослей на протяжении последних десятилетий (с 1970 по 2002 г.) уменьшилась в 2,9 раза (Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко, 2005). Снизилось участие в сообществах таких олигосапробных видов как филлофора (*Phyllophora nervosa*), полисифония (*Polysiphonia subulifera*), кодиум (*Codium vermilara*), лауренция (*Laurencia pinnatifida*), нерейя (*Nereia filiformis*) (Костенко, 2001).

Вследствие эвтрофирования на скалистом грунте на некоторых участках побережья цистозировые фитоценозы замещаются филлофорово-ульвовыми (*Phyllophora nervosa* – *Ulva rigida*), клугофорово-ульвовыми (*Cladophora albida* – *Ulva rigida*) или хондриевыми (*Chondria tenuissima*). Заиливание песчаных грунтов наблюдается на расстоянии 500 – 1000 м от берега. На глубине 15 м на илистых грунтах доминируют *Chondria tenuissima*, *Cladophora albida*, *Ulva rigida*, *Ectocarpus siliculosus*.

Как показали многолетние наблюдения, сильные штормы уничтожают заросли водорослей. После штормов 26 февраля и 2 марта 1988 г. силой в 4 – 5 баллов было полностью разрушено цистозировое сообщество у ск. Кузьмичев камень, восстановительную сукцессию которого наблюдали в течение последующих лет (Костенко и др., 1993).

После разрушительного наимоощнейшего в XX столетии шторма редкой повторяемости 15 ноября 1992 г. на стационаре у Кузьмичева камня были полностью уничтожены заросли цистозеры (Костенко и др., 1993; Клюкин, Костенко, 1996). В береговой полосе от Кузьмичева камня до скалы Иван Разбойник было подвергнуто элиминации 70 % фитоценозов цистозировой ассоциации, а на глубинах 3 – 10 м пострадало 95 – 98 % прибрежной экосистемы. Ширина зарослей цистозеры составила 40 м, что в 10 раз меньше, чем в 1984 г. (это относится к району Кузьмичева камня и м. Мальчин). В 1993 г. цистозера была представлена в основном обломками стволов. Отмечено снижение биомассы фитоценозов в десятки и сотни раз (табл. 2). В течение нескольких лет наблюдался период восстановительной послештормовой сукцессии. Нарушение фитоценозов разрушительным штормом было отмечено и в 2007 г. (Костенко, Знаменская, 2009; Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко, 2009). В период восстановительных сукцессий на глубинах 10 – 15 м формируются коротковегетирующие керамиевые (*Ceramium*), эктокарпусовые (*Ectocarpus*), дилофусово-клагофорово-эктокарпусовые (*Dilophus fasciola* – *Cladophora albida* – *Ectocarpus confervoides*),

хондриево-клагофорово-эктокарпусовые (*Chondria tenuissima* – *Cladophora albida* – *Ectocarpus confervoides*) и полисифониево-клагофоровые (*Polysiphonia elongata* – *Cladophora albida*) фитоценозы (Костенко и др., 2009).

Макрофитобентос на скале Золотые ворота (рис. 3) изучали в 1981 г. (Костенко, 1982) и 1998 г. (Костенко, Кондрашов, 2001; Костенко, 2001, 2003). В 1992 г. штормовые волны полностью удалили густой покров макрофитов с вертикальной поверхности скалы. Летом 1993 г. скала еще не была заселена прежними обитателями. Восстановительная сукцессия протекала в период 1993 – 1998 гг. Количественные характеристики морфофункциональных показателей фитобентоса свидетельствуют о мезотрофном состоянии прибрежной экосистемы Карадагского заповедника в районе скалы Золотые ворота (Костенко, 2003; Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко, 2005 в).

Результаты 40-летнего мониторинга (с 1970 по 2010 гг.) показали, что пояс зарослей средообразующих макрофитов – видов цистозиры – за последние годы сместился на меньшие глубины. Происходит исчезновение многолетних зарослей цистозиры – биоиндикаторов олигосапробной зоны, приуроченных к твердым грунтам и замена их зелеными водорослями. Многолетний ряд наблюдений на стационарном гидробиотическом разрезе у Кузьмичева камня, основанный на данных А.А. Калугиной-Гутник (1976, 1984) и материалах Летописи природы Карадагского природного заповедника (Костенко, 1995, 1998 а, 2001 д, 2003; Костенко, Дикий, 2004; Костенко, Дикий, Марченко, Заклецкий, 2008; Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко и др. 2010; неопубликованные данные за 2009 и 2010 гг.), представлен в табл. 2.

Таблица 2. Изменение общей биомассы (г/м²) водорослей по годам и глубинам у Кузьмичева камня

Год	Глубина, м						
	0,5	1	3	5	10	15	20
1970	Нет данных	3776,0	5416,0	4654,0	1679,0		147
1980	Нет данных	2827,0	4047,0	3983,0	2273,0		
1981	6039,5	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных		
1983						43,61	
1984	5992,0	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	19,1	
1986	7056,0	3521,0	2012,8	1592,0	881,0	58,6	
1988	7634,0	6791,0	4992,5	2837,0	885,2	169,6	
1990	6365,9	1645,6	4164,8	3726,0	2371,2	218,0	
1993	Нет данных	5517,0	61,6	200,9	12,4	29,7	60,5
1995	Нет данных	5396,6	340,94	2061,83	37,42	7,4	
1997	4342,0	3887,0	2181,8	1230,44	844,77	46,64	8,74
1999	Нет данных	4991,0	1504,5	1929,12			
2000	4650,3	Нет данных	Нет данных	Нет данных	1036,5	138,1	Нет данных
2002	4827,13	4143,8	1124,0	2024,5	26,27	0	
2003	4531,7	6390,6	Нет данных	1096,3	86,7	47,3	
2006	6786,5	4681,0	2097,5	1878,5	134,4	109,9	
2008	2077,3	2592,2	1165,4	1208,7	55,0	116,2	
2009	1588,32	1468,4	915,2	902,22	198,5	40,6	
2010	Нет данных	2203,8	1117,7	677,3	211,1	12,5	

Из табл. 2, следует, что на глубине 0,5 м за многолетний период наблюдений биомасса водорослей уменьшилась в 3,8 раза, на глубине 1 м – в 1,7 раза, на 3 м – в 4,8, на 5 м – в 6,8, на 10 м – в 7,9, на 15 м – в 3,4 раза. Указанные измене-



Рис. 3*. Скала-остров Золотые ворота. Фото Л.В. Знаменской

ния биомассы сопровождалась сменой фитоценозов, в особенности на глубинах 5 и 10 м, где происходило заметное уменьшение биомассы доминирующего вида цистозирры вплоть до ее полного исчезновения с глубины 10 м. На глубине 15 м межгодовые колебания биомассы водорослей были обусловлены в основном за счет неравномерного развития кладофоровых фитоценозов.

Наиболее высокие значения биомассы водорослей по глубинам у Кузьмичева камня были отмечены в 1970 г., биомасса водорослей с глубины 1 до 10 м в уменьшалась в 2,2 раза, а спустя 40 лет – в 10 раз, что свидетельствует об ухудшении условий произрастания макрофитов в прибрежной зоне Карадага. Более наглядно вышесказанное представлено на рис. 4.

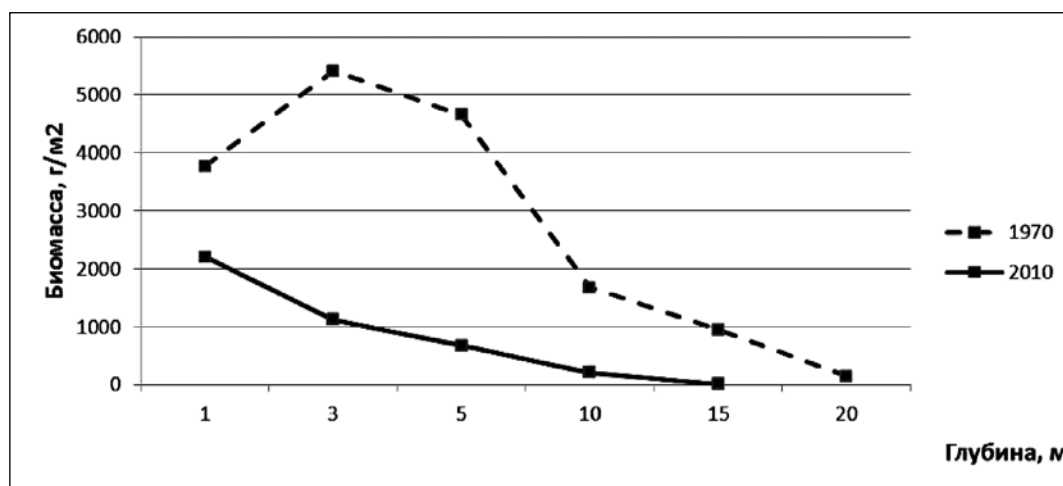


Рис. 4. Изменение биомассы макрофитов у Кузьмичева камня по глубинам в 1970 и 2010 гг.

Кроме заповедной акватории Карадага, проводили изучение донной растительности Юго-Восточного Крыма (Дикий, Костенко, Заклецкий, Марченко, 2007), акваторий природно-заповедного фонда (Заклецкий, Костенко, Дикий,

2010), РЛП «Тихая бухта» (218 га) (Дикий, Заклецкий, 2007), РЛП «Лисья бухта – Эчкидаг» (310 га) (Костенко, 1999; Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко, 2006 в), комплексного памятника природы местного значения «Полуостров Меганом» (241, 526 га морской акватории) (Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко, 2006 б, в; Костенко, Дикий, Заклецкий, 2008 а), двух гидрологических памятников природы «Прибрежный аквальный комплекс между пгт Новый Свет и г. Судак» (120 га) и «Прибрежный аквальный комплекс у горного массива Караул-Оба» (90 га) (Костенко, Евстигнеева, Дикий и др., 2009), а также акваторий, издавна подвергающихся рекреационному использованию: Феодосийского залива и бухты Коктебель (Калугина-Гутник, Костенко, 1981; Костенко 1979, 1987, 1988 б, 1997; Костенко, Дикий, Заклецкий, Марченко, 2006 а; Костенко, Дикий, Заклецкий, 2007; Дикий и др., 2007; Евстигнеева, 2001; Евстигнеева, Танковская, 2014). Определены границы распределения фитоценозов макрофитов и морских трав по глубинам для каждой из изученных акваторий Юго-Восточного Крыма. Все разнообразие фитоценозов у берегов Юго-Восточного Крыма может быть сведено к 6 ассоциациям (Костенко, Дикий, Алексеева, 2004).

Изучение донной растительности на прилегающих к заповеднику акваториях показало, что наибольшему антропогенному воздействию подвержен Феодосийский залив, наилучшей сохранностью характеризуется район полуострова Меганом, а сообщества района Карадага подвержены трансформации в средней степени. Среди морских трав за два последних десятилетия произошли значительные изменения: площади, занятые zostерой в районе Карадага, уменьшились вдвое, биомасса zostеры уменьшилась втрое в районе Карадага и вдесятеро в Феодосийском заливе. Подтверждается ранее высказанное предположение о том, что активизация антропогенного воздействия в прибрежной части Черного моря в районе Юго-Восточного Крыма может привести к постепенному исчезновению коренных цистозировых фитоценозов, которые являются основными компонентами экосистемы шельфа (Костенко, 1990 в).

Данные по фитобентосу предполагалось использовать в системах контроля окружающей среды для отслеживания экологической ситуации в районе Карадагской станции фонового экологического мониторинга (Бескаравайный и др., 1995; Будашкин и др., 1995).

Зоопланктон

Исследования зоопланктона проводились сотрудниками Карадагской биологической станции, а впоследствии – Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины. В 1928 – 1929 гг. щетинкочелюстные изучались К.А. Виноградовым. С.Н. Уломский (1940) опубликовал свой определитель веслоногих раков Черного моря. Большой вклад в исследование видового состава и описание новых для моря видов копепод был внесен М.А. Долгопольской (1940), которую следует считать пионером качественного изучения зоопланктона, которая опубликовала результаты обработки многолетних сборов по зоопланктону Черного моря района Карадагской биологической станции – 105 форм, а в современном понимании – 84 вида (Загородняя, Мурина, 2001), что свидетельствует о высоком видовом разнообразии пелагических беспозвоночных этого района. В 1938 – 1941 гг. В.К. Ключарев увеличил количество форм зоопланктона до 138 названий (Виноградов, 1948 в). Планктон района Карадага может быть охарактеризован как морской, типичный для открытых частей Черного моря, а прибрежность изученного района сказывается только в обилии личинок бентических форм весной и летом (Виноградов, 1940).

50–60-е годы охарактеризовались переходом от качественного изучения зоопланктона к количественному. К.В. Ключарев (1952) впервые дал количественную оценку зоопланктона Карадага. Л.П. Лазарева (1957) по сборам 1953–1954 гг. продолжила исследования сезонной динамики биомассы зоопланктона Карадага. К.И. Бенько (1962) проводила исследования зоопланктона в течение трех лет, в результате чего были получены интересные данные о сезонной динамике, численности и биомассе, выявлены характерные черты распределения массовых видов. Гидробиолог станции К.Т. Гордеева с 1960 по 1963 г. проводила исследования по зоопланктону и бентосу района Карадага.

С середины 70-х годов в результате возрастающего загрязнения моря начались структурные изменения зоопланктона (Загородняя, Морякова, 2011). Изучение бактериопланктона в 1987–1990 гг. у берегов Юго-Восточного Крыма от м. Меганом до м. Киик-Атлама показало, что исследованный район по плотности бактериального населения может быть отнесен к мезотрофным водам (Шумакова, 2001).

Исследования зоопланктона у Карадага были возобновлены спустя 30 лет, в 1987–1988 г. и продолжены в 1999 и 2001 г. экспедициями ИнБЮМ (Мурина, Загородняя, 1989; Загородняя, Мурина, 2001, 2003; Загородняя и др., 2003, 2004 а; Павловская и др., 2003). Составлены аннотированные списки организмов зоопланктона (Загородняя 2004 а, б, в, г, д; Загородняя и др., 2004 б, в, г.), которые дополнены еще одним новым видом (Загородняя, 2007). При обработке проб летнего зоопланктона из бухт вблизи Карадагской биологической станции, А.А. Шмелевой было определено 35 видов, по крайней мере 7 из которых ранее не отмечались в других районах (Шмелева и др., 2009). Список А.А. Шмелевой и др. (2009) насчитывает в прибрежье Карадагского заповедника 51 вид копепод из 289, встреченных в зоопланктоне Черного моря (Шмелева и др., 2009).

Максимальная биомасса зоопланктона у Карадага в 1987 г. в слое 0–10 м достигала 71,5 мг/м³ (Мурина, Загородняя, 1989) и была близка к показателям 40–50-х годов (Ключарев, 1952; Бенько, 1962). В 90-е годы было выявлено резкое снижение численности зоопланктона, по сравнению с 80-ми годами (Загородняя и др., 2003; Павлова, Лисицкая, 2009). В 1996 г. средняя за вегетационный период биомасса кормового зоопланктона составила 5,5 мг/м³ (Загородняя, Мурина, 2001). В целом изменения зоопланктона в акватории Карадагского природного заповедника аналогичны таковым, наблюдающимся в других районах Черного моря (Загородняя и др., 2004 а). По сборам в августе-сентябре 2002 г. список голопланктонных организмов составлял всего 15–17 видов, что объяснялось угнетающим воздействием гребневика мнемииопсиса, хотя в списках его количество не приводилось (Гринцов, Евстигнеева, Загородняя и др., 2004). В целом в 2000-х годах низкий уровень количественного развития кормового зоопланктона в акватории Карадагского природного заповедника сохранялся (Загородняя, Морякова, 2011), что было выше величин, отмечаемых здесь в конце 1990-х (Загородняя, Мурина, 2001).

Составной частью зоопланктона является меропланктон – пелагические личинки донных беспозвоночных. На основании результатов собственных исследований и экспериментальных наблюдений сотрудницы биостанции М.Ю. Бекман автор приводит сведения о нахождении в акватории Карадага пелагических личинок 11 видов полихет (Мурина, 2005). Ко времени организации заповедника были известны личинки более 40 видов (Загородняя, Мурина, 2001). Первые данные о видовом составе и численности меропланктона Карадага как комплекса пелагических личинок донных беспозвоночных были получены четверть века назад (Мурина, Артемьева, 1991). Спустя 10 лет видовой состав и сезонная ди-

намика меропланктона были подробно изучены сотрудником Карадагского заповедника А.И. Безвушко (2001). Кроме того, по этому району были опубликованы работы по видовому составу зимнего меропланктона (Мурина и др., 1999), по фенологии полихетного меропланктона (Мурина и др., 2000). Общий список меропланктона включал 53 вида личинок донных беспозвоночных, из которых 18 были найдены впервые для этого района (Безвушко, 2001; Мурина и др., 2000; Murina, 1995). Обзор биоразнообразия меропланктона за период 2002 – 2003 гг. приводится группой авторов (Гринцов и др., 2004). С 2002 г. продолжено изучение меропланктона Карадага в разные сезоны года (Лисицкая, 2005 а, б; Мурина, Гринцов, Лисицкая, 2007). Составлен список видов меропланктона прибрежных вод Карадага, идентифицировано 85 видов донных беспозвоночных, относящихся к 49 семействам (Павлова, Лисицкая, 2009). Эти материалы вошли составной частью в кандидатскую диссертацию Е.В. Лисицкой (2005 а) «Меропланктон прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)». В 2004 г. в прибрежных водах Карадага впервые обнаружены личинки двустворчатого моллюска *Mya arenaria* (Павлова, Лисицкая, 2009). В 2005 г. при изучении ночного планктона были получены интересные результаты: обнаружены представители равноногих раков рода *Euridice*, ранее не отмеченные на Карадаге (Мурина, Гринцов, Лисицкая, 2007). Выявлено 40 видов нейстона. Разнообразие летнего меропланктона у берегов Карадага в 2007 г. изучали В.В. Мурина и С.Е. Аносов (2009). Установлено, что в прибрежных водах Карадага встречаются личинки 20 видов десятиногих раков, относящихся к 12 семействам (Мурина, Аносов, Лисицкая, 2010).

Таксономическое разнообразие зоопланктона в Черном море у берегов Крыма насчитывает 162 наименования животных (Загородняя и др., 2003), среди которых известны личинки 35 видов полихет (Мурина, 2005), в то время как у Карадага встречается 140 видов зоопланктона (табл. 3).

Таблица 3. Состав зоопланктона района Карадага

Таксономические группы	По К.А. Виноградову, 1948 в	По В.В. Муриной, Ю.А. Загородней, 1989	Состав зоопланктона к 2014 году (обобщенные данные)
Простейшие	30	30	1
Кишечнополостные	11	8	13
Гребневики		1	3
Коловратки		5	5
Щетинкочелюстные		1	1
Фороиды		1	1
Ракообразные	64	61	53
Аппендикулярии		1	1
Черви, полихеты	21		29
Моллюски			32
Прочие	12		1
Всего	138	108	140

Исследования 2002 – 2005 гг. в водах Карадагского природного заповедника (Павлова, Мурина, 2004; Ковригина и др., 2008) выявили симптомы значительного ухудшения прибрежных акваторий, что сопровождается увеличением количества мертвых особей зоопланктона как результат повышения смертности, а также снижения разнообразия меропланктонных видов, что может свидетельствовать о неблагоприятном состоянии пелагической экосистемы прибрежной акватории вблизи Карадагского природного заповедника (Павлова, Лисицкая, 2009). Наблюдениями 2004 – 2008 гг. показано, что летние популяции копепод

как в пределах Карадагского природного заповедника, так и в близлежащих районах почти наполовину состояли из некрзоопланктона, без тенденции к улучшению (Павлова, Мельникова, 2011).

Зообентос

Исследование бентоса биотопов мелкого и крупного песка в районе Карадага начато в 1938 г. М.Ю. Бекман (1940). По сравнению с другими участками Черного моря район Карадага характеризуется полнотой и разнообразием донного населения. М.А. Долгопольская и В.Л. Паули (1931) положили начало изучению современной фауны фораминифер Черного моря. Спустя более чем 50 лет, в 1986 г. д.б.н. В.И. Михалевич (Зоологический институт РАН) изучала фауну фораминифер прибрежной зоны Карадага, где ею установлено обитание 19 видов (Михалевич, Костенко, 2004). В 1982 – 1983 гг. проводилось изучение псаммофильной фауны инфузорий, обитающих в пространствах между песчинками на морской литорали и sublиторали (Гулин и др., 1986; Поликарпов, 2004), обнаружено 16 видов инфузорий. Видовой состав сидячих инфузорий в 1990 и 2000 гг. изучали Е.Г. Бошко, д.б.н. И.В. Довгаль (2004), обнаружено 10 видов.

Кишечнополостные у берегов Карадага насчитывают 21 вид (Киселева и др., 2004). Небольшой список (7 видов) гидроидов, найденных у Карадага, дал Л.Г. Платонов (Харьков) (Паули, 1930). Список из 11 видов гидроидных полипов акватории Карадага впервые опубликован Л.А. Прокудиной (1952). Г.А. Киселева и др. (2004) добавили к этому списку еще 2 вида. В.В. Мурина и В.А. Гринцов (2007) впервые обнаружили у Коктебеля новый для фауны Черного моря вид *Pachycordyle aff. napolitana* Weisman, 1883), после чего фауна гидроидных полипов насчитывала уже 14 видов (Мурина, Гринцов, 2009). По материалам исследований 2004 – 2008 гг. определено 12 видов, из них 3 вида и одно семейство указываются впервые для прибрежных вод Карадага (Мурина, Гринцов, 2009). Таким образом, фауна гидроидных полипов Карадагского природного заповедника насчитывает 17 видов, что составляет 50 % всей фауны гидроидов Черного моря, что свидетельствует об исключительно высоком видовом разнообразии этого таксона в районе Карадага.

Тип Губки у Карадага насчитывают 8 видов (Киселева, Костенко, 2004). Тип Немертины представлен на Карадаге 3 видами (Синегуб, 2004; Костенко, 2004 г). Фауну круглых червей изучали в 1981 и 1984 гг. (Сергеева, 2004), обнаружен 41 вид. Мшанки изучались на Карадаге Г.Г. Абрикосовым (Москва) и Л. Кельштейн (Харьков), однако в опубликованном виде имеется только старый список Вучетича (1917), содержащий 5 видов. Видовой состав мшанок идентифицировали по сборам Н.С. Костенко 1984 – 1985 и 1988 г. (Добротина, 2004), обнаружено 10 видов. В 2000 – 2003 гг. изучали видовой состав коловраток (Яковенко, 2004), из 8 видов в бентосе обнаружено 3. В 2008 г. выявлены мелкие беспозвоночные животные, относящихся к типу Tardigrada – тихоходки, информация о которых для данного района до последнего времени отсутствовала. Обнаружена популяция одного вида тихоходок *Batilipes muris*, ранее известного для других районов Черного моря (Харкевич, 2013).

Изучение многощетинковых червей прибрежных вод Карадага начато в 30-х годах прошлого столетия. К.А. Виноградов (1930) обнаружил у Карадага 5 видов полихет, причем один из них оказался новым для Черного моря. Подробно изучен видовой состав полихет, распределение их по грунтам и глубинам, сроки размножения, использование рыбами в качестве корма (Виноградов, 1931 а, 1947 д, 1948 б, в, 1949 б). Список из 92 видов (Виноградов, 1949 б) представлял собой первую и наиболее полную инвентаризацию фауны полихет акватории

Карадага и вошел в каталог Л.А. Прокудиной (1952). На протяжении последующих 60 лет происходило обнаружение новых для этого региона видов (Бекман, 1952; Лосовская, 1960; Миловидова, 1979; Киселева, 1985; Г.А. Киселева, 2002; Ревков и др., 2002; Синегуб, 2004; Мурина, Артемьева, 1991; Мурина, Гринцов, 2004; Мурина и др., 2004; Мурина, 2005; 2011; Лисицкая, Мурина, 2012).

Мейофауна акватории Карадагского природного заповедника изучена достаточно хорошо (Киселева, 1981; Сергеева, Колесникова, 2009). Мейобентосных полихет в районе Карадага в 2002, 2003 и 2008 гг. изучала В.В. Мурина (2011), в результате обнаружено 32 вида, что составляет третью часть видов полихет, известных для данной акватории. К настоящему времени в акватории Карадага обнаружено 100 видов полихет, что составляет 52 %, то есть больше половины всей черноморской фауны и свидетельствует об уникальности фауны заповедника как очага биоразнообразия Черного моря (Мурина и др., 2004; Мурина и др., 2005; Мурина, 2011).

Ракообразные бентоса представлены гарпактицидами – одной из самых многочисленных и разнообразных групп зообентоса Черного моря. Фауну гарпактицид изучали М.А. Долгопольская (1940), К.В. Ключарев (1938 – 1941), в 1957 г. – Р.Е. Грига, в 1981 и 1984 гг. – Е.А. Колесникова и В.А. Чепурнов. Общее количество видов этой группы насчитывает 43 таксона (Колесникова, Чепурнов, 2004), дополненные еще одним новым видом. В списке Прокудиной (1952) значилось всего 16 видов гарпактицид.

Изучением фауны ракушковых рачков (остракод) в 1931 г. занимался В.Н. Дубовский (1939). Им было обнаружено 19 видов, встречающихся в основном среди зарослей водорослей (Костенко, 2004 д). Усоногих раков изучала Е.А. Шалаева в 1996 – 2000 гг. Список усоногих раков, встречающихся на Карадаге, насчитывает 5 видов (Шалаева, Гринцов, 2004).

Десятиногих раков района Карадага изучали М.А. Долгопольская (1940, 1938), С.М. Ляхов (1940), И.В. Шаронов (1952), З.А. Виноградова (1950, 1951). 22 вида приводятся в списке Л.А. Прокудиной. Отдельные виды регистрировались Е.Б. Маккавеевой, И.А. Синегубом, Ю.Н. Макаровым, В.А. Гринцовым, А.И. Безвужко, Г.А. Киселевой. В фауне Карадага известно 26 видов (Гринцов и др., 2004). Если принять во внимание данные для всего Черного моря – 38 видов 15 семейств (Макаров, 2004), то фауна взрослых десятиногих раков Карадага составляет только 68 % от всей фауны десятиногих Черного моря, а личинки к настоящему времени известны для 53 % всех черноморских видов десятиногих раков (Мурина, Аносов, Лисицкая, 2010).

Изучением ракообразных из отряда мизид у Карадага занимались И.А. Синегуб (2004), М.Е. Данелия (2004). В 2008 г. был обнаружен новый вид мизид *Paramysis lacustris tanaitica* (Martynov, 1924) (Бондаренко и др., 2009; Болтачева и др., 2010). Список мизид, встречающихся у Карадага, насчитывает 5 видов из 11 известных в Черном море.

Сведения по кумовым ракам впервые приводятся в 1970-е годы И.А. Синегубом (2004), в 1981 г. М.И. Киселевой и др. (1984), в 1999 г. Н.К. Ревковым и др. (2001) (Костенко, 2004 б). В 2008 г. обнаружен новый вид для Карадага *Iphinoe tenella* G.O.Sars, 1873 (Бондаренко и др., 2009; Болтачева и др., 2010). Общее количество видов кумовых у Карадага – 7. В 1999 и 2009 гг. на Карадаге были обнаружены представители отряда клешненоносных осликов – 3 вида (Гринцов, 2004 а; Ковалева, 2012).

Равноногие раки отмечены в списках Л.А. Прокудиной (1952), сборах М.И. Киселевой (1984 и др.; 1992), И.А. Синегуба (2004), Г.А. Киселевой в 2002 г.,

В.А. Гринцова в 1999 – 2003 гг. (Гринцов, 2004 б), в 2009 г. Бондаренко и др. (2009), М.А. Ковалевой (2012). Список равноногих раков у Карадага насчитывает 12 видов.

Амфипод (бокоплавов) на Карадаге изучала Н.М. Милославская (1930, 1931 а, 1939 а,б, Милославская, Паули, 1931) и обобщила результаты в своей кандидатской диссертации (1941). В списке Л.А. Прокудиной (1952) содержалось 40 видов. В 1970-е годы отдельные виды отмечает И.А. Синегуб (2004), в начале 1980-х – годов М.И. Киселева (1992) приводит списки видов, включающих бокоплавов рыхлых грунтов и эпифитона, в 1999 г. отдельные виды указывают Н.К. Ревков и др. (2001). В 2000 – 2002 гг. В.А. Гринцов указывает 25 видов этой таксономической группы. В 2002 г. некоторые виды были отмечены Г.А. Киселевой (Гринцов, 2004 в). С 2000 по 2008 г. было продолжено изучение амфипод Карадага и обнаружено 45 видов, что составляет 60 % от бокоплавов, населяющих Черное море (Гринцов, 2009). В 2003 г. В.А. Гринцовым были обнаружены виды, новые для прибрежной зоны Крыма (Гринцов, 2004 в). В 2008 г. изучение амфипод было продолжено М.А. Ковалевой (2012), Г.А. Киселевой и др. (2012). Список амфипод пополнился новыми видами (Гринцов, 2009; Бондаренко и др., 2009; Болтачева и др., 2010; Grintsov, 2009) и насчитывает 59 таксонов.

Класс морские пауки у Карадага насчитывает 3 вида (Гринцов, 2004), которые известны из сборов И.А. Синегуба (2004), В.А. Гринцова в 2002 и 2003 гг. 1 вид приводится в списке Л.А. Прокудиной (1952).

Фауна моллюсков Карадага достаточно полно освещена в литературе (Бекман, 1940, 1952; Виноградова, 1950; Прокудина, 1952; Шаронов, 1952; Лосовская, 1960; М.И. Киселева и др., 1984; Ревков и др., 2001; Киселева и др., 2002; Мазлумян и др., 2003; Гринцов и др., 2004; Синегуб, 2004). В 1955, 1981 и 1986 гг. Е.Б. Маккавеева изучала моллюсков Карадага, в 1990 г. – Н.К. Ревков, в 1998 г. – Н.К. Ревков и Т.В. Николаенко, в 2002 г. – Г.А. Киселева, в 2004 г. – В.В. Анистратенко. По сводке Л.А. Прокудиной (1952) список моллюсков включал 91 таксон. Аннотированный список моллюсков Карадага представлен 2 видами панцирных, 65 брюхоногих и 43 двустворчатых моллюсков – всего 110 видов (Ревков и др., 2004). При обработке сборов Н.С. Костенко фауна пополнилась еще 7 видами, найденными у Карадага (Анистратенко и др., 2007;). Издан «Атлас моллюсков Карадага. Хитоны и брюхоногие» (Анистратенко и др., 2007 – 2008), который включает 2 вида хитонов и 72 брюхоногих моллюсков. Состояние моллюсков изучали Смирнов и др. (2005), Смирнов Д.Ю., Смирнова Ю.Д. (2011). В 2008 г. моллюсков изучала М.А. Ковалева (2012). Обнаружен 1 новый вид, который приводится впервые для акватории Юго-Восточного Крыма (Болтачева и др., 2010). Общее количество видов моллюсков Карадага составляет 118: 73 вида брюхоногих, 43 – двустворчатых и 2 вида хитонов (Анистратенко и др., 2007; Ревков и др., 2004; Ревков, 2009). За пределами заповедной акватории в 2005 г. у м. Киик-Атлама были найдены особи устрицы гигантской, что служит подтверждением того, что этот вид может обитать в естественных биотопах Черного моря (Костенко и др., 2007). Фауна моллюсков Феодосийского залива насчитывает всего 72 вида (Костенко и др., 2006).

Тип иглокожие был представлен на Карадаге 2 видами (Загородняя, 2004), которые отмечены в сборах 1981 г. (Киселева и др., 1984) и 1999 г. (Ревков и др., 2001), и новым видом, найденным в 2008 г. (Болтачева и др., 2010). Таким образом, у Карадага встречается 3 вида иглокожих.

Тип хордовые включает представителей 3 классов: асцидии, аппендикулярии (встречаются в планктоне) и головохордовые. Изучением асцидий на

Карадаге занимался В.В. Редикорцев (1949), его работа является первым специальным исследованием по асцидиям Черного моря. Список асцидий приводится Л.А. Прокудиной (1952). Некоторые виды асцидий отмечены в работах Н.Ю. Миловидовой и А.Н. Кирюхиной (1985), Киселевой и др. (1984), Г.А. Киселевой, Гаголкиной (2004). Итоговый список асцидий приводит В.А. Гринцов (2004 д). Из головохордовых на Карадаге встречается 1 вид – ланцетник европейский, обнаруженный З.А. и К.А. Виноградовыми (1948), в 1980-е годы отмечен Киселевой и др. (1984).

С количественной стороны донная фауна Черного моря изучалась на Карадаге в 1938 – 1940 гг. М.Ю. Бекман (1952), в 1938 – 1939 гг. С.М. Ляховым (1958) и И.В. Шароновым (1952), Н.Ю. Миловидовой (1979), М.И. Киселевой и др. (1984), Болтачевой и др. (2010).

Фауна песчано-галечного побережья распадается на два биоценоза, один из которых занимает псевдолиторальную, другой – супралиторальную зоны. В псевдолиторальном биоценозе руководящее положение занимает *Gammarus marinus*. Большинство организмов супралиторали связано с наличием среди песка и гравия гниющих остатков водорослей (Ляхов, 1958). Амфипод зоны заплеска на Карадаге в 2009 г. изучал В.А. Гринцов (2011). Бентос биотопа песка зоны заплеска Карадага в 2008 г. изучали В.Г. Копий, Л.В. Бондаренко (2009). Авторами было идентифицировано 14 видов макрозообентоса.

В 1981 г. съемка бентосных сообществ на рыхлых грунтах Карадагского природного заповедника была проведена сотрудниками Института биологии южных морей под руководством д.б.н. М.И. Киселевой, которой был заложен современный подход в исследовании бентоса заповедника, установлен видовой состав (68 видов) и получены количественные характеристики бентосных животных (Киселева и др., 1984; Киселева, 1992). Оказалось, что средние данные по численности и биомассе бентоса рыхлых грунтов в 1981 г. отличаются от данных, полученных М.Ю. Бекман (1952) и Г.В. Лосовской (1960) в 1938 и 1952 гг. Однако в сравниваемые периоды (с 1938 по 1981 гг.) в биотопе песка преобладали по численности разные виды, но максимальная биомасса регистрировалась всегда у одного и того же вида – венуса (Киселева, 1992). Установлено, что наиболее резкие изменения структуры бентосного сообщества происходят в узкой прибрежной полосе от уреза воды до глубины 10 – 15 м. Именно здесь динамика многолетних изменений выражена наиболее существенно (Валовая, 2001). В 2008 г. осуществлена повторная съемка бентоса (Мазлумян и др., 2009; Болтачева и др., 2010). Результаты показали, что за 27 лет произошли большие изменения в структуре донных сообществ Карадагского природного заповедника, уменьшились площади дна, занятые песком, усилилось заиление грунта, что может свидетельствовать о более высокой степени загрязненности биотопа в 2008 г. по сравнению с 1981 г. (Мазлумян и др., 2009). Использование индекса соотношения мелких детритоядных полихет и собирающих детрит с поверхности грунта, показало, что с 1981 по 2008 гг. этот индекс в районе Карадага возрос с 0,26 до 0,5, что свидетельствует о некотором увеличении содержания непереработанного органического вещества в толще донных осадков в биотопе (Мазлумян и др., 2009).

Исследования мидиевых ценопопуляций на жестких грунтах Карадагского заповедника 1981, 1983 и 1988 гг. показали удивительное единообразие размерных структур – все поселения характеризовались бимодальным распределением: отсутствовали моллюски длиной 15 – 20 мм, а по численности преобладали сеголетки (Костенко и др., 1989). Половую структуру мидий изучала Н.В. Караванцева (2009).

Изучение макрозообентоса скал Карадага, проведенное М.А. Ковалевой (2012), показало, что в настоящее время на скальном субстрате в акватории Карадагского природного заповедника обитает сообщество митилястера. Популяция мидии малочисленна на всем полигоне. Следует отметить, что в период исследований 1938 – 1939 гг. И.В. Шароновым (1952) в этом районе также было отмечено доминирование митилястера на скалах, а в 1976 – 1978 гг. И.А. Синегубом (2004) и начале 1980-х годов Н.А. Валовой (Заика и др., 1990) регистрировалось сообщество мидии. Оказалось, что биомасса мидий в 2009 г. по сравнению с 1981 и 1998 гг. уменьшилась в 43 раза. Темп роста и продолжительность жизни мидий в 1998 г. были существенно ниже, чем в 1981 г. Максимальная продолжительность жизни мидий уменьшилась: в 1981 г. обнаружены моллюски возрастом до 10 лет, в 1998 г. – 7 лет и в 2009 г. – 4 лет (Ковалева и др., 2012). Рапана способствует выеданию мидий. В 1980-х годах рапана держалась на глубине свыше 10 м и в массовом количестве выходила на небольшие глубины лишь в период размножения (Костенко, 1986). В настоящее время плотность рапаны достигает 27 экз./м² (Болтачева и др., 2010; Марченко, 2008). В 2009 г. проводилось исследование популяции рапаны в акватории заповедника (Бондарев, 2011), в результате чего было выявлено наличие двух размерных группировок, первая «карликовая» (28 – 65 мм), вторая – типичная (66 – 95). Максимальный возраст рапаны в акватории Карадагского природного заповедника составил 10 лет, однако доминируют особи, возраст которых составляет 3 года, на их долю приходится 46,6 % всей выборки. Исследовано состояние популяции рапаны Феодосийского залива (Костенко и др., 2011).

В 2004 г. изучали сообщества обрастания скал Маяк и Золотые ворота в акватории заповедника (Гринцов и др., 2005, 2006). Наиболее значимым по биомассе моллюском в обрастании скал Карадага, помимо мидии, является митилястер, биомасса которого увеличивалась незначительно: в 1938 – 1940 гг. – 689, в 1978 – 1980 гг. – 549, в 2009 г. – 1043 г/м² (Ковалева и др., 2012). При исследовании обрастаний скал Карадага в 2011 – 2012 гг. выявлено 76 видов макрозообентоса (Ковалева и др., 2014).

На поверхностях прибрежных скал, камней, а также искусственных твердых субстратов развиваются сообщества обрастания, включающие сотни видов водорослей и донных беспозвоночных, среди которых одной из важных групп являются многощетинковые черви. К.А. Виноградов (1948) насчитывал 92 вида многощетинковых червей (26,2 % фауны Карадага) (табл. 4), а к 2003 году этот список уже содержал 100 видов (Мурина, 2004). В обрастаниях естественных и искусственных субстратов в районе Карадага 2002 – 2009 гг. обнаружено 38 видов полихет (Лисицкая, Мурина, 2012). Установлено, что качественный состав видов полихет за последние десятилетия изменился незначительно, однако среди новых видов обнаружен *Hediste diversicolor* (Muller, 1776), что может свидетельствовать об усилении заиления грунта в районе Карадага (Лисицкая, Мурина, 2012).

В 2008 г. при изучении мейобентоса биотопа песка в акватории Карадагского природного заповедника обнаружено 17 крупных таксонов (класс, отряд), из них 6 групп эумейобентоса (Сергеева, Колесникова, 2009). Высокие показатели численности сообщества мейобентоса, а также доминирование гарпактикоиднонематодного комплекса приводят к выводу о благоприятных условиях для развития мейобентоса в биотопе песка прибрежной зоны Карадага (Сергеева, Колесникова, 2009).

У крымского побережья известно 574 вида макрозообентоса (Ревков, 2011). Общее количество видов зообентоса у Карадага, по К.А. Виноградову

(1948в), составляло 350 видов, по многолетним данным – 367 (Карадаг. Гидробиологические исследования, 2004) и 358 (Ревков, 2011). Соотношение основных групп макрозообентоса представлено следующим образом (табл. 4):

Таблица 4. Соотношение (в %) основных групп макрозообентоса у Карадага

Группы	Крым	Карадаг	Карадаг	Карадаг
	(Ревков, 2011)	(Виноградов, 1948в)	(Ревков, 2003, 2011)	(Ковалева и др., 2014)
Ракообразные	28	27,4	22 29	38
Моллюски	27	22,8	38 30	22
Полихеты	26	26,2	33 27	32
Прочие	19	23,6	7 14	8

Исходя из вышеприведенных данных можно отметить, что за последние 70 лет у Карадага возросло участие основных групп макрозообентоса – ракообразных, моллюсков и полихет и почти в 3 раза снизился процент прочих видов.

Беспозвоночные в зарослях макрофитов

В районе Карадага состав беспозвоночных в зарослях водорослей в 1955 и в 1981 г. изучала ученица В.Л. Паули Е.Б. Маккавеева (1989, 1992). Спустя 20 лет, с 2001 г. эти работы были продолжены Г.А. Киселевой и студентами Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. В 2005 г. сотрудники ИнБЮМ изучали беспозвоночных сообщества обрастания (Мурина, Гринцов, Лисицкая, 2005) на урзе воды. Многолетние исследования беспозвоночных зарослей водорослей (Киселева, Гаголкина, 2004; Киселева, Борисенко, Гаголкина, 2005; Киселева, Дикий, 2008; Киселева и др., 2002, 2005, 2006а, б, в; 2009, 2010а, б, 2011; Колова и др., 2011) показали, что происходит изменение их состава: практически не регистрируется танаидовый рак *Leptocheilia savynyi*, в то время как по данным Е.Б. Маккавеевой в 1981 г. этот вид являлся одним из самых распространенных (Киселева, Гаголкина, 2004). В 2009 г. указанный выше танаидовый рак вновь найден на Карадаге (Макаров и др., 2011).

В эпифитоне водорослей цистозеры и падины в районе Карадага, Судака и Нового Света было обнаружено 34 вида макрозообентоса, среди которых по числу видов доминируют ракообразные. Трофическая структура представлена почти всеми пищевыми группировками, доминируют фито- и полифаги (Макаров и др., 2011). В прибрежной ассоциации зарослей цистозеры у Карадага выявлено 97 видов беспозвоночных (Киселева и др., 2011), в 2008 г. – 88 (Колова и др., 2011). Всего среди компонентов фотофильного зооценоза выявлено 105 видов беспозвоночных, относящихся к 7 типам и 11 классам (Киселева и др., 2010).

Анализ трофической структуры макроэпифитона показал, что в прибрежной полосе Карадага доминируют фитофаги, представленные гастроподами и ракообразными (Киселева, Гаголкина и др., 2006), что может указывать на принадлежность этих сообществ к устойчивым ненарушенным, характерным для олигосапробных вод. Заповедный режим благоприятно влияет на морские донные биоценозы и заметного упрощения их трофической структуры не отмечено (Киселева и др., 2009).

У берегов Карадага известно 121 вид и форм макрозообентоса и эпифитона (Киселева и др., 2009), из них ракообразные составляют 38 видов, моллюски – 25. Выявлена сцифоидная медуза *Lucernaria campanula*, которая не регистрировалась в заповедной акватории около 40 лет (Киселева, Гаголкина,

2004). В ассоциациях водорослей отмечено высокое биоценотическое разнообразие макрозообентоса и эпифитона, среди которых насчитывается 37 видов многощетинковых червей (Киселева и др., 2010 б). Подтверждается тенденция к сукцессионным процессам, вызванным накоплением органики в прибрежной полосе и как следствие заилением донных грунтов. Результатом заиления рыхлых грунтов служит перемещение их обитателей (гастропод рода *Gibbula* и *Cyclope*, двустворчатых *Chamelea* и др.) в зарослевые сообщества (Киселева и др., 2009). Преимущества получают эврибионтные виды, способные существовать в условиях низкого содержания кислорода и высокой концентрации растворенных и взвешенных органических веществ (Киселева и др., 2010 а; Колова и др., 2011).

Видовое богатство беспозвоночных в пределах Карадагского природного заповедника существенно не отличается. Уменьшается численность основных видов фильтраторов (двустворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus*), обеспечивающих естественное самоочищение. Увеличивается доля эврибионтных видов макрозообентоса, способных существовать в зонах с разной степенью эвтрофирования. Все чаще регистрируются виды биоиндикаторы загрязнения (*Nephtys hombergii*, *Cyclope donovani* и др.). Наблюдаемое уменьшение числа видов по всем крупным таксонам за 2006 – 2010 г. указывает на происходящие процессы преобразования прибрежных фитофильных сообществ (Киселева и др., 2011).

Ихтиофауна

Исследования по ихтиофауне района Карадага отражены в трудах станции (Паули, 1930; Виноградов, 1931 б, 1947 в, 1948 а, 1949 а; Ткачева, 1948; Прокудина, 1952; Смирнов, 1959 б, 1960). Первый список рыб, встречающихся у Карадага, в числе 25 видов и родов, основанный на предварительно обработанных сборах А.К. Линдау, был опубликован в 1930 г. Паули. Систематические ихтиологические работы начал проводить К.А. Виноградов в 1929 г., им был опубликован список из 68 видов рыб. В 1937 – 1941 гг. эти работы продолжены А.П. Ширковой, К.И. Татарко, В.А. Хириной и К.А. Виноградовым. В 1940 – 1941 гг. развернуты исследования по биологии размножения массовых морских организмов. Прерванные войной ихтиологические работы возобновлены в 1945 г. К.А. Виноградовым. Отмечено 93 вида и подвида рыб, обитающих у Карадага (Виноградов, 1948 д, 1949 а). В 1946 г. в аквариуме КБС З.А. Аблямито-Виноградова (1949), З.А. Виноградова (1947) наблюдала ежемесячную «линьку» у морского ерша, что представляет немалый биологический интерес. В 1949 г. К.А. Виноградовым были обнаружены 3 тунца, выброшенных на берег: у Судака (передняя часть головы весом 150 кг длиной 104 см) и в районе Двужкорной бухты – один тунец длиной около 2 м и второй весом 240 кг, голова которого украшала впоследствии вход в музей Севастопольской биологической станции (Виноградов, 1951).

В 1950-е годы директор станции д.б.н. А.Н. Смирнов (1959 б) приводит список из 96 видов рыб. В 1960-е годы ихтиологические исследования продолжены директором к.б.н. А.В. Чепурновым. В 1950-е годы К.С. Ткачева (1950, 1955 а, б) и с 1955 по 1963 гг. аспирант Л.С. Овен (1959) изучали развитие черноморских рыб на ранних стадиях развития, что нашло отражение в монографии «Особенности оогенеза и характера нереста морских рыб» (Овен, 1976), посвященной вопросам изучения размножения рыб Черного моря (главным образом плодовитости и многопорционного нереста).

В 1980-х годах в целях инвентаризации ихтиофауны заповедника изучение рыб проведено Н.С. Костенко совместно с к.б.н. Л.П. Салеховой (ИнБЮМ). С 1979 по 1985 гг. обнаружено 80 видов рыб, из которых 8 видов впервые выловлены в данном районе (Салехова и др., 1987; Салехова, Костенко, 1989 а; Костенко, 1990 а, 1992). Более 20 видов рыб, ранее встречавшихся у Карадага, обнаружены не были. Результаты этих исследований представлены в монографии «Природа Карадага» (Салехова и др., 1989). Аспирантка Т.В. Багнюкова обнаружила еще 5 видов, ранее не указывавшихся для района Карадага (Костенко, 1995). В 1989 – 1993 гг. зарегистрировано 69 видов рыб (Багнюкова, 1997). При проведении ихтиологического мониторинга установлено, что основные характеристики анчоуса, ставриды, морского карася, спикары, барабули, морского дракона и скорпены в 1950-е и 1980-е годы не различались (Салехова, Костенко, 1989).

В 1989 г. было начато изучение ихтиопланктона у берегов Карадага (Багнюкова, 1991, 1995, 1996, 1998; Багнюкова и др., 1997), обнаружены икринки меч-рыбы (Гордина, Багнюкова, 1992), а также продолжены исследования д.б.н. Л.С. Овен (1959) и получены интересные данные. Т.В. Багнюковой защищена кандидатская диссертация «Динамика репродуктивных характеристик и интенсивности нереста массовых видов черноморских рыб в районе Карадага» (1996).

Некоторые сведения о пелагических личинках и икринках содержатся в работах К.А. Виноградова (1948 а), К.А. Виноградова, К.С. Ткачевой (1948, 1949, 1950), К.С. Ткачевой (1950, 1955 а, 1955 б), Л.С. Овен (1959, 1976). В 1989 – 1991 гг. Т.В. Багнюкова (1997) изучала плодовитость султанки, ставриды и ласкиря. В 1960 г. в районе Карадага не встречались самки султанки с массовой резорбцией ооцитов, а 30 лет спустя экологическая ситуация на Черном море существенно изменилась: у Карадага в уловах большой процент составляют самки султанки и других видов рыб, в яичниках которых в разгар нерестового сезона происходит массовая резорбция ооцитов (Овен, 1993), что является следствием неблагоприятных условий жизни рыб в прибрежной зоне моря, сложившихся в результате загрязнения воды, грунта и кормовых организмов нефтепродуктами, ртутью и другими ядовитыми веществами антропогенного происхождения. Отмечены неблагоприятные условия воспроизводства рыб на Карадагском побережье (Багнюкова, 1997).

А.Н. Смирнов (1959 б) указывал на размножение 48 видов рыб с пелагической и демерсальной икрой в районе Карадага. В 1989 – 1993 гг. Т.В. Багнюковой (1995) в планктоне обнаружены икра и личинки 46 видов рыб.

В начале 2000-х гг. аспирант ИнБЮМ В.В. Шаганов продолжил исследования прибрежных рыб района Карадага (Шаганов, 2005, 2009, 2011). В период с 1913 по 1959 г. у Карадага был зарегистрирован 101 вид рыб (Салехова и др., 1987), а к 2004 г. их количество возросло до 114 (Костенко, Шаганов, 2004). В 2005 г. у юго-восточных берегов Крыма (бухта Провато) впервые за 50 лет был пойман петропсаро, возраст которого, по определению Т.В. Багнюковой, равен 5 годам (Костенко, Ярыш, 2005). Еще один вид лысун Бата – *Pomatoschistus bathi* был обнаружен в последние годы экспедицией отдела паразитологии ИнБЮМ в Карадагской бухте на глубине 3 – 4 м. Изучением особенностей распространения и распределения темного горбыля в районе Карадага занимался Т.П. Гетьман (2012). Результаты визуальных наблюдений за ихтиофауной Карадага отражены в настоящем сборнике (Мальцев, Иванчикова, 2015).

Паразитологические исследования

Материалы по нематодам рыб Карадага впервые были опубликованы в 1927 г. (Пронькина, 2009). Паразитофауна гидробионтов морской акватории Карадага является одной из наиболее изученных и имеющих продолжительный период наблюдений над ее составом (Власенко, 1931; Прокудина, 1952; Погорельцева, 1952 а, б, 1959; Решетникова, 1955 а,б; Быховский, 1957; Ковалева, 1963, 1966; Найденова, 1969; Николаева, 1970 Найденова, Солонченко, 1989; Мачкевский, 1990; Манге, 1993 Белофастова, 1997; Мирошниченко, 2004, а, б; Дмитриева и др., 2007; Дмитриева и др., 2009; Пронькина, 2009; Пронькина и др., 2009 Полякова, 2009; Гаевская, 2015; Юрахно, 2009 а, б; 2015; Юрахно, Попюк, 2013; Yurakhno, 2013).

В 1929 – 1930 гг. П.В. Власенко (1931) изучал видовой состав цестод. В течение нескольких послевоенных лет на Карадагской биостанции работали экспедиции лаборатории паразитических червей Зоологического института РАН под руководством профессора Б.Е. Быховского. В коллекции этого института до сих пор хранятся материалы, собранные в этих экспедициях (Дмитриева и др., 2007).

В 1950-е годы паразитофауну рыб акватории Карадага изучала доцент Белоцерковского госуниверситета Т.П. Погорельцева (1952 а, б, 1959), материалы своих исследований она обобщила в рукописи, подготовленной к защите докторской диссертации (Дмитриева и др., 2007).

В 1960-х годах исследования проводили сотрудники паразитологической лаборатории Института биологии южных морей АН УССР. На Карадаге работали А.А. Ковалева, А.И. Солонченко, В.М. Николаева, Н.Н. Найденова – по паразитофауне рыб; А.В. Долгих – по трематодофауне моллюсков и Т.Н. Мордвинова, которая наряду с изучением паразитов рыб положила начало исследованиям паразитов ракообразных этого района Черного моря. В 1982 г. у Карадага впервые отмечены грегарины рода *Nematopeis*, обнаруженные у черноморской мидии (Найденова и др., 1988), а в 1985 г. зарегистрирована 100 % пораженность мидий естественных популяций вдоль Крымского побережья с интенсивностью инвазии, достигающей нескольких сот тысяч. С 1985 г. исследования паразитов продолжил В.К. Мачкевский (Дмитриева и др., 2007).

Впервые о личинках трематод, паразитирующих у моллюсков района Карадага, упомянула в своей статье З.А. Виноградова (1950). А.В. Гаевская занималась изучением паразитов на Карадаге в 1962, 1963 и 1964 гг. (Гаевская, 2015). Доцент Таврического университета А.В. Мирошниченко (2004 а) исследовал паразитофауну рыб в период с 1986 по 1999 г. С 1992 по 2006 г. изучением гельминтов Карадага занимались Ю.М. Корнийчук (2009), Ю.М. Корнийчук и др. (2008), Е.В. Дмитриева и др. (2009).

В 1994 и 2009 – 2013 гг. обнаружены 2 вида грегаринов у Карадага, получены новые данные (Белофастова, 1997; Лозовский, 2009; Лебедовская, 2014).

В 2005 – 2006 и 2009 гг. Н.В. Пронькина изучала нематод рыб района Карадага, ею составлен список, включающий 22 вида (Пронькина, 2009). Пронькина Н.В., Белофастова И.П., Мачкевский В.К. (2009) проводили изучение личинок нематод у рыб. В 1988, 2009, 2012 и 2013 гг. В.М. Юрахно (2009 а, 2009б; Yurakhno, 2013; Юрахно, Попюк, 2013) изучали микроспориций морских рыб в районе Карадага, в результате чего обнаружено 25 видов. С 1990 по 1996 гг. и с 2005 г. по настоящее время осуществлялся паразитологический мониторинг отделом паразитологии Института биологии южных морей под руководством д.б.н., профессора А.В. Гаевской. Итоговый список цестод района Карадага содержит 23 вида, 7 из них – новые для науки (Полякова, 2009). За последние 20 лет на Карадаге найден

21 новый для этого района вид гельминтов (Мирошниченко, 2004 а; Дмитриева и др., 2009). Общее количество видов паразитов рыб и беспозвоночных у Карадага с учетом новых данных – 221.

Морские млекопитающие

Млекопитающие Черного моря – дельфины – также являлись предметом изучения на Карадагской станции. Результаты своих наблюдений над дельфинами Черного моря у берегов Карадага опубликовал К.К. Флеров (1929). В 1930 – 1931 гг. этим вопросом занимался К.А. Виноградов (1948 в). В 1967 – 1974 гг. отмечено резкое снижение численности дельфинов в Черном море по сравнению с довоенным периодом, когда она составляла 1,5 – 2 млн. голов (Виноградов, 1974). Сведения о дельфинах Карадага приводит А.В. Занин (2004). В прибрежных водах преобладают два вида – афалина и морская свинья (азовка), причем афалина встречается в 4 – 6 раз чаще азовки. Белобочка заходит в акваторию Карадага изредка. В разные годы обнаруживали на побережье мертвых афалин (Гладилина и др., 2009). Такие случаи имели место и в 2015 г.

Суммируя результаты фаунистических исследований Карадагской биологической станции на Черном море и Карадагского природного заповедника, можно заключить, что как и 70 лет назад район Черного моря, прилегающий к Карадагу, принадлежит к числу наиболее изученных в фаунистическом отношении акваторий, о чем свидетельствуют данные о составе морской фауны и о высокой концентрации видов на очень небольших по площади участках Черного моря, о чем было указано К.А. Виноградовым еще в 1948 г. (табл. 5).

Таблица 5. Систематический состав морской фауны у Карадага и в Черном море

Основные группы фауны	В Черном море	У берегов Карадага, (Виноградов, 1947, 1948 в)	У берегов Карадага, 2014 год (обобщенные данные)
Простейшие	362	42	63
Кишечнополостные	35	20	21
Кольчатые черви	192	92	102
Моллюски	210	81	118
Ракообразные	591	140	394
Асцидии	8	9	8
Рыбы	224	93	114
Млекопитающие	3	3	3
Прочие	597	92	234
Всего	2221	569	1050

В конце 1940-х гг. прошлого века в Черном море насчитывалось 1246 видов фауны, а у Карадага – 569, что составляло 45,6 % от общего количества, к 2014 году у Карадага насчитывала 1050 видов – 47,2% фауны Черного моря (2221 вид, табл. 5). Таким образом, за истекшие 70 лет количество видов животных, известных для Карадага, возросло в 1,8 раза, а общая их представленность в фауне Черного моря увеличилась всего на 1,6 %. Проведенные исследования показывают, что Карадагский заповедник остается одним из центров биоразнообразия (Костенко и др., 2005).

Экологические аспекты

В 1916 г. А.Ф. Слудский и В.Н. Вучетич (1917) получили первые данные о морских течениях в районе Карадага и положили начало гидрологическому



Рис. 5*. Искусственные рифы у пгт Курортного. Фото Р.С.Кветкова

изучению акватории. В 1976 г. исследовали донные осадки (Миловидова, Кирюхина, 1979), показано, что по физико-химическим свойствам осадков район Карадага является практически чистым.

За истекшие десятилетия облик прибрежной зоны моря вблизи Карадага изменился, появились искусственные рифы разной конструкции (рис. 5).

На рифах формируются сообщества обрастания, которые включают сотни видов донных беспозвоночных и макроводорослей (Евстигнеева и др., 2009). Обрастания бетонного волнореза в пгт Курортном изучали в 2002 г. (Мурина, Гринцов, 2004), в результате чего впервые определен видовой состав многощетинковых червей, насчитывающий 28 видов, что составляет почти одну треть всех видов полихет, известных для района Карадага. В сообществе обрастания бетонного рифа (волнореза) идентифицировано 86 видов флоры и фауны (Гринцов и др., 2004). Фитокомпонента сообщества обрастания искусственного рифа у пгт Курортного насчитывает 54 вида, среди которых доминируют красные макроводоросли (Евстигнеева и др., 2009).

Изучение ландшафтов района Карадага проведено М.Б. Гулиным в 2008 и 2009 гг. На глубинах 26 – 27 м обнаружен пояс скоплений погибшей мидии (Гулин и др., 2009). По архивным данным Н.С. Костенко, еще в 1984 г. на расстоянии 900 м от берега на глубине 22 м по разрезу м. Мальчин встречались живые мидии, в 1993 г. на том же разрезе на расстоянии 700 м от берега на глубине 22 м еще встречались живые мидии и их створки, а на расстоянии 1000 м обнаружены лишь створки моллюсков.

Негативные процессы происходят за пределами заповедной акватории. Источниками загрязнения прибрежной зоны служат неочищенные хозяйственно-бытовые стоки двух рекреационных пгт – Курортное и Коктебель, поступающие в прибрежную зону с запада и с востока заповедной акватории. Наиболее ранние сведения о гидрохимическом режиме вод района Карадага получены А.И. Смирновой в период 1957 – 1958 гг. (Смирнова, 1960). В 1987 – 1990 гг. изучено распределение гидрохимических полей в районе Судакско-Карадагского взморья (Куфтаркова, Ковригина, 1999).

По наблюдениям 1987 – 1991 гг., проведенным на Судакско-Карадагском взморье, выявлено, что формирование гидрохимической структуры вод данного района обусловлено поступлением азоморских вод, антропогенным воздействием и динамическим фактором (Куфтаркова и др., 2004), в том числе у пгт Курортное и Коктебель были отмечены повышенные органический фон (окисляемость, БПК₅, органический фосфор и азот) и концентрации биогенных веществ (минеральный фосфор, нитратный и аммонийный азот), что свидетельствует о существовании локальных сбросов сточных вод. Там же обнаружены повышенные концентрации хлорофилла «а» (Берсенева, 1999).

Комплексные гидролого-гидрохимические и биологические исследования в районе Карадага возобновились в 2004 г. (Ковригина и др., 2009 а, б). Наиболее чувствительным показателем, являющимся индикатором сточных вод, поступающим в море, оказалась перманганатная окисляемость в щелочной среде (Ковригина и др., 2005 а, б). Установлено влияние хозяйственных стоков пгт Курортное на распределение гидрохимических полей и состояние меропланктона прибрежной зоны Карадага, выявлена связь численности и жизнеспособности меропланктона с негативными изменениями условий его обитания (Ковригина и др., 2007).

На основе данных оптических наблюдений в рамках комплексного океанографического эксперимента, проведенного 22 – 23 мая 2007 г., показано, что практически вся исследуемая акватория у Карадагского заповедника загрязнена растворенным органическим веществом искусственного происхождения и растворенными нефтепродуктами, а также содержит высокую концентрацию общего взвешенного вещества (Ломакин и др., 2009 а, б).

Институтом коллоидной химии и химии воды НАНУ проведена комплексная оценка экологического состояния акватории Черного моря в районе Карадага: измерялись аэрозоли морской воды, осуществлялось ее биотестирование и определялся химический состав в определенных фиксированных местах. Показано, что водная экосистема испытывает антропогенное загрязнение токсическими веществами, что выражалось достоверной гибелью тест-организмов от 40 до 100 % в зависимости от места забора проб морской воды. По результатам биотестирования можно утверждать, что морская вода в акватории заповедника оказывает токсическое влияние на биоту. Токсичность воды колебалась от токсической до острой. Содержание общего органического углерода в морской воде в 4,2 раза выше уровня, который требуют нормативные документы. Таким образом, комплексная оценка экологического состояния акватории Карадагского природного заповедника показала загрязнение морской воды в связи с антропогенным влиянием (Гончарук и др., 2013).

Вблизи заповедной акватории выявлены три источника загрязнения (Ломакин и др., 2009 б): адвекция загрязненных вод в системе Основного черноморского течения из промышленных районов Восточного Крыма: сточные воды пгт Коктебель; коллектор сточных вод, расположенный вблизи Актинометрической бухты (пгт Курортное). Одной из особенностей распределения загрязняющих веществ у Карадагского заповедника является тот факт, что у дна и в промежуточном слое наблюдаются объемные линзы крайне мутных вод с характерными хлопьями белого и серого цвета, что в конечном итоге может способствовать формированию вторичных источников загрязнения.

Донные осадки береговой зоны больше других испытывают воздействие антропогенного фактора (Кирюхина, 1979), что проявляется в увеличении содержания хлороформэкстрагируемых веществ и аммония и снижении количества

видов и биомассы макрозообентоса (Миловидова, Кирюхина, 1989). Авторами делается вывод о том, что донные осадки у Карадага практически не загрязнены.

Изучение загрязненности донных отложений Карадагского заповедника токсичными металлами показало, что от реки Отузка до Кузьмичева камня содержание марганца, кобальта, хрома изменяется слабо. Отмечено высокое содержание кадмия в названных точках, где его почти вдвое больше, чем во всех остальных (Бердова, Харизоменов, 1988).

Изучение иловых выносов горных массивов Карадага и Эчкидага показало, что они состоят из высокодисперсных алюмосиликатов, кварца и кальцита с незначительным содержанием органических веществ в виде гуминовых кислот. В прибрежных илах для некоторых тяжелых металлов отмечены достаточно высокие концентрации, которые в ряде случаев приближаются к ПДК (Кадошников и др., 2007). Заиливание заповедной акватории изучали Смирнова, Глибина (2008).

Изучение содержания нефтепродуктов в гидробионтах района Карадага показало, что в них имеются ароматические углеводороды – арены, которые обладают наибольшей токсичностью, их максимумы отмечены в мидиях, султанке, ставриде (Миронов и др., 1991).

В 1979 г. Карадаг был выбран в качестве фоновой станции по содержанию тяжелых металлов в макрофитах. Количество тяжелых металлов в макрофитах заповедника можно использовать как фоновый уровень антропогенного загрязнения металлами всего Черного моря (Бурдин и др., 1982). Исследованиями, проведенными в акватории заповедника в 1979, 1980, 1981 и 1983 гг., было установлено, что достоверных тенденций к увеличению или уменьшению содержания металлов в водорослях-макрофитах за четыре года обнаружено не было (Крупина, 1988). В 1986 – 1987 гг. определяли содержание тяжелых металлов – марганца, цинка, меди и свинца в бурой водоросли цистозире, в 1987 – 1990 гг. – ртути в гидробионтах Карадага – цистозире, мидии, ставриде. Полученные данные не превышали ПДК (Молисмология... 1992). В 2001 г. были проведены работы по изучению содержания йода в морских водорослях Карадага, среди которых выявлены представители безбарьерного типа накопления йода среди зеленых, бурых и красных водорослей (Пименова и др., 2004). Д.К. Михаленок (1988), позже А.В. Кравцова (2014) изучали накопление тяжелых металлов цистозирой.

Радиоэкологический мониторинг осуществлялся на Карадаге на примере бурой водоросли цистозире и моллюска мидии на предмет содержания долгоживущего радионуклида стронция-90 (Молисмология... 1992).

Мониторинг полихлорбифенилов в гидробионтах начали проводить с 1981 г. (Поликарпов, Демина, 1984). В 1983 г. был расширен спектр изучаемых хлорорганических соединений за счет определения ДДТ, ГХЦГ, гептахлора. Обнаружено постоянное присутствие ПХБ в грунтах и мидиях и возрастание их содержания в гидробионтах (Поликарпов, Жерко, 1989, 1996). Средняя многолетняя (1981 – 1991) концентрация ПХБ в мидиях Карадага составила 176 нг/г (Жерко, 2004). Концентрация ПХБ в донных осадках – 100 нг/г и 12 нг/г в воде у Карадага (Жерко и др., 2002).

К негативным процессам вблизи Карадага следует отнести изменение береговой зоны. Так, в бухте Коктебель к 1966 г. в результате бесконтрольного вывоза пляжевого материала на хозяйственные и строительные нужды (объем которого составил около 1,5 млн. т), длившегося более 10 лет, на побережье бухты создалось аварийное положение, пляжи резко сократились. Для их сохранения было завезено и отсыпано в приурезовую зону 150 тыс. куб. м привозного ма-

териала, содержащего гальку и песок (Горячкин, 2010). Не исключено, что экологическая катастрофа Коктебеля сказывается на современном экологическом состоянии акватории Карадагского природного заповедника, способствуя сукцессиям бентосных сообществ прибрежной зоны.

Заключение

Подводя итоги, можно отметить, что деятельность Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского, а также Карадагского природного заповедника обеспечили преемственность в изучении природных объектов, позволили осуществить многоплановые исследования прибрежной акватории Черного моря у Юго-Восточных берегов Крыма, расширили знания по биоразнообразию и функционированию прибрежной экосистемы.

Результаты исследований, полученные на Карадаге, отражены не только в 18 выпусках «Трудов» Карадагской научной (впоследствии биологической) станции, но и вошли в ряд крупных монографических сводок и определителей. «Определитель мизид Черноморско-Азовского бассейна» проф. В.Л. Паули (1938) – директора Карадагской биологической станции, «Моногенеи рыб Черного моря» проф. Б.Е. Быховского (1957), «Очерки по истории отечественных гидробиологических исследований на Черном море» (1958) д.б.н. профессора К.А. Виноградова – директора Карадагской биологической станции, «Фитобентос Черного моря» д.б.н. А.А. Калугиной-Гутник, «Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей» (1975), «Рыбы Черного моря» д.б.н. Н.А. Световидова (1964), «Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей» Н.Г. Кустенко (1991), «Жизненные циклы диатомовых водорослей» А.М. Рощина (1994), «Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей» д.б.н. М.И. Киселевой (2004), «Определитель пелагических личинок многощетинковых червей (Polychaeta) Черного моря» д.б.н. проф. В.В. Муриной (2005), а также изданный в 70-х годах прошлого века трехтомный «Определитель фауны Черного и Азовского морей», в котором глава, посвященная полихетам, написана К.А. Виноградовым и Г.Ф. Лосовской, «Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)» (2003), «Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей» (2011). В 2007 – 2008 гг. был издан «Атлас моллюсков Карадага. Хитоны и брюхоногие» д.б.н. В.В. Анистратенко, О.Ю. Анистратенко, Н.С. Костенко.

На протяжении 100-летней истории неоднократно поднимался вопрос о возвращении Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского (Пузанов, 1965; Морозова, 2001; Клюкин, 2007). Поэтому «мы с благодарностью вспоминаем тех, кто ее построил, вдохнул в нее творческую жизнь, сохранил в тяжелые годы, стоял у истоков познания Карадага и радел за сохранение его природы, – Т.И. Вяземского, А.П. Павлова, А.Ф. Слудского. Их идеи и замыслы еще полностью не реализованы. Необходимо возродить Карадагскую научную станцию и ориентировать ее на решение комплексных проблем естествознания, экологических проблем, как это представлял себе скромный доктор, не пожалевший на реализацию идеи состояния, здоровья и жизни» (Клюкин, 2004). В опубликованных рукописных материалах «Мой разговор с моим отдаленным преемником на Карадаге», «Мои впечатления от Карадага через N-е число лет» (Слудский, 2004) на вопрос: «В чьем ведении, или точнее ведомстве находится сейчас Карадагская станция?» находим ответ: «Она принадлежит всему Русскому государству». Примечательно, что еще 50 лет назад И.И. Пузанов (1965) писал: «Карадагская станция должна быть восстановлена в качестве полноценной биологической

станции, которая необходима ученым всего Советского Союза». Такого же мнения придерживались А.М. Понизовский (1965), А.А. Клюкин (2004). Спустя 100 лет станции возвращено имя ее основателя. Распоряжением Правительства Российской Федерации от 7 сентября 2015 г. № 1743-р создано научное учреждение «Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН», которое, хочется надеяться, займет достойное место среди научных институтов страны.

Из приведенного обзора видно, какой огромный вклад в развитие отечественной гидробиологии был внесен работами исследователей, подробно изучавших район Карадага в разные периоды вековой истории Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского.

Литература

- Аблямтова-Виноградова З. Про хімічний склад безхребетних Чорного моря // Український біохімічний журнал. – 1948. – Т. XX. – № 1. – С. 90 – 93.
- Аблямтова-Виноградова З.А. «Линька» морского ерша // Природа. – 1949. – № 1.
- Александров А. Краткий очерк о поездке на Черное и Азовское моря // Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук. – 1914. – Т. 19. – С. 109 – 137.
- Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю., Костенко Н.С. Атлас моллюсков Карадага. Хитоны и Брюхоногие. – Симферополь: СОНАТ, 2007 – 2008. – 120 С.
- Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю., Костенко Н.С. Семь видов брюхоногих моллюсков новых в фауне Карадагского заповедника (Черное море) // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41. – № 6. – С. 491 – 504.
- Багнюкова Т.В. Новые данные по ихтиопланктону в районе Карадага (Черное море) // Тезисы докладов 5 Всесоюзной конференции по раннему онтогенезу рыб (Астрахань, 1 – 3 октября 1991 г.). – М. – 1991. – С. 158 – 159.
- Багнюкова Т.В. Ихтиопланктон акватории Карадагского природного заповедника (Черное море) // Заповідна справа в Україні. – 1995. – Т. 1. – С. 57 – 53.
- Багнюкова Т.В. Динамика репродуктивных характеристик и интенсивности нереста массовых видов черноморских рыб в районе Карадага. Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Севастополь. – 1996. – 24 С.
- Багнюкова Т.В. Состояние ихтиофауны акватории Карадага // Труды Карадагского филиала Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины. 1994 / Сб. научн. тр. – Севастополь. ЭКОСИ-Гидрофизика. – 1997. – С. 14 – 23.
- Багнюкова Т.В. Ихтиофауна // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. 1997: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика. – Карадаг. – 1998. – С. 57 – 65.
- Багнюкова Т.В., Овен Л.С. Характеристика нерестовой популяции, плодовитости и нереста султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov (Pisces, Mullidae) в Черном море у Карадага в 1989 – 1991 гг. / Ин-т биол. юж. Морей АН Украины. – Севастополь. – 1993. – 22 с. – Деп. в ВИНТИ 1993. – № 1052-В 93.
- Багнюкова Т.В., Бескаравайный М.М., Боков В.А., Будашкин Ю.И., Клюкин А.А., Костенко Н.С., Миронова Л.П. Научные исследования в Карадагском природном заповеднике // Труды Карадагского филиала Института биологии южных морей им. А.О.Ковалевского НАН Украины – 1994 / Сб. научн. тр. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 1997. – С. 200 – 224.
- Безвушко А.И. Видовой состав и сезонная динамика меропланктона района Карадагского природного заповедника (Черное море) // Экология моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 23 – 26.
- Бекман М.Ю. Фауна моллюсков Черного моря коло Карадага // Труды Карадагської біологічної станції. – 1940. – Вып. 6. – С. 5 – 22.
- Бекман М.Ю. К биологии морских Gastropoda – *Nassa reticulata v. pontica* Mont. и *Nassa (Cyclonassa) neritea* (L.) // Извѣтия АН СССР, сер. Биология. – 1941. – Вып. 3.
- Бекман М.Ю. Материалы для количественной характеристики донной фауны Черного моря у Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 50 – 67.

- Белкин Р.И. Карадагская биологическая станция // Успехи современной биологии. – 1940. – Т. XXII. – Вып. 1. – С. 160 – 171.
- Белофастова И.П. *Nematopsis legeri* De Beauchamp, 1910 (Eugregarinidae, Porosporidae) – паразит моллюсков Черного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 3 – 6.
- Бенько К.И. Сезонные колебания численности и биомассы зоопланктона в Черном море в районе Карадага в 1957 – 1959 гг. // Труды Карадагской биологической станции. – 1962. – Вып. 18. – С. 44 – 58.
- Бенько К.И., Шаповаленко А.И. Суточные миграции зоопланктона в зависимости от количественного распределения фитопланктона в районе Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1962. – Вып.18. – С. 59 – 70.
- Бердова С. Е., Харизоменов Д.А. Некоторые оценки загрязненности донных отложений Карадагского заповедника токсичными металлами // Вклад молодых ученых и специалистов в решение современных проблем океанологии и гидробиологии / Тезисы докладов III научно-технической конференции Крыма. – Севастополь. – 1988. – С. 63.
- Берсенева Г.П. Изменчивость гидробиологических параметров фитопланктона Черного моря в районе Судака и Кара-Дага // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа / Сб. науч. тр. НАН Украины, МГИ. – Севастополь. – 1999. – С. 186 – 194.
- Берсенева Г.П., Сеничева М.И. Биомасса фитопланктона и хлорофилла «а» в прибрежных и открытых районах Черного моря в летний период // Исследование шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна / Сб. науч. тр. НАНУ, МГИ. – Севастополь. – 1995. – С. 110 – 115.
- Бескаравайный М.М., Будашкин Ю.И., Загородников А.А., Клюкин А.А., Костенко Н.С., Котельников С. Н., Кузнецов М.Е., Миронова Л.П., Михаленок Д.К. Оценка эффективности действующих систем наблюдений за состоянием окружающей природной среды // Обновление создания Карадагской станции фонового экологического мониторинга. – Симферополь. – 1995. – С. 45 – 61.
- Болтачева Н.А., Ревков Н.К., Бондаренко Л.В., Макаров М.В., Копий В.Г., Тимофеев В.А., Мазлумян С. А. Макрозообентос акватории Карадагского природного заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Том XXV, 2008 год. – Симферополь: Н.Орианда, 2010. – С. 150 – 174.
- Бондарев И.П. Современное состояние популяций рапаны (*Rapana venosa*) в крымской части ареала // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 177 – 189.
- Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А., Гринцов В.А. Malacostraca рыхлых грунтов Карадагского природного заповедника // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 38 – 43.
- Борисенко А.М. Нерестовая миграция малой песчанки в Черном море // Природа. – 1936. – № 3. – С. 118.
- Борисенко А.М. До біології чорноморської султанки (*Mullus barbatus*) // Труды Карадагської біологічної станції. – 1940. – Вип. 6. – С. 23 – 40.
- Бошко Е.Г., Довгаль И.В. Сидячие инфузории // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 313 – 316.
- Будашкин Ю.И., Карпенко С.А., Костенко Н.С., Миронова Л.П. Экологическая ситуация в районе Карадагской станции фонового экологического мониторинга // Обоснование создания Карадагской станции фонового экологического мониторинга. – Симферополь. – 1995. – С. 37 – 44.
- Бурдин К.С., Крутина М.В., Савельева И.Б. Макроводоросли Черного моря как объекты для биогеохимического мониторинга тяжелых металлов // Человек и биосфера. – М.: МГУ. – 1982. – Вып. 7. – С. 139 – 149.
- Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их систематика и филогения. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 509 С.
- Валовая Н.А. Обзор работ по исследованию бентоса района Карадага за 25 лет (1973 – 1998) // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 154 – 157.

Виноградов А.К. Морской биолог профессор Константин Александрович Виноградов // Экология моря, 2003. – Вып. 63. – С. 7 – 11.

Виноградов А.К. Морской биолог Виноградов Константин Александрович. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – 105 с.

Виноградов К.А. *Magelona rosea* Moore. К фауне Polychaeta Черного моря // Труды Карадагской биологической станции МОИП. – 1930. – Вып. 3. – С. 39 – 40.

Виноградов К.А. Некоторые дополнения к фауне Polychaeta Черного моря // Труды Карадагской биологической станции МОИП. – 1931 а. – Вып. 4. – С. 5 – 21.

Виноградов К.А. Материалы по ихтиофауне района Карадагской биологической станции // Труды Карадагской биологической станции. – 1931 б. – Вып. 4. – С. 137 – 144.

Виноградов К.А. Карадагская биологическая станция Академии наук Украинской ССР // Природа. – 1947 а. – № 10. – С. 81 – 83.

Виноградов К.О. Короткий нарис складу і характеру фауни Чорного моря біля Карадага // Доповіді Академії наук УРСР. – 1947 б. – № 5. – С. 49 – 54.

Виноградов К.О. Список рыб Чорного моря, що зустрічаються в районі Карадагської біологічної станції // Доповіді Академії наук УРСР. – 1947 в. – № 5. – С. 57 – 61.

Виноградов К.О. Карадагська біологічна станція в системі Академії наук УРСР (1937 – 1947) // Вісник Академії наук УРСР. – 1947 г. – № 5. – С. 62 – 66.

Виноградов К.А. Атлантический элемент в фауне полихет Черного моря // Доклады АН СССР. – 1947 д. – Т. LXIII. – Вып. 7. – С. 1551 – 1554.

Виноградов К.О. Про строки нерестування, про личинки та про мальків рыб у Чорному морі біля Карадагу // Доповіді АН УРСР. – 1948 а. – Т. 1. – С. 18 – 24.

Виноградов К.О. Нові види кільчастих черв'їв (Polychaeta) у фауни Чорного моря // Доповіді Академії наук УРСР. – 1948 б. – № 1. – С. 27 – 31.

Виноградов К.А. Обзор работ Карадагской биологической станции по фауне и флоре Черного моря за 30 лет (1917 – 1947) // Успехи современной биологии. – 1948 в. – Т. XXVI. – Вып. 2 (5). – С. 773 – 788.

Виноградов К.А. К вопросу об использовании полихет в качестве корма рыбами // ДАН СССР. – 1948 г. – Т. LX. – № 7.

Виноградов К.А. Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции с замечаниями об их биологии и экологии // Труды Карадагской биологической станции. – 1949 а. – Вып. 7. – С. 76 – 106.

Виноградов К.А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1949 б. – Вып. 8. – С. 3 – 84.

Виноградов К.А. О возможности акклиматизации в Черном море новых объектов промысла // Зоологический журнал. – 1949 в. – Т. XXVIII. – Вып. 2. – С. 125 – 129.

Виноградов К.А. О тунцах (*Thunnus thynnus*) в Черном море // Известия Крымского отд. Географического общества СССР. – 1951. – Вып. 1. – С. 77 – 82.

Виноградов К.А. Карадагская биологическая станция им. Т.И. Вяземского Академии наук Украинской ССР // Очерки по истории отечественных гидробиологических исследований на Черном море. – Киев: Изд-во АН УССР. – С. 61 – 72.

Виноградов К.А. К истории гидробиологических исследований на Черном море за 60 лет Советской власти // Гидробиологический журнал. – 1977. – Т. XIII. – № 5. – С. 66 – 76.

Виноградов К.О. і Ткачева К.С. Про плодючість рыб Чорного моря (попереднє повідомлення) // Доповіді АН УРСР. – 1948. – № 2. – С. 18 – 22.

Виноградов К.А. и Ткачева К.С. О плодовитости прибрежных рыб Черного моря // ДАН СССР. – 1949. – Т. LXV. – № 3. – С. 381 – 384.

Виноградов К.А., Ткачева К.С. Материалы по плодовитости рыб Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1950. – Вып. 9. – С. 3 – 63.

Виноградова З.А. До питання про «линьку» морського йоржа *Scorpaena porcus* L. // Доповіді Академії наук УРСР. – 1947 а. – № 5. – С. 55 – 56.

Виноградова З.А. Матеріали до питання про вплив деяких вітамінів на ріст і розмноження безхребетних Чорного моря // Доповіді Академії наук УРСР. – 1947 б. – № 5. – С. 62 – 66.

Виноградова З.А. До питання про плодючість краба-плавунця *Portunus holsatus* Fabr. в Чорному морі // Доповіді АН УРСР. – 1948 в. – № 2. – С. 23 – 25.

Виноградова З.А. О плодовитости черноморских Gastropoda // Доклады АН СССР. Нов. серия – 1948 г. – Т. LX. – № 7. – С. 1293 – 1296.

- Виноградова З.А. Материалы по биологии моллюсков Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1950 а. – Вып. 9. – С. 10 – 59.
- Виноградова З.А. О плодовитости травяного краба *Carcinides (Carcinus) maenas* в Черном море // Труды Карадагской биологической станции. – 1950 б. – Вып. 9. – С. 95 – 99.
- Виноградова З.А. О явлении линьки у некоторых рыб Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1950 в. – Вып. 9. – С. 70 – 80.
- Виноградова З.А. Материалы о плодовитости десятиногих раков (Decapoda) Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1951. – Вып. 11. – С. 69 – 91.
- Виноградовы З.А. и К.А. Про знаходження ланцетника *Branchiostoma lanceolatum* Costa в Чорному морі біля Карадагу // Доповіді Академії наук УРСР. – 1948. – № 5. – С. 8 – 11.
- Власенко П.В. К фауне паразитических червей рыб Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1931. – Вып. 4. – С. 88 – 136.
- Вронский А.А., Емельянов В.А., Костенко Н.С. Гидробиологические исследования в Карадагском государственном заповеднике // Биология моря. – 1988. – № 1. – С. 68 – 71.
- Вронский А.А., Емельянов В.А., Костенко Н.С. Направления гидробиологических исследований в Карадагском госзаповеднике // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР/Тезисы докладов Всесоюзного совещания (17 – 21 апреля 1989 г., г. Борок, Ярославской области). – М. – 1989. – С. 9 – 11.
- Гаевская А.В. Трематоодофауна моллюсков прибрежных вод юго-восточного Крыма (Черное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского /Сборник научных трудов. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2015. – С. 607– 627.
- Гарбер Б.И. Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquae dulcis* Kraitsch (Copepoda Calanoida) // Труды Карадагской биологической станции. – 1951. – Вып. 11. – С. 3 – 55.
- Генералова В.Н. Водоросли Черного моря района Карадагской биологической станции // Труды Карадагской биологической станции. – 1950. – Вып. 10. – С. 106 – 147.
- Гетьман Т.П. Особенности распространения и распределения темного горбыля *Sciema umbra* в прибрежной акватории Крыма (Черное море) // Биоразнообразие и устойчивое развитие / Тезисы докладов II Международной научно-практической конференции (12 – 16 сентября 2012 г., Симферополь, Украина). – Симферополь. – 2012. – С. 163 – 166.
- Гладилина Е.В., Кукушкин О.В., Гольдин П.Е. Современное состояние китообразных в водах Карадагского природного заповедника // Карадаг – 2009 /Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 407 – 411.
- Гончарук В.В., Лапшин В.Б., Самсоны-Тодоров А.О., Коваленко В.Ф., Морозова А.Л., Зарицкий К.О., Сыроешкин А.В. Комплексная оценка токсичности морской воды в акватории Карадагского природного заповедника // Химия и технология воды. – 2013. – Т. 35. – № 3. – С. 229 – 239.
- Гордина А.Д., Багнокова Т.В. О нересте меч-рыбы *Xiphias gladius* L. в Черном море // Вопросы ихтиологии. – 1992. – Т. 32. – Вып. 4. – С. 166.
- Горячкин Ю.Н. Антропогенное воздействие на черноморские берега Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа / Сб. научных трудов. – Севастополь. – 2010. – Вып. 23. – С. 193 – 197.
- Гринцов В.А. Отряд Клешнеоносные ослики – Tanaidacea // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 387.
- Гринцов В.А. Отряд Равноногие раки – Isopoda // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 388 – 390.
- Гринцов В.А. Отряд Амфиподы, или разноногие раки (бокоплавы) // Карадаг. Гидробиологические исследования/Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 в. – С. 391 – 397.

Гринцов В.А. Класс Морские пауки – Pantopoda // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Симферополь: СОНАТ. – 2004 г. – С. 398.

Гринцов В.А. Асцидии. Аппендикулярии. Головохордовые // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь. – 2004 д. – С. 438 – 439.

Гринцов В.А. Биоразнообразие и экология бокоплавов побережья Карадага // Карадаг – 2009 / сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 361 – 365.

Гринцов В.А. Морфологические различия видов рода *Hyalie* (Amphipoda, Hyalidae) из Черного моря (побережье Крыма) // Вестник зоологии. – 2011. – Т. 45. – С. 447 – 455.

Гринцов В.А., Евстигнеева И.К., Загородняя Ю.А., Лисицкая Е.В., Мурина В.В., Сеичева М.И., Чекалова Н.И. Биоразнообразие планктона, сообществ обрастания и зоны заплеска района Карадага в 2002 – 2003 гг. // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XX. 2003 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 36 – 55.

Гринцов В.А., Мурина В.В., Евстигнеева И.К. Новые сведения о биоразнообразии сообщества обрастания твердых субстратов в прибрежной зоне Крыма // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск «Гідроекологія». – 2005. – № 4 (27). – С. 54 – 55.

Гринцов В.А., Мурина В.В., Евстигнеева И.К. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания скал Маяк и Золотые ворота в акватории Карадагского природного заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXI. 2004 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2006. – С. 51 – 64.

Гринцов В.А., Мурина В.В., Евстигнеева И.К., Макаров М.А. Сообщество обрастания на искусственном рифе в по с. Курортное (Карадаг) // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 152 – 165.

Гринцов В.А., Мурина В.В., Киселева Г.А., Безвушко А.И. Отряд десятиногие раки // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 378 – 383.

Гулин С. Б., Поликарпов И.Г., Гулин М.Б. Общая характеристика интерстициальной экологической системы верхней сублиторали Карадагского заповедника (Черное море). – 1986. – 21 С. – Деп. в ВИНТИ. – № 2150 – В.

Гулин М.Б., Тимофеев В.А. Оценка причин угнетения биотического потенциала мидии в зонально-поясном экотопе ракуши в акватории Карадага // Биоразнообразие и устойчивое развитие / Материалы III Международной научно-практической конференции (Симферополь, Крым, 15 – 19 сентября 2014 года). – Симферополь. – 2014. – С. 103 – 104.

Гулин М.Б., Тимофеев В.А., Чекалов В.П. Исследования донных ландшафтов акватории Карадагского природного заповедника с использованием дистанционно управляемой аппаратуры // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 401 – 406.

Данелия М.Е. Отряд Мизиды // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 384 – 385.

Дикий Е.О. Сукцессии донной растительности шельфу південно-східного Криму. Автореферат дисс...канд. біол. наук. – Київ, 2007. – 23 С.

Дикий Е.А., Заклецкий А.А. Донная растительность бухты Тихой (Юго-Восточный Крым) / Материалы научной конференции «Ломоносовские чтения» 2007 г. и междуна-

родной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2007» (Севастополь, 5 – 7 мая 2007 г.). – Севастополь. – 2007. – С. 86 – 87.

Дикий С.О., Костенко Н.С., Заклецький О.А., Марченко В.С. Еколого-фітоценотична характеристика та просторовий розподіл донної рослинності на шельфі південно-східного Криму // Екологічні проблеми Чорного моря / Міжнародна науково-практична конференція (31 травня – 1 червня 2007 р., Одеса): Збірник наукових статей. – Одеса: Інноваційноінформаційний центр «ІНВАЦ». – 2007. – С. 86 – 90.

Джеллилева П. Некоторые данные о химическом составе водорослей-макрофитов Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 101 – 110.

Дмитриева Е.В., Белофастова И.П., Корнийчук Ю.М., Пронькина Н.В., Полякова Т.А. Новые данные о паразитофауне рыб и беспозвоночных Карадагского природного комплекса // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXII. 2005 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2007. – С. 165 – 170.

Дмитриева Е.В., Белофастова И.П., Корнийчук Ю.М., Мачкевский В.К., Пронькина Н.В., Полякова Т.А. Гельминтофауна рыб Карадагского природного заповедника // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 150 – 157.

Добротина Г.А. Тип Мшанки // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 336 – 338.

Долгопольская М. Дополнение к фауне ракообразных Черного моря // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – Государственное издательство Крым. АССР. – 1938. – Вып. 2. – С. 134 – 153.

Долгопольская М.О. Зоопланктон Черного моря в районе Карадагу // Труды Карадагской биологической станции. – 1940. – Вып. 6. – С. 57 – 111.

Долгопольская М.А., Паули В.Л. // Foraminifera Черного моря района Карадагской биологической станции // Труды Карадагской биологической станции МОИП. – 1931. – Вып. 4. – С. 23 – 48.

Дубовский Н.В. Материалы к познанию фауны Ostracoda Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1939. – Вып. 5. – С. 3 – 68.

Дубровский Н.А. Дельфины и люди // Карадаг. 90 лет Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского и 25 лет Карадагскому природному заповеднику / Материалы юбилейной сессии научно-технического совета, 2004 год. – Симферополь: СОНАТ. – 2006. – С. 65 – 87.

Евстигнеева И.К. Количественное распределение лауренций в различных районах Черного моря // Экология моря. – Киев: Наукова думка. – 1989. – Вып. 32. – С. 53 – 59.

Евстигнеева И.К. Эколого-фитоценотическая характеристика и запасы донной растительности бухты Планерская (Черное море) // Альгология. – 2001. – Т.11. – № 4. – С. 423 – 429.

Евстигнеева И.К., Гринцов В.А., Танковская И.Н. Структура и динамика перифитона искусственного рифа (Карадаг) // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 351 – 360.

Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Макроводоросли твердых субстратов прибрежья Феодосийского залива: эколого-таксономическое разнообразие, фитомасса, пространственная динамика // Биоразнообразие и устойчивое развитие / Материалы III Международной научно-практической конференции (г. Симферополь, Крым, 15 – 19 сентября 2014 года. – Симферополь. – 2014. – С. 120 – 121.

Емельяненко П.Г. К вопросу о распределении флоры и фауны у крымских берегов в Черном море. – Киев: Киевское общество любителей природы. – 1911. – 30С.

Жерко Н.В. Экологический мониторинг загрязнения Карадагского заповедника полихлорбифенилами и пестицидами // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 28 – 30.

Жерко Н.В., Малахова Л.В., Бочко О.Ю. Сравнительная оценка степени загрязнения мидии, донных осадков акватории карадагских и севастопольских бухт хлорорганическими соединениями // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 81 – 84.

Загородняя Ю.А. Планктонные инфузории // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 311 – 312.

Загородняя Ю.А. Класс Форонида – Phoronidea // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 361.

Загородняя Ю.А. Тип Sarcostomata // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 в. – С. 321.

Загородняя Ю.А. Тип Иглокожие // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 г. – С. 436.

Загородняя Ю.А. Тип Щетинкочелюстные // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 д. – С. 437.

Загородняя Ю.А. Исследования зоопланктона в акватории КаПриЗ // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXII. 2005 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2007. – С. 161.

Загородняя Ю.А., Морякова В.К. Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 257 – 269.

Загородняя Ю.А., Мурина В.В. Зоопланктон Карадагского заповедника // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской научной станции. – Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 143 – 153.

Загородняя Ю.А., Мурина В.В. Приложение. Список видов зоопланктона акваторий Крымского полуострова (1980 – 2000 гг.) // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика. – 2003. – С. 117 – 120.

Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / ред. В.Н.Еремеев, А.В.Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2003. – С. 49 – 83.

Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. Видовое разнообразие и сезонная динамика зоопланктона в прибрежной акватории Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 104 – 120.

Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. Тип Гребневики // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 в. – С. 328.

Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. Подкласс Листоногие // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 в. – С. 362 – 363.

Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. Подкласс Веслоногие // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 г. – С. 364 – 367.

Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Черного моря. – Киев: Наукова думка. – 1990. – 208 С.

Заклецький А.А., Костенко Н.С., Дикий Е.А. Фитобентос морских акваторий природно-заповедного фонда и рекреационных зон Юго-Восточного Крыма // *Екологія міст та рекреаційних зон / Всеукраїнська науково-практична конференція (3 – 4 червня 2010 р., Одеса): Тези докладів та виступів.* – Одеса: Інноваційно-інформаційний центр «ІНВАЦ». – 2010. – С. 125 – 128.

Занин А.В. Морские млекопитающие // *Карадаг. Гидробиологические исследования/Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я.* – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 466 – 467.

Згуровская Л.Н. Видовой состав и распределение планктонных водорослей в донных илах Черного моря // *Океанология.* – 1978. – Т. 18. – Вып. 4. – С. 716 – 721.

Згуровская Л.Н. Сравнение таксономического состава диатомовых водорослей в планктоне и в донных осадках у берегов Карадага // *Океанология.* – 1979. – Т. 9. – Вып. 6. – С. 1087 – 1093.

Кадошников В.М., Красильщикова О.А., Губина В.Г., Писанская И.Р., Федоренко Ю.Г., Лебедев С. Ю., Смирнова Ю.Д., Гущина Е.Г. Иловые выносы горных массивов Карадаг и Эчкидаг // *Екологічна безпека: проблеми і шляхи вирішення / III Міжнародна науково-практична конференція (10 – 14 вересня 2007 р., м.Алушта, АР Крим, Україна) / Збірник наукових статей у двох томах. Том 1.* – Харків. – 2007. – С. 394 – 398.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наукова думка. – 1975. – 248 С.

Калугина-Гутник А.А. Водоросли-макрофиты // *Флора и фауна заповедников СССР. Водоросли, грибы, мохообразные Карадагского заповедника.* – М. – 1992. – С. 19 – 35.

Калугина-Гутник А.А. Донная растительность района Карадага Черного моря и ее изменения за последние 20 лет // *Биология моря.* – Киев. – 1976. – Вып. 36. – С. 3 – 17.

Калугина-Гутник А.А. Изменение донной растительности района Карадага за период 1970 – 1980 гг. // *Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Черного моря.* – Краснодар: Кубанский госуниверситет. – 1984. – С. 85 – 96.

Калугина-Гутник А.А., Костенко Н.С. Донная растительность Феодосийского залива // *Экология моря.* – 1981. – Вып. 7. – С. 10 – 25.

Канивец С. В., Животенко Л.Ф., Костенко Н.С. Сезонная динамика структуры донных фитоценозов в районе Карадага в 1985 – 1986 гг. // *Экологические аспекты охраны природы Крыма/Сборник научных статей.* – Киев: УМК ВО. – 1991. – С. 97 – 102.

Караваницева Н.В. Половая структура мидий *Mytilus galloprovincialis* (Lam.), обитающих у берегов Крыма // *Экология моря.* – 2009. – Вып. 77. – С. 57 – 61.

Карадаг-2009: Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2009. – 572 С.

Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – 500 С.

Кирюхина Л.Н. Накопление углеводов в донных осадках береговой зоны Черного моря // *Биология моря.* – Киев: Наукова думка. – 1979. – Вып. 50. – С. 24 – 28.

Киселева М.И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев: Наукова думка. – 1981. – 165 С.

Киселева М.И. Фауна многощетинковых червей прибрежной зоны Карадагского заповедника. – Севастополь. – 1985. – 19 С. : Рукопись деп. в ВИНТИ, № 2164 – 85 Деп.

Киселева М.И. Сравнительная характеристика бентоса рыхлых грунтов района Карадага // *Многолетние изменения зообентоса Черного моря.* – Киев: Наукова думка. – 1992. – С. 70 – 83.

Киселева Г.А., Борисенко Т.А., Гаголкина А.В. Структура зарослевых сообществ цистозиры Карадагского побережья // *Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана / Сборник научных трудов.* – 2005. – Вып. 15. – С. 117 – 126.

Киселева Г.А., Борисенко А.В., Гаголкина А.В. Беспозвоночные в зарослях цистозиры на глубинах 0,5 – 12 м (материалы 2003 – 2004 гг.) // *Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXI. 2004 г.* – Симферополь: СОНАТ. – 2006 а. – С. 155 – 166.

Киселева М.И., Валовая Н.А., Новоселов С. Ю. Видовой состав и количественное развитие бентоса в биотопе песка района Карадагского заповедника // Экология моря. – 1984. – Вып. 17. – С. 70 – 75.

Киселева Г.А., Гаголкина А.В. Макрозообентос зарослей водорослей прибрежной зоны Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 141 – 151.

Киселева Г.А., Гаголкина А.В., Борисенко Т.А. Структурно-функциональное биоразнообразие зообентоса зарослей цистозеры Карадагского побережья // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь: ТНУ. – 2006 б. – Вып. 16. – С. 73 – 77.

Киселева Г.А., Гаджиева В.В., Кулик А.С. Макрозообентос зарослей водорослей прибрежной зоны Карадагского природного заповедника в 2001 – 2002 гг. // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXI. 2004 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2006 в. – С. 143 – 154.

Киселева Г.А., Дикий Е.А. Состояние зооценозов в ассоциациях водорослей Карадагского заповедника // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь: ТНУ. – 2008. – Вып. 18. – С. 17 – 21

Киселева Г.А., Дикий Е.А., Заклецкий А.А. Беспозвоночные в зарослях водорослей Карадагского природного заповедника // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 366 – 375.

Киселева Г.А., Дикий Е.А., Заклецкий А.А., Куликова О.А. Макрозообентос в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXV. 2008 г. – Симферополь. – 2010 а. – С. 174 – 180.

Киселева Г.А., Загородняя Ю.А., Костенко Н.С. Тип кишечнополостные // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 324 – 327.

Киселева Г.А., Зыгарь А.А., Колова К.А., Молчанова Ю.А. Современное состояние макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе / Материалы VI Международной научно-практической конференции (Симферополь, 20 – 22 октября 2011 г.). – Симферополь, 2011. – С. 292 – 297.

Киселева Г.А., Колова К.А., Молчанова Ю.В. Полихеты в ассоциациях водорослей акватории Карадага // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010 б. – Вып. 3 (22). – С. 42 – 49.

Киселева Г.А., Костенко Н.С. Тип Губки // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 322 – 323.

Киселева Г.А., Костенко Н.С., Дикий Е.А., Ширинская С.Э. Фаунистическое и флористическое разнообразие бентосных форм в акватории прибрежно-аквального комплекса пгт Новый Свет (Юго-восточное побережье Крыма) // Биоразнообразие и устойчивое развитие / Материалы III международной научно-практической конференции (Симферополь, Крым, 15 – 19 сентября 2014 г.). – Симферополь. – 2014. – С. 141 – 143.

Киселева Г.А., Кулик А.С., Гаджиева В.В. Зооценоз цистозеры района Карадагского заповедника // Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях / Тезисы докладов 2 Международной научно-практической конференции (12–16 сентября). – Симферополь. – 2002. – С. 94 – 96.

Клюкин А.А. Исследователь Карадага. К 120-летию А.Ф. Слудского // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 28 – 37.

Клюкин А.А., Костенко Н.С. Воздействие экстремальных штормов на рельеф и прибрежные сообщества эпибентоса Крыма // Гидробиологические исследования в заповедниках. – Вып. 8. – М. – 1996. – С. 140 – 150.

Ключарьев К.В. До питання про розмноження та розвиток деяких веслоногих раків (Сорерода) Чорного моря // Доповіді АН УРСР. – 1948. – № 1. – С. 32 – 37.

Ключарев К.В. Матеріали для кількісної характеристики зоопланктону Чорного моря у Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 78 – 95.

Ковалева А.А. Паразитофауна рыб семейства Atherinidae в Черном море в районе Карадага // Пробл. Паразитологии: Тр. 4 науч. Конф. Паразитологов Украины. – Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – С. 447 – 448.

Ковалева А.А. Паразитофауна черноморских рыб сем. Atherinidae, обитающих в районе Карадага // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев: Наукова думка. – 1966. – С. 32 – 38.

Ковалева М.А. Макрозообентос скал Карадага (Черное море) // Биоразнообразие и устойчивое развитие: Тезисы докладов 2-й Международной научно-практической конференции (12 – 16 сентября 2012 г., Симферополь, Украина). – Симферополь, 2012. – С. 186 – 189.

Ковалева М.А., Болтачева Н.А., Костенко Н.С. Многолетняя динамика состояния поселений Mutilidae на скалах Карадага (Черное море) // Морской экологический журнал. – 2012. – Т.11. – № 2. – С. 39 – 44.

Ковалева М.А., Болтачева Н.А., Макаров М.В., Бондаренко Л.В. Обрастания естественных твердых субстратов (скал) акватории Карадагского природного заповедника // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – Симферополь. – 2014. – Вып. 10 (29). – С. 77 – 81.

Ковригина Н.П., Бобко Н.И., Губанов В.И. Особенности распределения гидрохимических показателей на акватории Карадагского заповедника осенью 2004 года // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск «Гідроекологія». – 2005 а. – № 4(27). – С. 117 – 118.

Ковригина Н.П., Бобко Н.И., Смирнова Ю.Д. Современное состояние загрязненности морской акватории Карадагского заповедника // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск «Гідроекологія». – 2005 б. – № 4 (27). – С. 119 – 120.

Ковригина Н.П., Павлова Е.В., Лисицкая Е.В., Мурина В.В., Смирнова Ю.Д. Гидрохимическая характеристика и меропланктон прибрежных вод Карадага (2004 г.) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь. – 2007. – Вып. 15. – С. 139 – 151.

Ковригина Н.П., Трощенко О.А., Щуров С. В. Особенности пространственного распределения гидролого-гидрохимических показателей прибрежной акватории Карадага в современный период (2005 – 2006 гг.) // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины / ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009 а. – С. 446 – 461.

Ковригина Н.П., Трощенко О.А., Щуров С. В., Бобко Н.И., Родионова Н.Ю. Гидролого-гидрохимические исследования акватории Карадагского природного заповедника в весенне-летний период 2007 г. // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXIV. 2007 г. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2009 б. – С. 37 – 47.

Колесникова Е.А., Чепурнов А.В. Отряд гарпактициды – Harpacticoida // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 368 – 372.

Колова К.А., Молчанова Ю.В., Киселева Г.А. Динамика видового богатства макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // Морской экологический журнал. Отдельный выпуск. – 2011. – № 2. – С. 37 – 42.

Конгіссер Р.А. Матеріали до вивчення деяких водоростей Чорного моря // Труды Карадагської біологічної станції. – 1940. – Вип. 6. – С. 113 – 124.

Кондратьева Т.П., Дикий Е.А., Глибина Н.А., Кондратьева Е.Н., Марченко В.С., Смирнова Ю.Д. Состояние мидийных поселений в 2002 г. на скале Золотые ворота // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. 2002 г. Т. XIX. – Симферополь: СОНАТ. – 2005. – С. 104 – 108.

Копий В.Г., Бондаренко Л.В. Бентос биотопа песка зоны заплеска Карадага // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском

регионе / Материалы V Международной научно-практической конференции (Симферополь, 22 – 23 октября 2009 г.). – Симферополь. – 2009. – С. 294 – 298.

Копий В.Г., Бондаренко Л.В. Макрозообентос зоны псевдолииторали юго-восточного и юго-западного побережья Крыма // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе / Материалы VII Международной научно-практической конференции (Симферополь, 24 – 26 октября 2013 г.). – Симферополь. – 2013. – С. 342 – 347.

Костенко Н.С. Фитобентос Феодосийского залива // III Всесоюзное совещание по морской альгологии-макрофитобентосу / Тезисы докладов (Севастополь, октябрь 1979 г.) – Киев: Наукова думка. – 1979. – С. 77 – 78.

Костенко Н.С. Синэкологические ряды фитоценозов сублиторали Золотых ворот Карадага (Черное море) // Биология шельфовых зон Мирового океана. Ч.1./Тезисы докладов Второй Всесоюзной конференции по морской биологии (Владивосток, сентябрь 1982). – Владивосток. – 1982. – С. 33 – 34.

Костенко Н.С. Синузильность прибрежных фитоценозов района Карадага // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма / Тезисы научно-практической конференции, посвященной 200-летию города-героя Севастополя. – Севастополь. – 1983. – С. 62 – 64.

Костенко Н.С. Изучение миграции рапаны в Карадагском заповеднике (Черное море) // IV Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным / Тезисы докладов (Севастополь, апрель 1986 г.). Ч.2. – М. – 1986. – С. 238 – 240.

Костенко Н.С. Сравнительная характеристика фитобентоса Феодосийского залива в 1974 и 1985 гг. // Проблемы современной биологии / Труды 18 научной конференции молодых ученых биологического факультета МГУ, Москва, 20 – 24 апреля 1987 г. – М.: МГУ. – 1987. – Ч.1. – С. 3 – 17. – Деп. в ВИНТИ 14.09.87 № 6652 – В 87.

Костенко Н.С. Сезонные и многолетние изменения структуры популяций зеленой водоросли *Ulva rigida* Ag. в Черном море // Экология популяций. Часть 1 / Тезисы докладов Всесоюзного совещания (4 – 6 октября 1988 г., Новосибирск). – М. – 1988 а. – С. 179 – 182.

Костенко Н.С. Фитобентос юго-восточного берега Крыма // Проблемы комплексной застройки южного берега Крыма / Материалы конференции. Том II. – Симферополь. – 1988 б. – С. 83 – 85.

Костенко Н.С. Картирование фитобентоса акватории Карадагского государственного заповедника АН УССР (Черное море) // Ботанический журнал. – 1988 в. – Т. 73. – № 11. – С. 1590 – 1596.

Костенко Н.С. Изменение структуры донной растительности Феодосийского залива с 70-х по 80-е годы // III Всесоюзная конференция по морской биологии (Севастополь, 18 – 20 октября 1988 г.) / Тезисы докладов. Ч.1. – Киев. – 1988 г. – С. 181 – 182.

Костенко Н.С. Основные направления исследований фитобентоса в Карадагском госзаповеднике // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР / Тезисы докладов Всесоюзного совещания (17 – 21 апреля 1989 г., г.Борок, Ярославской области). – М. – 1989 а. – С. 147 – 148.

Костенко Н.С. Фитобентос // Природа Карадага. – Киев: Наукова думка. – 1989 б. – С. 163 – 176.

Костенко Н.С. Рыбы // Карадагский государственный заповедник АН УССР. Летопись природы, 1987. Т.IV. Книга 2-я. – Симферополь: Редотдел Крымского облполиграфиздата. – 1990 а. – С. 58 – 62.

Костенко Н.С. Антропогенные изменения структуры цистозировых фитоценозов Карадагского заповедника // Математическое моделирование популяций растений и фитоценозов / Тезисы докладов всесоюзного совещания. – М. – 1990 б. – С. 64 – 65.

Костенко Н.С. Сезонная и многолетняя динамика фитобентоса восточной части Крымского побережья Черного моря. Автореферат дисс... канд. биол. наук. – Севастополь. – 1990 в. – 24 С.

Костенко Н.С. Антропогенные изменения донной растительности Карадагского заповедника // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – М.: Высшая школа. – 1990. – № 9 (321). – С. 101 – 110.

Костенко Н.С. Рыбы // Карадагский государственный заповедник. Летопись природы. 1988. Т. V. – Симферополь: Редотдел Крымского комитета по печати. – 1992. – С. 70 – 74.

Костенко Н.С. Экологическое состояние акватории Карадагского заповедника // Заповідна справа в Україні. – 1995. – Т.1. – С. 72 – 79.

Костенко Н.С. Акваториальные природные объекты // Курорт Коктебель / Под ред. А.А. Вронского. – Киев: Наукова думка, 1997. – С. 63 – 68.

Костенко Н.С. Макрофитобентос // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. 1997 / НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика. – Карадаг. – 1998 а. – С. 9 – 12.

Костенко Н.С. Многолетние антропогенные изменения макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающей акватории // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других природных заповедных территорий Украины, их изучение и охрана / Материалы научно-практической конференции, посвященной 75-летию Крымского природного заповедника. – Алушта. – 1998 б. – С. 51 – 53.

Костенко Н.С. Природные и антропогенные изменения донной растительности района Карадага за последние 25 лет // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття / Матеріали конференції, присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника (Канів, 8 – 10 вересня 1998 р.) – Канів. – 1998 в. – С. 70 – 71.

Костенко Н.С. Макрофитобентос // Юго-Восточный Крым: Лисья бухта-Эчкидаг / Справ. Издание: Экологическое общество «Галантус» / Под ред. А.А. Вронского и Л.П. Мироновой. – Севастополь, 1999. – С. 54 – 56; С. 113 – 115.

Костенко Н.С. 20 лет Карадагскому природному заповеднику // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ. – 2001а. – С. 11 – 36.

Костенко Н.С. Изучение фитобентоса Карадагского природного заповедника // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской научной станции. – Симферополь: СОНАТ. – 2001б. – С. 135 – 142.

Костенко Н.С. 30-летние изменения структуры фитоценозов особо охраняемых видов макрофитобентоса в Карадагском природном заповеднике // Матеріали XI з'їзду Українського ботанічного товариства (Харків, 25 – 27 вересня 2001 р.) – Харків. – 2001в. – С. 188.

Костенко Н.С. Состояние макрофитобентоса на скале Золотые ворота // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XV. 1998 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2001 г. – С. 24 – 36.

Костенко Н.С. Макрофитобентос // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XVI. 1999 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2001 д. – С. 17 – 20.

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.

Костенко Н.С. Макрофитобентос // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XVII. 2000 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2003. – С. 25 – 28.

Костенко Н.С. К.А. Виноградов и Карадагская биологическая станция // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 38 – 43.

Костенко Н.С. Синие-зеленые водоросли // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 232 – 234.

Костенко Н.С. Отряд Кумовые // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 386.

Костенко Н.С. Подкласс Остракода, или ракушковые раки // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадаг-

ской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 в. – С. 373 – 375.

Костенко Н.С. Тип Немертины // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 г. – С. 329.

Костенко Н.С. 100-летие гидробиологических исследований на Карадаге: итоги и перспективы // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе / Материалы VI Международной научно-практической конференции (Симферополь, 20 – 22 октября 2011 г.). – Симферополь. – 2011. – С. 63 – 68.

Костенко Н.С., Алексеев А.Н. К 100-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 35-летию Карадагского природного заповедника // Биоразнообразие и устойчивое развитие / Материалы III Международной научно-практической конференции (г. Симферополь, Крым, 15 – 19 сентября 2014 г.). – Симферополь. – 2014. – С. 169 – 170.

Костенко Н.С., Алексеева С. П., Болтачева Н.А. Состояние популяции рапаны в Феодосийском заливе // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2011. – С. 172 – 177.

Костенко Н.С., Алексеева С. П., Гагаринова М.А. Многолетние изменения фауны моллюсков района Феодосии // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований / Материалы Международной научной конференции, 24 – 27 июля 2006 года. – Херсон. – 2006. – С. 89 – 94.

Костенко Н.С., Алексеева С. П., Гагаринова М.А. О нахождении гигантской устрицы *Crassostrea gigas* Thunberg у берегов юго-восточного Крыма (Черное море) // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXII. 2005 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2007. – С. 170 – 174.

Костенко Н.С., Валовая Н.А., Луканин В.В., Федяков В.В. Особенности размерной структуры мидиевых поселений в заповедниках Черного и Белого морей // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР / Тезисы докладов Всесоюзного совещания (17 – 21 апреля 1989 г., Борок, Ярославской области). – М. – 1989. – С. 93 – 95.

Костенко Н.С., Гринев В.В. Современное состояние биологического разнообразия альгофлоры Карадагского природного заповедника НАН Украины // Актуальные проблемы современной альгологии / Материалы III Международной конференции (Харьков, 20 – 23 апреля 2005 г.). – Харьков. – 2005. – С. 76.

Костенко Н.С., Гринцов В.А., Мурина В.В., Евстигнеева И.К. Биоразнообразие и структура сообществ акватории Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование / Материалы III научной конференции (22 апреля 2005 года, Симферополь, Крым). Часть II. Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. – Симферополь. – 2005. – С. 207 – 212.

Костенко Н.С., Дикий Е.А. Изменение донной растительности акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины за период 1970 – 2002 гг. // Екологічні проблеми Чорного моря: Матеріали до 4-го Міжнародного Симпозіуму, 31 жовтня – 1 листопада 2002 р., Одеса. – Одеса: ОЦНТЕІ. – 2002. – С. 103 – 108.

Костенко Н.С., Дикий Е.О. Деякі тенденції сукцесій макрофітобентосу району Карадага // Наукові записки НаУКМА, серія «Біологія та екологія». – 2003. – Т. 22. – Ч. III. – С. 429 – 432.

Костенко Н.С., Дикий Е.А. Макрофітобентос // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XIX. 2002 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 36 – 42.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Алексеева С. П. Фитобентос юго-восточной части крымского побережья Черного моря // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 66 – 84.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецкий А.А. Картирование донной растительности // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XX. 2003 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 56 – 60.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А. Картографический мониторинг донной растительности акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины (Крым) // *Екологічні проблеми Чорного моря: Матеріали 6-го Міжнародного симпозіуму (11 – 12 листопада 2004 р., Одеса).* – Одеса: ОЦНТЕІ. – 2004 б. – С. 248 – 252.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А. Итоги 35-летнего изучения динамики фитобентоса Карадагского природного заповедника НАН Украины // *Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка: Наукові записки. Серія «Біологія». Спеціальний випуск «Гідроєкологія».* – 2005. – № 4(27). – С. 123 – 124.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А. Просторовий розподіл та зміни донної рослинності Карадазького природного заповідника // *Український ботанічний журнал.* – 2006 а. – Т.63. – № 2. – С. 243 – 251.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А. Сучасний стан макрофітобентосу шельфових зон Чорного моря (Південно-Східний Крим) // *Гидробиологический журнал.* – 2006 б. – Т.42. – № 2. – С. 48 – 54.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А. Сукцессии цистозировых фитоценозов акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины // *Проблемы биологической океанографии XXI века/Международная научная конференция, посвященная 135-летию Института биологии южных морей (ИнБЮМ) (19 – 21 сентября 2006 г., г. Севастополь, Украина): тезисы докладов.* – Севастополь. – 2006 в. – С. 150.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А. Сукцессии донной растительности в бухтах Коктебельская и Провато (Юго-Восточный Крым) // *Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана / Тематический сборник научных трудов.* – 2007. – Вып. 17. – С. 41 – 46.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А. Еколого-фітоценогічна характеристика донної рослинності перспективного об'єкта природно-заповідного фонду – півострова Меганом (Крим, Чорне море) // *Заповідна справа в Україні.* – 2008 а. – Т.14. – Вип. 1. – С. 37 – 40.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А. Тенденции многолетних изменений фитоценозов «цистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Черное море) // *Морской экологический журнал.* – 2008 б. – Т. 8. – № 3. – С. 25 – 36.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А., Марченко В.С. Многолетние изменения в сообществах макрофитобентоса района Карадага (Крым, Черное море) // *Морской экологический журнал. Отдельный выпуск.* – 2005 а. – № 1. – С. 48 – 60.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А., Марченко В.С. Сукцесійні зміни донної рослинності скельних субстратів акваторії Карадазького природного заповідника НАН України (Крим, Чорне море) // *Наукові записки На УКМА, серія «Біологія та екологія».* – 2005 б. – Т.43. – С. 83 – 89.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А., Марченко В.С. Багатолітня динаміка структури фітоценозів на скелі Золоті ворота (Крим, Карадаг) // *Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация / Материалы II Международной конференции студентов, аспирантов, молодых ученых, посвященной 140-летию Одесского национального университета им. Мечникова (Одесса, 28 марта – 1 апреля 2005 г.).* – Одесса. – 2005 в. – С. 40.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А., Марченко В.С. Донная растительность Феодосийского залива и ее изменения с 1985 по 2005 г. // *Экосистемы Крыма: оптимизация и охрана / Сборник научных трудов.* – Симферополь: ТНУ – 2006 а. – Вып. 16. – С. 169 – 179.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А., Марченко В.С. Донная растительность района Меганом // *Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований / Материалы Международной научной конференции, 24 – 27 июля 2006 года.* – Херсон. – 2006 б. – С. 95 – 98.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А., Марченко В.С. Аквально-комплекс бухты Лісьей та півострова Меганом – перспективні об'єкти природно-заповідного фонду // *Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона / Материалы II международной конференции (Керчь, 26 – 27 июня 2006 г.).* – Керчь: ЮГНИРО. – 2006 в. – С. 25 – 29.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А., Марченко В.С. Воздействие экстремальных штормов на прибрежную донную растительность Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины // *Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского*

природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 327 – 343.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецкий А.А., Марченко В.С., Даниленко А.В., Павловская М.А., Мотыка Р.Н. Состояние донной растительности, рельефа дна и грунтов Карадагского природного заповедника после воздействия экстремального шторма 2007 г. // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXV. 2008 г. – Симферополь: Н.Орианда. – 2010. – С. 130 – 144.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Марченко В.С., Заклецкий А.А. Изучение многолетней динамики донной растительности Карадагского природного заповедника НАН Украины // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Материалы III научной конференции (22 апреля 2005 года, Симферополь, Крым). Ч.1. География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. – Симферополь: КРА «Экология и мир». – 2005. – С. 198 – 204.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Марченко В.С., Заклецкий А.А. Донная растительность акватории Карадагского природного заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXIII. 2006 г. – Симферополь: Н.Орианда. – 2008. – С. 207 – 219.

Костенко Н.С., Евстигнеева И.К., Дикий Е.А. Водоросли-макрофиты // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 275 – 307.

Костенко Н.С., Евстигнеева И.К., Дикий Е.А., Заклецкий А.А., Мотыка Р.Н., Павловская М.А., Даниленко А.В. Донная растительность гидрологических памятников природы «Прибрежный аквальный комплекс у горного массива Караул-Оба» и «Прибрежный аквальный комплекс между пгт Новый Свет и г. Судак» // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе / Материалы V Международной научно-практической конференции (Симферополь, 22 – 23 октября 2009 г.) – Симферополь. – 2009. – С. 181 – 185.

Костенко Н.С., Знаменская Л.В. Экстремальный шторм 11 ноября 2007 г. // Карадагский природный заповедник. Летопись природы Т. XXIV. 2007 г. – Симферополь: Н.Орианда. – 2009. – С. 33 – 36.

Костенко Н.С., Канивец С. В. Сезонная и годовая динамика структуры ценопопуляций *Ulva rigida* Ag. и *Enteromorpha linza* L. в районе Карадагского заповедника // Популяционные исследования растений в заповедниках. – М.: Наука. – 1989. – С. 160 – 170.

Костенко Н.С., Кондратьев А.Ф. Геоботаническое картирование прибрежной части Карадагского заповедника // Актуальные проблемы современной альгологии / Тезисы докладов I Всесоюзной конференции (Черкассы, 23 – 25 сентября 1987 г.). – Киев: Наукова думка. – 1987. – С. 115 – 116.

Костенко Н.С., Кондрашов М.В. Особенности восстановительной сукцессии эпилентоса акватории Карадагского природного заповедника после воздействия экстремальных штормов // Актуальные вопросы развития инновационной деятельности в государствах с переходной экономикой / Материалы Международной научно-практической конференции к 80-летию Национальной академии наук Украины. – Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 70 – 71.

Костенко Н.С., Михаленок Д.К., Клюкин А.А. Изучение процессов взаимодействия моря и суши в Юго-Восточном Крыму // Підсумки 70-річної діяльності Канівського заповідника та перспективи розвитку заповідної справи в Україні / Матеріали конференції (вересень 1993 р., м.Канів). – Канів. – 1993. – С. 132 – 134.

Костенко Н.С., Шаганов В.В. Рыбы // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 440 – 453.

Костенко Н.С., Ярыш В.Л. О находке редкого вида рыб петропсаро (*Labrus viridis* Linnaeus, 1758) у берегов Феодосии // Морской экологический журнал. Отдельный выпуск. – 2005. – № 1. – С. 38.

Корнийчук Ю.М. Фауна паразитов креветок в Черном и Азовском морях // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 44 – 47.

Корнийчук Ю.М., Белофастова И.П., Дмитриева Н.В., Пронькина Н.В., Полякова Т.А. Паразитофауна рыб и беспозвоночных Карадага // Карадагский природный заповедник

НАН Украины. Летопись природы. 2006 г. Т. XXIII. – Симферополь: Н.Орианда. – 2008. – С. 220 – 227.

Кошевой В.В. Наблюдения за фитопланктоном Черного моря у берегов Карадага // Бюллетень океанографической комиссии. – 1959. – № 3. – С. 40 – 45.

Кравцова А.В. Накопление тяжелых металлов и других микроэлементов макроводорослями рода *Cystoseira* из прибрежной зоны заповедных акваторий Крыма // Биоразнообразии и устойчивое развитие / Материалы III Международной научно-практической конференции (Симферополь, Крым, 15 – 19 сентября 2014 года). – Симферополь. – 2014. – 173 – 175.

Крутина М.В. Содержание тяжелых металлов в макрофитах заповедника Кара-Даг // Тезисы III Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, октябрь 1988 г.). – Киев. – 1988. – Ч.2. – С. 168 – 169.

Кузьменко Л.В. Фитопланктон у юго-восточного побережья Крыма в весенне-летний период // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна / Сб. науч. тр. НАНУ, МГИ. – Севастополь. – 1995. – С. 77 – 86.

Кузьменко Л.В., Сенчикова Л.Г., Алтухов Д.А., Ковалева Т.М. Количественное развитие и распределение фитопланктона в водах у юго-восточного побережья Крыма // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 126 – 134.

Кустенко Н.Г. Сезонные изменения размерной структуры популяции *Rhizosolenia calcaravis* Schutze в Черном море // Океанология. – 1983. – Т. 23. – Вып. 6. – С. 1010 – 1014.

Кустенко Н.Г. Динамика размерной структуры популяции диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. в планктоне // Океанология. – 1987. – Т. 27. – Вып. 1. – С. 108 – 112.

Кустенко Н.Г. Особенности размножения в естественных условиях и в культуре диатомовой водоросли *Chaetoceros affinis* var. *Willei* // Биология моря, Владивосток. – 1988. – № 5. – С. 50 – 54.

Кустенко Н.Г. Фитопланктон // Природа Карадага. – Киев: Наукова думка. – 1989. – С. 158 – 163.

Кустенко Н.Г. Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей. – Киев: Наукова думка. – 1991. – 154 С.

Кустенко Н.Г. Фитопланктон // Летопись природы. 1997. – НРЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика». – Карадаг. – 1998. – С. 12 – 20.

Кустенко Н.Г. 85-летие Карадагской научной станции // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ. – 2001а. – С. 7 – 10.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Диатомовый комплекс фитопланктона // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XV. 1998 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2001 б. – С. 36 – 42.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Численность, видовой состав и размерная структура популяций диатомовых водорослей в акватории Карадага в 2000 году // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XVII. 2000 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2003. – С. 28 – 33.

Кустенко Н.Г., Роцин А.М. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev) Cl // Биологические науки. – 1974. – № 10. – С. 60 – 62.

Куфтаркова Е.А., Ковригина Н.П. Изменчивость гидрохимических полей Судакско-Кара-Дагского взморья в весенне-летний период // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа / Сб. науч. тр. НАН Украины, МГИ. – Севастополь. – 1999. – С. 161 – 174.

Куфтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Бобко Н.И. Гидрохимическая характеристика вод Судакско-Карадагского взморья // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 12 – 27.

Лазарева Л.П. К вопросу о сезонной динамике биомассы зоопланктона Черного моря в районе Карадага (по материалам 1953 – 1954 гг.) // Труды Карадагской биологической станции. – 1957. – Вып. 14. – С. 127 – 135.

Ланская Л.А., Сивков С.И. Об использовании солнечной радиации в процессе фотосинтеза морских диатомовых // Доклады Академии наук СССР. – 1949. – Т. LXVII. – № 6. – С. 1147 – 1150.

Ланская Л.А., Сивков С.И. О зависимости между темпами развития культур морских диатомовых и суммами радиации // Доклады академии наук СССР. – 1950. – Т. LXXIII. – № 3. – С. 581 – 584.

Лебедевская М.В. Грегарина *Nematopsis legeri* – паразит мидий из акватории Карадагского природного заповедника // Биоразнообразие и устойчивое развитие / Материалы III Международной научно-практической конференции (г. Симферополь, Крым, 15 – 19 сентября 2014 г.). – Симферополь. – 2014. – С. 186 – 188.

Лисицкая Е.В. Меропланктон прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Севастополь. – 2005 а. – 23 С.

Лисицкая Е.В. Исследования меропланктона в акватории Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование / Материалы III научной конференции (22 апреля 2005 г., Симферополь, Крым). Часть 2. – Симферополь. – 2005 б. – С. 37 – 41.

Лисицкая Е.В., Мурина В.В. Меропланктон прибрежных районов Карадага // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXI. 2004 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2006. – С. 139 – 143.

Лисицкая Е.В., Мурина В.В. Биоразнообразие Polychaeta обрастания твердых субстратов (Карадаг, Черное море) // Биоразнообразие и устойчивое развитие: Тезисы докладов 2-й Международной научно-практической конференции (12 – 16 сентября 2012 г. Симферополь, Украина). – Симферополь. – 2012. – С. 201 – 204.

Лозовский В.Л. Новые сведения о грегаринах черноморских ракообразных в районе Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе / Материалы V Международной научно-практической конференции, Симферополь, 22–23 октября 2009 г. – Симферополь. – 2009. – С. 306 – 307.

Ломакин П.Д., Чепыженко А.И., Чепыженко А.А. Применение оптических методов исследования при оценке состояния вод у Карадагского заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXIV. 2007 г. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2009 а. – С. 47 – 50.

Ломакин П.Д., Чепыженко А.И., Чепыженко А.А. Оценка загрязнения прибрежных вод Карадагского заповедника в мае 2007 г. по данным оптических наблюдений // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009 б. – С. 439 – 445.

Лосовская Г.В. Распределение и количественное развитие донной фауны Черного моря в районе Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1960. – Вып. 16. – С. 16 – 28.

Ляхов С. М. Decapoda карадагської ділянки Чорного моря // Труды Карадагської біологічної станції. – 1940. – Вип. 6. – С. 57 – 111.

Ляхов С.М. Киндивидуальной плодовитости черноморских Decapoda // Природа. – 1947. – № 3. – С. 64 – 65.

Ляхов С. М. Материалы по биологии черноморской креветки *Leander squilla* // Труды Карадагской биологической станции. – 1951. – Вып. 11. – С. 110 – 127.

Ляхов С.М. Материалы по биологии черноморского мраморного краба *Pachygrapsus marmoratus* (Fabr.) // Труды Карадагской биологической станции. – 1951. – Вып. 11. – С. 128 – 140.

Ляхов С. М. К морфологии и биологии черноморского рака-отшельника *Diogenes varius* (Costa) // Труды Карадагской биологической станции. – 1955. – Вып. 13. – С. 123 – 127.

Ляхов С. М. Очерк животного населения песчано-галечного побережья Черного моря у Карадага // Бюллетень Московского общества испытателей природы. – 1958. – Т. LXIII. – Вып. 2. – С. 99 – 105.

Мазлумян С. А., Болтачева Н.А., Ревков Н.К. Изменение разнообразия бентоса в биотопе песка в акватории Карадагского природного заповедника (юго-восточное побережье Крыма) // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию

Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 382 – 400.

Макаров Ю.Н. Десятиногие ракообразные/Фауна Украины. – Т.26. – Высшие ракообразные. – Вып. 1 – 2. – Киев: Наукова думка. – 2004. – 430 С.

Макаров М.В., Бондаренко Л.В., Копий В.Г. Эпифитон макрофитов некоторых районов акватории Юго-Восточного Крыма (Черное море) // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе/Материалы VI Международной научно-практической конференции (Симферополь, 20 – 22 октября 2011 г.). – Симферополь. – 2011. – С. 305 – 310.

Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. – Киев: Наукова думка. – 1979. – 228 с.

Маккавеева Е.Б. Бентос // Природа Карадага / Под ред. А.Л. Морозовой, А.А. Вронского. – Киев: Наукова думка. – 1989. – С. 233 – 242.

Маккавеева Е.Б. Многолетние изменения эпифитона в районе Карадага // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наукова думка. – 1992. – С. 83 – 84.

Мальцев В.И., Иванчикова Ю.Ф. Прибрежный ихтиокомплекс акватории Карадагского природного заповедника (Черное море, Крым) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского / Сборник научных трудов. – Симферополь: Н.Орианда. – 2015. – С. 585 – 590.

Манге С. Паразитофауна рыб алуштинской акватории Черного моря. Автореферат дисс... канд. биол. наук. – Киев. – 1993. – 15 С.

Марченко В.С. Опыт учета численности и биомассы *Rapana thomasiana* в акватории Карадагского природного заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXI. 2004 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2006. – С. 166 – 169.

Мачкевский В.К. Гельминтофауна лабрид в местах культивирования черноморской *Mytilus galloprovincialis* // Экология моря. – 1990. – Вып. 46. – С. 75 – 82.

Миловидова Н.Ю. Количественная характеристика макрозообентоса Черного моря в районе Карадага // Гидробиологический журнал. – 1979. – Т. 15. – № 5. – С. 21 – 24.

Миловидова Н.Ю., Кирюхина Л.Н. Распределение макрозообентоса в связи со свойствами донных осадков в районе Карадага (Черное море) // Экология моря. – 1981. – Вып. 7. – С. 34 – 39.

Миловидова Н.Ю., Кирюхина Л.Н. Черноморский макрозообентос в санитарно-биологическом аспекте. – Киев: Наукова думка. – 1985. – С. 228 – 233.

Миловидова Н.М. Новое в фауне Amphipoda Черного моря // Труды Карадагской биологической станции МОИП. – 1930. – Вып. 3. – С. 41 – 48.

Миловидова Н.М. Дополнение к фауне Amphipoda Gammaroidea Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1931. – Вып. 4. – С. 49 – 52.

Миловидова Н.М. Боклопавы (Amphipoda Gammaroidea) Черноморско-Азовского бассейна // Труды Карадагской биологической станции. – 1939 а. – Вып. 5. – С. 69 – 151.

Миловидова Н.М. К экологии черноморских Gammaroidea в связи с происхождением их фауны // Труды Карадагской биологической станции. – 1939 б. – Вып. 5. – С. 152 – 174.

Миловидова Н.М. и Паули В.Л. Таблицы для определения боклопавов. Черного и Азовского морей // Труды Карадагской биологической станции. – 1931. – Вып. 4. – С. 53 – 87.

Миронов О.Г., Щекатурина Т.Л., Писарева Н.А., Копыленко Л.Р. Результаты определения аренов в черноморских рыбах и мидиях // Биологические науки. – 1991. – № 5. – С. 75 – 79.

Миронова Л.П., Костенко Н.С., Дідух Я.П., Онищенко В.А., Войцехович А.О. ПЗ Карадазький // Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.1. Біосферні заповідники. Природні заповідники / Колектив авторів під ред. В.А.Оніщенка і Т.Л.Андрієнко. – Київ: Фітосоціоцентр. – 2012. – С. 170 – 197.

Мирошниченко А.И. Паразиты морских рыб и беспозвоночных // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 468 – 498.

Мирошниченко А.И. Паразиты морских рыб Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 86 – 101.

Михалевич В.И., Костенко Н.С. Подкласс Фораминиферы // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 308 – 310.

Михаленок Д.К. Тяжелые металлы в бурой водоросли *Cystoseira crinita* Карадагского аквакомплекса (Восточный Крым) // III Всесоюзная конференция по морской биологии (Севастополь, 18 – 20 октября 1988 г.) / Тезисы докладов. Ч.2. – Киев. – 1988. – С. 123 – 124.

Михаленок Д.К. К 80-летию создания Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского // Труды Карадагского филиала Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины. 1994. – Севастополь. – 1997. – С. 134 – 144.

Михаленок Д.К. Свет науки: 85 лет Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского // Карадагский калейдоскоп. Калейдоскоп литературы, науки, искусства. Версия 1. – Симферополь: Таврия. – 1999. – С. 19 – 42.

Молисмология Черного моря / Под ред. Г.Г. Поликарпова. – Киев: Наукова думка. – 1992. – 304 С.

Морозова-Водяницкая Н.В. Водоросли окрестностей Карадага // Труды Севастопольской биологической станции. – 1936 – Т.5. – С. 233 – 271.

Морозова А.Л. Предисловие // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 5 – 6.

Морозова А.Л. 90 лет Карадагской биологической станции и 25 лет Карадагскому природному заповеднику // Карадаг. 90 лет Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского и 25 лет Карадагскому природному заповеднику / Материалы юбилейной сессии научно-технического совета, 2004 год. – Симферополь: СОНАТ. – 2006. – С. 11 – 27.

Морозова А.Л., Каменских Л.Н., Михаленок Д.К. История изучения Карадага и создания Карадагского государственного заповедника // Природа Карадага. – Киев: Наукова думка. – 1989. – С. 17 – 24.

Мурина В.В. Определитель пелагических личинок многощетинковых червей (*Polychaeta*) Черного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. – 67 С.

Мурина В.В. Таксономическое разнообразие мейобентосных полихет в водах Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе / Материалы VI Международной научно-практической конференции (Симферополь, 20 – 22 октября 2011 г.) – Симферополь. – 2011. – С. 322 – 326.

Мурина В.В., Аносов С. Е. Разнообразие и видовое обилие летнего меропланктона прибрежных вод Карадага // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 287 – 291.

Мурина В.В., Аносов С. Е., Лисицкая Е.В. Видовой состав и фенология пелагических личинок десятиногих раков в прибрежных водах Карадагского природного заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXV. 2008 г. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2010. – С. 180 – 191.

Мурина В.В., Артемьева Я.Н. Пелагические личинки многощетинковых червей, брюхоногих моллюсков и десятиногих раков акватории Карадагского заповедника // Экология моря. – 1991. – Т.37. – С. 36 – 44.

Мурина В.В., Безушко А.И., Лисицкая Е.В. Фенология пелагических личинок полихет в акватории Карадагского природного заповедника // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 68 – 71.

Мурина В.В., Гринцов В.А. Видовой состав и количественное развитие многощетинковых червей из сообщества обрастаний волнореза пос. Курортное (Карадаг) // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный

90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 133 – 140.

Мурина В.В., Гринцов В.А. Первое нахождение у крымского побережья Черного моря *Pachycordyle parolitana* Weismann, 1883 // Морской экологический журнал. – 2007. – Т. VI. – № 4. – С. 60.

Мурина В.В., Гринцов В.А. Видовое разнообразие гидроидных полипов в биоценозе обрастания Карадагского природного заповедника (Черное море) // Карадаг – 2009/ Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 344 – 350.

Мурина В.В., Гринцов В.А., Лисицкая Е.В. Исследования беспозвоночных в акватории Карадагского заповедника // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XXII. 2005 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2007. – С. 161 – 165.

Мурина В.В., Гринцов В.А., Евстигнеева И.К., Загородняя Ю.А., Лисицкая Е.В., Сеничева М.И., Чекушева Н.И. Видовое разнообразие морской акватории Карадагского природного заповедника, сохранение и перспективы // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія «Біологія». Спеціальний випуск «Гідрокологія». – 2005. – № 4 (27). – С. 158 – 160.

Мурина В.В., Загородняя Ю.А. Зоопланктон // Природа Карадага / Под ред. А.Л. Морозовой, А.А. Вронского. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 228 – 233.

Мурина В.В., Киселева Г.А., Костенко Н.С. Многощетинковые черви – Polychaeta // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 340 – 360.

Мурина В.В., Лисицкая Е.В., Безвушко А.И. Видовой состав и численность зимнего меропланктона Карадагского природного заповедника // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 72 – 76.

Найденова Н.Н., Захалева В.А., Солонченко А.И. «Нематоцсиоз» черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* // III Всесоюзная конференция по морской биологии (Севастополь, 18 – 20 октября 1988 г.) / Тезисы докладов. Ч. 2. – Киев. – 1988. – С. 75 – 76.

Найденова Н.Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых (Gobiidae) Черного и Азовского морей // Проблемы паразитологии. – Киев: Наукова думка. – 1969. – Ч.2. – С. 256 – 259.

Найденова Н.Н., Солонченко А.И. Паразитофауна рыб // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна Карадагского заповедника (оперативно-информационный материал). – М. – 1989. – С. 6 – 21.

Неврова Е.Л. Диатомовые водоросли каменистых грунтов Черного моря у Карадага (Крым) // Биологические науки. – 1991. – № 5. – С. 74 – 86.

Неврова Е.Л. Оценка биоразнообразия диатомовых бентоса (Bacillariophyta) у побережья Карадага (Черное море, Крым) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского / Сборник научных трудов. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2015. – С. 462 – 492.

Николаева В.М. *Ascarophis pontica* sp.nov. – нематода черноморских рыб // Биологические науки. – 1970. – № 6. – С. 5 – 8.

Овен Л.С. Пелагические икринки рыб в Черном море у Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1959. – Вып. 15. – С. 13 – 30.

Овен Л.С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб / Отв. ред. д.б.н. Т.В. Дехник. – Киев: Наукова думка. – 1976. – 132 С.

Овен Л.С. Нарушение оогенеза у некоторых видов рыб в разгар нерестового сезона // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – Киев: Наукова думка. – 1993. – С. 94 – 99.

Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей / Сост. А.В. Гавевская, А.В. Гусев, С.Л. Делямуре и др. – Киев: Наукова думка. – 1975. – 552 с.

Отчет Заведывающего Карадагской научной станцией имени Т.И. Вяземского за 1916 год // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. – 1917. – Вып. 1. – С. 104 – 108.

Павлова Е.В., Лисицкая Е.В. Состояние зоопланктонных сообществ в прибрежных водах Карадагского природного заповедника в 2002 – 2005 гг. // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 292 – 312.

Павлова Е.В., Мельникова Е.Б. Оценка состояния летних популяций *Sopropoda* у берегов Карадагского природного заповедника НАН Украины // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе / Материалы VI Международной научно-практической конференции (Симферополь, 20 – 22 октября 2011 г.). – Симферополь. – 2011. – С. 326 – 331.

Павлова Е.В., Мурина В.В. О современном состоянии меропланктона в акватории Карадагского природного заповедника // Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг. – Севастополь. – 2004. – С. 246 – 250.

Павловская Т.В., Загородняя Ю.А., Морякова В.К. Зоопланктон прибрежной акватории Карадагского природного заповедника в 2001 г. // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Т. XVIII. 2001 г. – Симферополь: СОНАТ. – 2003. – С. 111 – 118.

Паули В.Л. Отчет о деятельности Карадагской биологической станции за 1928 – 1929 гг. // Труды Карадагской биологической станции. – 1930. – Вып. 3. – С. 5 – 12.

Паули В.Л. Определитель мизид Черноморско-Азовского бассейна // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – Симферополь: Госиздат Крым. АССР. – 1938. – С. 31 – 52.

Пименова М.Е., Шелепова О.В., Костенко Н.С., Сафронова Л.М., Конькова П.Д. Содержание йода в некоторых видах лекарственных растений Карадагского природного заповедника и водорослях его акватории (Юго-Восточный Крым) // Растительные ресурсы. – Санкт-Петербург: Наука. – 2004. – Т.40. – Вып. 1. – С. 3 – 17.

Погорельцева Т.П. Новые трематоды для рыб Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1952 а. – Вып. 12. – С. 29 – 39.

Погорельцева Т.П. Матеріали до паразитофауни риб північно-східної частини Чорного моря // Праці інституту зоології АН УРСР. – 1952 б. – Т.8. – С. 100 – 120.

Погорельцева Т.П. Сезонная и возрастная изменчивость паразитофауны черноморской ставриды (*Trachurus trachurus*) // Труды Карадагской биологической станции. – 1959. – Вып. 15. – С. 110 – 116.

Поликарпов И.Г. Псаммофильные инфузории (Ciliophora) // Карадаг. Гидробиологические исследования/Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 317 – 320.

Поликарпов Г.Г., Демина Н.В. Полихлорбифенилы в мидиях крымского побережья // Материалы конференции «Экология и рациональное использование природных ресурсов Южного региона Украины». – Севастополь. – 1984. – Ч.1. – С. 114 – 116. Деп. в ВИНТИ. № 6611 – 84.

Поликарпов Г.Г., Жерко Н.В. Полихлорбифенилы в грунтах и мидиях прибрежной части Карадага // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР / Тезисы докладов Всесоюзного совещания (17 – 22 апреля 1989 г., г. Борок Ярославской области). – М. – 1989. – С. 45 – 46.

Поликарпов Г.Г., Жерко Н.В. Экологические аспекты изучения загрязнения Черного моря хлорорганическими ксенобиотиками // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 92 – 100.

Полякова Т.А. Цестодофауна рыб Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе / Материалы V Международной научно-практической конференции, Симферополь, 22 – 23 октября 2009 г.) – Симферополь. – 2009. – С. 320 – 324.

Понизовский А.М. У самого Черного моря. Карадагская биологическая станция // Природа. – 1965. – № 5. – С. 76 – 78.

Прокудина Л.А. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции // Труды Карадагской биологической станции АН УССР. – 1952. – Вып. 12. – С. 116 – 127.

Пронькина Н.В. Нематодофауна рыб Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе / Материалы V Международной научно-практической конференции (Симферополь, 22 – 23 октября 2009 г.) – Симферополь. – 2009. – С. 325 – 329.

Пронькина Н.В., Белофастова И.П., Мачкевский В.К. Находки личинок нематод надсемейства Ascarioidea (Spigurata) у рыб в Черном море // Вестник зоологии. – 2009. – Т. 43. – № 2. – С. 157 – 162.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – М. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1955. – 222 С.

Пузанов И.И. К пятидесятилетию Карадагской биологической станции // Гидробиологический журнал. – 1965. – № 1. – С. 75 – 78.

Пузанов И. Мемуары. Т. 1. – Одесса: ВМВ. – 2014. – 572 С.

Ревков Н.К. Таксономический состав донной фауны Крымского побережья Черного моря // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2003. – С. 209 – 218, 326 – 338.

Ревков Н.К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Черное море) // Карадаг – 2009: сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 251 – 161.

Ревков Н.К. Макрозообентос украинского шельфа Черного моря // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 140 – 152.

Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Николаенко Т.В., Колесникова Е.А., Безвушко А.И. Зообентос района Карадага // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. – 1999. – Т. XVI. – Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 65 – 70.

Ревков Н.К., Костенко Н.С., Киселева Г.А., Анистратенко В.В. Тип Моллюски Mollusca Cuvier, 1797 // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 399 – 435.

Редикорцев В.В. Асцидии Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1949. – Вып. 7. – С. 51 – 75.

Решетникова А.В. Паразитофауна кефали Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1955 а. – Вып. 13. – С. 71 – 95.

Решетникова А.В. К изучению паразитофауны рыб Черного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1955 б. – Вып. 13. – С. 105 – 121.

Роцин А.М. Влияние условий освещения на образование аукусспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough // Физиология растений. – 1972. – Т. 19. – Вып. 3. – С. 180 – 185.

Роцин А.М. Сезонные изменения структуры популяции диатомовой водоросли *Coscinodiscus Janischii* A.S. в Карадагской бухте Черного моря // Биология моря. – Киев. – 1976. – Вып. 39. – С. 51 – 54.

Роцин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – Киев: Наукова думка. – 1994. – 172 С.

Роцин А.М., Чепурнов В.А., Кустенко Н.Г. Диатомовые водоросли // Флора и фауна заповедников. Водоросли, грибы, мохообразные Карадагского заповедника. – М. – 1992. – С. 7 – 18.

Рябушко Л.И., Поспелова Н.В., Бондаренко А.В., Ли Р.И., Лохова Д.С. Видовое разнообразие микроводорослей заповедников Крыма: фитопланктон и микрофитобентос Черного и Азовского морей // Биоразнообразие и устойчивое развитие (12 – 16 сентября 2012 г., Симферополь, Украина) / Тезисы докладов. – Симферополь. – 2012. – С. 118 – 121.

Салехова Л.П., Костенко Н.С. Рыбы // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна Карадагского заповедника / Оперативно-информационный материал. – М. – 1989 а. – С. 21 – 33.

Салехова Л.П., Костенко Н.С. Ихтиологические исследования в Карадагском заповеднике // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР / Тезисы докладов

Всесоюзного совещания (17 – 21 апреля 1989 г., г.Борок, Ярославской области). – М. – 1989б. – С. 119 – 120.

Салехова Л.П., Костенко Н.С., Богачик Т.А., Минибаева О.Н. Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Черное море) // Вопросы ихтиологии. – 1987. – Т. 27. – Вып. 6. – С. 898 – 905.

Салехова Л.П., Костенко Н.С., Вронский А.А. Ихтиофауна // Природа Карадага. – Киев: Наукова думка. – 1989. – С. 242 – 252.

Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. – М. – Л.: Наука. – 1964. – 550 с.

Сеничева М.И. Сезонная динамика фитопланктона в районе Карадага // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 58 – 65.

Сеничева М.И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2008. – С. 5 – 18.

Сеничева М.И., Костенко Н.С. Эвгленовые, криптофитовые и золотистые водоросли // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ, 2004 а. – С. 244 – 247.

Сеничева М.И., Костенко Н.С. Желто-зеленые и зеленые водоросли // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 273 – 274.

Сеничева М.И., Поспелова Н.В. Сезонные и многолетние изменения фитопланктона в прибрежных водах Карадагского природного заповедника // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского / Сборник научных трудов. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2015. – С. 451 – 461.

Сеничкина Л.Г. Фитопланктон района Судакско-Карадагского взморья в период стона // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. – Севастополь: МГИ НАН Украины. – 1995. – С. 100 – 109.

Сеничкина Л.Г., Алтухов Д.А., Кузьменко Л.В., Георгиева Л.В., Ковалева Т.М., Сеничева М.И. Видовое разнообразие черноморского фитопланктона у юго-восточного побережья Крыма // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ. – 2001 а. – С. 119 – 125.

Сеничкина Л.Г., Алтухов Д.А., Кузьменко Л.В., Георгиева Л.В., Ковалева Т.М., Сеничева М.И. О видовом составе черноморского фитопланктона у юго-восточного побережья Крыма // Матеріали ХІ з'їзду Українського ботанічного товариства (Харків, 25 – 27 вересня 2001 р.). – Харків. – 2001 б. – С. 346 – 347.

Сеничкина Л.Г., Неврова Е.Л., Поликарпов И.Г. Диатомовые водоросли // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 248 – 272.

Сеничкина Л.Г., Сеничева М.И., Костенко Н.С. Динофитовые водоросли // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 235 – 243.

Сергеева Н.Г. Тип круглые или первичнополостные черви // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 330 – 335.

Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А. Мейобентос биотопа песка в акватории Карадагского природного заповедника (юго-восточное побережье Крыма) // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 376 – 381.

Сивцова А.Г. История создания Института биологии южных морей (события и факты) // Очерки истории Севастопольской биологической станции Института био-

логии южных морей (1871 – 2011). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2011. – С. 9 – 163.

Силкина А.Ю. Диатомовые водоросли в планктоне литорали Карадагской бухты // Материалы XI з'їзду Українського ботанічного товариства (Харків, 25 – 27 вересня 2001 р.). – Харків. – 2001. – С. 353 – 354.

Синегуб И.А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Черном море у Карадага // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 121 – 132.

Слудский А.Ф. Терентий Иванович Вяземский // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. – М. – 1917 а. – Вып. 1. – С. 5 – 6.

Слудский А.Ф. Терентий Иванович Вяземский как основатель Карадагской научной станции // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. – М. – 1917 б. Вып. 1. – С. 7 – 11.

Слудский А.Ф. О Национальном Парке на Карадаге. – Феодосия. – 1924. – 7 с.

Слудский А.Ф. Карадагская научная станция // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 а. – С. 22 – 27.

Слудский А.Ф. Мой разговор с моим отдаленным преемником на Карадаге. Мои впечатления от Карадага через N-ое число лет // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника. Книга 1-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004 б. – С. 15 – 20.

Слудский А.Ф. и Вучетич В.Н. О наблюдениях над морскими течениями у берегов Карадага (в Крыму) летом 1916 г. // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. – 1917. – Вып. 1. – С. 95 – 98.

Слудский Е.А. Карадаг. Воспоминания (1917 – 1926 гг.). – Симферополь: СОНАТ. – 2004 – 2005. – 112 С.

Смирнов А.Н. Возраст и рост некоторых видов черноморских рыб // Труды Карадагской биологической станции. – 1960. – Вып. 16. – С. 70 – 85.

Смирнов А.Н. Материалы по биологии рыб Черного моря в районе Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1959. – Вып. 15. – С. 31 – 110.

Смирнов А.Н., Котов М.И., Пузанов И.И., Дьяконов А.М., Грищенко Д.Л. Карадаг. Научно-популярные очерки. – Киев: Изд-во АН УССР. – 1959. – 106 С.

Смирнов Д.Ю., Смирнова Ю.Д. Состояние скаловых митилид узкой прибрежной зоны Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе / Материалы VI Международной научно-практической конференции (Симферополь, 20 – 22 октября 2011 г.). – Симферополь. – 2011. – С. 348 – 352.

Смирнова А.И. Материалы к гидрохимической характеристике Черного моря в районе Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1960. – Вып. 16. – С. 3 – 15.

Смирнова Ю.Д., Глибина Н.А. Характеристика заиливания донных грунтов акватории Карадагского заповедника // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений / Материалы международной научной конференции, 26 – 29 августа 2008 г. – Херсон. – 2008. – С. 432 – 438.

Смирнова Ю.Д., Костенко Н.С., Сурова Н.А. О природоохранных проблемах Феодосийского региона // Проблемы охраны труда и техногенной экологической безопасности / Материалы 8-ой Международной научно-технической конференции (1 – 4 октября 2003 г.) – Севастополь: Форт. – 2003. – С. 89 – 92.

Смирнова Ю.Д., Марченко В.С., Смирнов Д.Ю. Состояние моллюсков в акватории Карадагского заповедника // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование / Материалы III научной конференции (22 апреля 2005 года, Симферополь, Крым). Часть II. Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. – Симферополь. – 2005. – С. 72 – 77.

Стройкина В.Г. Деякі дані про склад фітопланктону карадагського району Чорного моря // Труды Карадагс. біол. станції. – 1940. – Вып. 6. – С. 141 – 144.

Стройкина В.Г. Фитопланктон Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика // Труды Карадагской биологической станции. – 1950. – Вып. 10. – С. 38 – 52.

Ткачова К.С. Про нове знаходження у Чорному морі *Atherina bonaparttei* Boulenger (Pisces) // Доповіді Академії наук УРСР. – 1948. – № 2. – С. 14 – 17.

Ткачева К.С. К биологии атерин Черного моря (*Atherina*) // Труды Карадагской биологической станции. – 1950. – Вып. 9. – С. 81 – 94.

Ткачева К.С. К биологии мальков черноморской султанки // Труды Карадагской биологической станции. – 1955 а. – Вып. 13. – С. 59 – 69.

Ткачева К.С. К биологии мальков черноморской хамсы // Труды Карадагской биологической станции. – 1955 б. – Вып. 13. – С. 47 – 58.

Тренина Е.И. Распределение донной растительности Черного моря в районе Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1959. – Вып. 15. – С. 117 – 137.

Флеров К.К. О фауне млекопитающих Карадага (Крым) // Ежегодник Зоологического Музея Академии Наук СССР. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1929. – Т. XXX. – С. 371 – 404.

Харкевич Х.О. Тихоходки (*Tardigrada*) Карадагского природного заповедника (юго-восточное побережье Крыма) // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе // Материалы VII Международной научно-практической конференции (Симферополь, 24 – 26 октября 2013 г.). – Симферополь. – 2013. – С. 412 – 416.

Хирина В.А. Материалы по питанию некоторых бентосоядных рыб в прибрежной зоне Черного моря у Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1950. – Вып. 10. – С. 53 – 65.

Чекменева Н.И., Субботин А.А. Гидрофизическая характеристика отдельных районов шельфовой зоны южного Крыма (Черное море) // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 71 – 76.

Чепурнов В.А. Бентосные диатомовые водоросли и гарпактикоиды черноморского каменистого мелководья района Карадага и их пищевые отношения. Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Севастополь. – 1988. – 25 С.

Чепурнов В.А. Половой процесс и формирование аукоспор у диатомовых водорослей (*Vacillariophyta*) // Труды Карадагского филиала Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины. 1994. – Севастополь. – 1997. – С. 53 – 62.

Шаганов В.В. Экологическая структура ихтиоценов твердых грунтов акватории Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма: Заповедное дело, биоразнообразие, экообразование / Материалы III научной конференции (22 апреля 2005 года, Симферополь, Крым). Часть II. Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. – Симферополь. – 2005. – С. 232 – 234.

Шаганов В.В. Предварительный обзор ихтиофауны Черноморского побережья Юго-Восточного Крыма // Карадаг – 2009: Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 262 – 273.

Шаганов В.В. О состоянии некоторых видов морских прибрежных рыб юго-восточного региона Крыма, включенных в третье издание Красной книги Украины // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе / Материалы VI Международной научно-практической конференции (Симферополь, 20 – 22 октября 2011 г.). – Симферополь. – 2011. – С. 377 – 380.

Шалаева Е.А., Гринцов В.А. Подкласс Усоногие раки – *Cirripedia*, *Thoracica* // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 376 – 377.

Шаронов И.В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 68 – 79.

Шмелева А.А., Павлова Е.В., Щербань С. А. Основные этапы и итоги исследований *Soropoda* (*Crustacea*) в Черном море: обзор // Карадаг – 2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского

природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 313 – 326.

Шумакова Г.В. Распределение бактериопланктона у юго-восточного побережья Крыма в весенний и летний периоды // Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 112 – 118.

Юрахно В.М. Микроспоридии рыб Карадагского заповедника и его окрестностей // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе. Материалы V Международной научно-практической конференции (Симферополь, 22 – 23 октября 2009 г.). – Симферополь, 2009 а. – С. 372 – 376.

Юрахно В.М. Зараженность микроспоридиями рыб в Севастопольских и Карадагских бухтах с различной степенью загрязнения // Экология моря. – 2009 б. – Вып. 79. – С. 25 – 30.

Юрахно В.М. Микроспоридии морских рыб в акватории Юго-Восточного Крыма (Черное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского / Сборник научных трудов. – Симферополь: Н.Оріанда. – 2015. – С. 591 – 606.

Юрахно В.М., Потюк М.П. Новое о фауне микроспоридий рыб Карадагского природного заповедника // Юбилейные зоологические чтения/Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Семёна Людвиговича Делямура и 90-летию со дня рождения Александра Сергеевича Скрябина (Симферополь, 5 декабря 2013 г.). – Симферополь. – 2013. – С. 41.

Яковенко Н.С. Класс Коловратки // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2-я. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 339.

Grintsov V.A. A new Amphipod species *Echinigammarus karadagiensis* sp.n. (Amphipoda, Gammaridae) from Crimean Coasts (Black Sea, Ukraine) // Вестник зоологии. – 2009. – Т. 43. – С. 169 – 172.

Yurakhno V.M. The nature protection aspect of the Black Sea Fish Myxosporean studies // Вестник зоологии. – 2013. – Т. 47. – № 6. – С. 537 – 545.

Hydrobiological research at the Karadag Mountain Area (Review). N. Kostenko. The results of 100-year hydrobiological researches at the Black Sea aquatorium near the Karadag Mountain in Crimea are discussed. These researches had been started at the T.I. Viasemskyi Karadag Research Station and had been conducted during the whole century including last 35 years at the Karadag Nature Reserve aquatorium.

Key words: T.I. Viasemskyi Karadag Research Station, Karadag Biological Station, Karadag Nature Reserve, Marine Flora, Fauna, Phytoplankton, Phytobenthos, Zooplankton, Zoobenthos, Ichthyofauna, Marine Fish And Invertebrate Parasitofauna, Long Term Phytobenthos Dynamics.

*Н.А. Давидович¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., зав. лаб., К.И. Шоренко¹, мл. науч. сотр.,
О.И. Давидович¹, мл. науч. сотр., Ю.А. Подунай¹, мл. науч. сотр.*

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК И ПЕРСПЕКТИВА ИЗУЧЕНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (BACILLARIOPHYTA) НА КАРАДАГЕ

В статье приводятся сведения, касающиеся исторических аспектов и перспектив изучения диатомовых водорослей на Карадаге. Проанализирован характер диатомологических работ, выполнявшихся на Карадагской биостанции с момента её основания по настоящее время. Намечены перспективы дальнейших исследований в этой области.

Ключевые слова: Карадагский заповедник, диатомовые водоросли, исторический очерк, перспектива изучения.

Исторический очерк. На Карадагской станции альгологические исследования проводились практически со дня её основания. Однако, имеющаяся в начале прошлого века материально-техническая база не позволяла вести исследования микроводорослей на должном уровне. По воспоминаниям первого директора Карадагской научной станции А.Ф. Слудского, в распоряжении биологов в 1914 г. имелся всего один микроскоп (Слудский, 2009). В период с 1914 по 1918 гг. на станции побывал автор первого русского руководства по альгологии «Введение в изучение низших организмов» В.М. Арнольди. В 1920-е годы проф. Ф.Н. Крашеников и Н.И. Соковнина проводили здесь работы по утилизации солнечной энергии растениями и, в частности, морскими водорослями. 6 апреля 1928 года постановлением учёного совета Карадагская научная станция была реорганизована в Карадагскую биологическую станцию. Через год сотрудники биостанции приступили к срочным гидробиологическим наблюдениям, включающим сбор фитопланктона. С 11 июня 1937 года биостанция перешла в ведение Академии наук УССР, что дало уникальную возможность значительно усилить материально-техническую базу и выделить необходимые финансовые средства на содержание штатного научного персонала. В 1941 году станция уже имела в своем штате первых специалистов по изучению фитопланктона – В.Г. Стройкину и Л.А. Ланскую. Именно в работе В.Г. Стройкиной (1940) содержатся первые сведения о видовом составе диатомовых водорослей Карадага. Материалом для цитируемой работы послужили пробы, отобранные на биостанции в 1936 и 1938 гг. В результате их обработки было обнаружено 48 видов диатомовых, некоторые из них указывались для Чёрного моря впервые. Данные исследования проводились при содействии крупнейшего на то время специалиста по низшим растениям проф. И.А. Киселёва (Ленинградский госуниверситет, Зоологический институт АН СССР). Отметим, что в 1930-е годы из черноморской акватории было известно всего 124 вида фитопланктонных организмов (Стройкина, 1940), поэтому полученные данные имели несомненную ценность. Позднее были приведены более подробные сведения о встречаемости и сезонной динамике нескольких десятков видов диатомовых водорослей (Стройкина, 1950). В 1950-х годах исследованиями микроводорослей на биостанции занимались Л.А. Прокудина

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

и В.В. Кошевой (Прокудина, 1952; Кошевой, 1956). Кроме того, сведения о морских диатомеях, обитающих в акватории Карадага, содержатся в монографиях А.И. Прошкиной-Лавренко, посвященных черноморским диатомовым планктона и бентоса (1955, 1963). В 1963 г. Карадагская биостанция становится филиалом Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР, что положительно сказалось на качестве выполняемых диатомологических работ. В 1960–70-е гг. диатомовыми водорослями на Карадаге активно и последовательно занимались Л.Н. Згуровская и Н.Г. Кустенко (Згуровская, 1977, 1978; Згуровская, Кустенко, 1968; Кустенко, 1971, 1978, 1979). Л.А. Ланской был накоплен богатый опыт содержания диатомовых в культуре (1971). К этому же времени приурочены первые работы выпускника МГУ А.М. Рощина (1972, 1973, 1976) (рис. 1).

Все последующие работы, проводимые в стенах Карадагской биостанции, можно условно разделить на три широких направления исследований:

1. Таксономическо-флористическое направление.

Сотрудниками биостанции и Института биологии южных морей последовательно проводились и проводятся отборы проб для установления видовой принадлежности обитающих на Карадаге диатомовых водорослей. Данное направление несколько активизировалось после образования заповедника в августе 1979 г. В начале 1980-х годов инвентаризацию видового состава диатомовых в акватории Карадага провела Н.Г. Кустенко. Впоследствии А.М. Рощин и В.А. Чепурнов, совместно с Н.Г. Кустенко, дополнили имеющийся список диатомовых водорослей до 118 видов (Рощин и др., 1992). Изучение биоразнообразия бентосных диатомей в конце 1980-х годов проводилось А.М. Рощиным, Н.А. Давидовичем и В.А. Чепурновым (Рощин и др., 1988). В 1990-х годов были опубликованы сведения о динамике численности некоторых видов (Давидович, Чепурнов, 1992; Кустенко, 1993, 1998). Затем видовым составом и динамикой численности диатомовых у берегов Карадага обстоятельно занимались Н.Г. Кустенко и О.И. Давидович (Кустенко, Давидович, 2001а, 2001б, 2003а, 2003б, Кустенко, Летухова, Давидович, 2004). Таким образом, число видов диатомовых водорослей, обнаруженных в акватории Карадага, возросло до 209 (Сеничкина и др., 2004). Отметим, что указанные статьи касаются исключительно морских видов диатомовых. Флористические исследования в континентальных водоемах Карадагского природного заповедника проводились сотрудниками Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАНУ (Вассер, Бухтиярова, 1990) и В.В. Гриневым (2001; 2003; 2004; 2008). Почвенные диатомовые Карадага сотрудниками биостанции специально не изучались, однако сведения о них обнаруживаются в работах коллег из Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАНУ (Войцехович и др., 2009; Дариенко, 2000).

Кроме того, в последние годы сотрудниками лаборатории проводятся исследования морфологии клонов (Шоренко, Давидович, 2013; Шоренко, 2013; Шоренко и др., 2013а, 2013б, 2014а, 2014б).

2. Эколого-физиологическое направление.

Первые исследования по данному направлению на Карадаге проводились Л.А. Ланской. В 1960-е г. её научные интересы касались влияния концентраций нефтепродуктов на морские виды диатомовых, обитающих в планктоне и бентосе (Миронов, Ланская, 1967а, 1967б), а также ряда других вопросов, связанных с физиологическими и экологическими особенностями видов, содержащихся в культурах (Ланская, 1967; Ланская, Маркианович, 1960; Ланская,



Рис. 1. На Карадаге культивирование и исследование биологии воспроизведение диатомовых водорослей в разное время было связано с такими сотрудниками, как (сверху вниз и слева направо) Л.А. Ланская, Н.Г. Кустенко, А.М. Роцин, В.А. Чепурнов, Н.А. Давидович, О.И. Давидович, Ю.А. Подунай, К.И. Шоренко

Пшенина, 1963). В дальнейшем работы по данной тематике активно проводили Н.Г. Столбова, Н.Г. Кустенко, А.М. Роцин, В.А. Чепурнов и Н.А. Давидович. Однако, особое развитие оно получило в работах Н.Г. Кустенко, изучавшей устойчивость водорослей к повышенным концентрациям азота и нефти в среде, а также уровню солнечной радиации. В этом отношении были изучены виды из родов *Actinocyclus*, *Biddulphia*, *Cerataulina*, *Chaetoceros*, *Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Ditylum*, *Licmophora*, *Melosira*, *Nitzschia*, *Rhizosolenia*, *Skeletonema*, *Thalassiosira*. Итогом этих многолетних исследований явились более 40 научных работ и монография «Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей» (Кустенко, 1991).

3. Изучение жизненных циклов и репродукции диатомовых.

В 1970-х годах на Карадаге наметилось развитие принципиально нового направления в диатомологических исследованиях, проводимых в СССР, – изучение жизненных циклов и репродукции диатомовых водорослей. Эти работы были начаты А.М. Роциным и Н.Г. Кустенко (Кустенко, Роцин, 1974; Роцин, 1972; Роцин и др., 1973), затем продолжены В.А. Чепурновым, Н.А. Давидовичем и О.И. Давидович. С 1980-х годов и по настоящее время данное направление стало стержневым для всех научных изысканий, выполняемых на биостанции по данной группе организмов.

К 1990-м годам были накоплены ценнейшие сведения о видовом составе, эколого-физиологических реакциях, жизненных циклах и репродукции многих видов диатомовых, опубликованы монографии и обзорные статьи (Кустенко, 1991; Рошин, 1994, 1997; Чепурнов, 1997; Roshchin, Cherpurnov, 1999). Однако экономический кризис, связанный с распадом СССР, не позволил на должном уровне продолжить и развивать начатые исследования. И карадагскими учеными были предприняты попытки установления контактов с зарубежными институтами. В середине 1990-х наметилось, а впоследствии активизировалось сотрудничество с Королевским ботаническим садом в Эдинбурге (Великобритания) в лице проф. Д.Г. Манна (D. G. Mann). Изучение диатомовых в Англии имело свою историю и подходы, однако работы карадагских коллег, касающиеся изучения жизненных циклов этих организмов, вызвали немалый интерес. Совместные исследования крымских и английских коллег были поддержаны грантовой программой Европейского Союза и проводились на видах рода *Sellaphora* и *Achnanthes*. В середине 1990-х проф. Д.Г. Манн дважды приезжает на Карадаг. Впоследствии В.В. Чепурнов с ответными визитами несколько раз посещает лабораторию Д.Г. Манна, а затем соглашается продолжать свои дальнейшие исследования в этой лаборатории. В это же время на Карадаге завершилась многолетняя деятельность А.М. Рошина. В 1995 г. ему исполнилось 60 лет, и через год он принял решение об отъезде с биостанции. Всего им опубликовано более 30 печатных работ и монография «Жизненные циклы диатомовых водорослей» (Рошин, 1994). В монографии А.М. Рошина описывается половое воспроизведение 11 видов из родов *Achnanthes*, *Fragellaria*, *Grammatophora*, *Haslea*, *Licmophora*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Striatella*, *Synedra*, общие закономерности и разнообразие жизненных циклов диатомовых, вопросы скачкообразного уменьшения клеток, зависимость аукоспороборазования от освещенности, некоторые эволюционные аспекты репродукции диатомей, а также необходимые технические сведения по упрощенному препарированию панцирей и приготовлению питательной среды для содержания культур. Кроме того, жизненным циклам центральных диатомовых посвящена вторая глава монографии Н. Г. Кустенко (Кустенко, 1991). Данные книги до настоящего времени являются единственными русскоязычными пособиями, посвященными жизненным циклам диатомовых.

С 1997 по 2012 г. устанавливаются долгосрочные связи Н.А. Давидовича и О.И. Давидович с западными коллегами из Канады, Франции и Великобритании, выраженные в совместном сотрудничестве, долгосрочных грантовых программах и публикациях в рейтинговых зарубежных изданиях. В этот период на биостанции проводились исследования на видах: *Asterionella formosa*, *Berkeleya micans*, *Haslea ostrearia*, *H. subagnita*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Nitzschia longissima*, *N. lanceolata*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *P. multiseries*, *Synedra ulna*, *Tabularia fasciculata* и *T. tabulata* (Давидович Н.А., 1992, 1995, 1999, 2005а, 2005б; Давидович О.И., 2005; Давидович, Давидович, 2010; Давидович и др., 2010; Davidovich, 1998; Kaczmarek et al., 2007, 2009; Mouget et al., 2009). В сотрудничестве с коллегами из университета города Ле-Ман (Франция) и Британского музея естественной истории (Великобритания) в акватории Карадага был найден, изучен и в 2012 году описан новый для науки вид *Haslea karadagensis* (Gastineau et al., 2012; Davidovich et al., 2012). В настоящее время готовится к публикации описание ряда новых видов из рода *Haslea* и *Nitzschia*. Первоначальной причиной выделения новых видов была их репродуктивная несовместимость с похожими

видами из других популяций. Новейшая история изучения жизненных циклов и репродукции диатомовых на Карадаге представлена работами м.н.с. Ю.А. Подунай (Подунай, Давидович, 2012; Подунай, 2013; Подунай и др., 2013; Podunay et al., 2014) и м.н.с. К.И. Шоренко (Шоренко, Давидович, 2012).

Перспективы изучения. В изучении репродуктивной биологии диатомовых водорослей наметилось несколько направлений, которые можно считать перспективными для будущих исследований. Традиционным и в то же время до конца не исчерпанным остается изучение жизненных циклов диатомовых, включающее установление характерных для вида максимальных и минимальных размеров, определение размерного диапазона, при котором возможна сексуальная индукция, определение скорости изменения размеров клеток, продолжительности отдельных фаз и общей продолжительности жизненного цикла. Всё это требует продолжительной работы с культурами. По-прежнему актуальным остается изучение процесса полового воспроизведения у разных видов диатомовых. Поле деятельности здесь огромное, поскольку половое воспроизведение наблюдалось и в разной мере описано у сравнительно небольшого числа видов диатомовых (200+) из десятков тысяч известных. Описание типов полового процесса, изучение цитологических особенностей гаметогенеза и аукоспороборазования, механизма движения гамет возможно при работе с живыми пробами, но предпочтительней с культурами водорослей. Система скрещивания видов, включающая возможные пути воспроизведения (гомо- и гетероталлический), – еще одно важное направление исследований, которые можно выполнить только при наличии клоновых культур. Генетические основы определения и проявления пола у диатомовых пока не выяснены. С полом связано наследование отдельных оргanelл, в частности митохондрий; исследования диатомовых в этом направлении только начинаются. Наряду с изучением биоразнообразия локальных акваторий представляется перспективным изучение генетических, морфологических особенностей и репродукции отдельных видов диатомовых, полученных из разных мест Мирового океана. Используя принципы репродуктивной биологии, мы получаем надежную основу для изучения ареалов отдельных видов. Согласно биологической концепции вида, видовые границы, по сути, представлены биологическими репродуктивными барьерами. Их можно в ряде случаев установить экспериментально, что даёт материал для идентификации видов и биогеографического анализа. Использование репродуктивных границ для идентификации и описания видов соответствует мировой тенденции в этом вопросе, определяющейся во многом работами Д.Г. Манна и его последователей (напр., Mann et al., 2004), и отражённой в современных обзорных статьях (Amato, 2010; Mann, 2010). Репродуктивные границы, наряду с морфологическими и генетическими различиями, выступают третьим краеугольным камнем таксономии диатомовых. Диатомовые – быстро эволюционирующая группа организмов. Изучение репродуктивной биологии диатомовых, несомненно, позволит пролить свет на многие вопросы, касающиеся их эволюции.

В заключение отметим, что исследования в области репродуктивной биологии диатомовых, которые ведутся на Карадаге в настоящее время, являются уникальными для всего постсоветского пространства и пока не выполняются ни в одном профильном институте или вузе СНГ. Именно поэтому работа с культурами, начатая на Карадагской биостанции Л.А. Ланской, не потеряла своей актуальности и продолжает оставаться стержневым направлением исследований.

Литература

- Вассер С.П., Бухтіярова Л.М. Прісноводні діатомові водорості (Bacillariophyta) Ялтинського та Карадазького заповідників // Укр. ботан. журн. – 1990. – 47, № 6. – С. 28–31.
- Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник НАН України) / ред. Гаевская А.В., Морозова А.Л. // Карадаг – 2009. Сб. науч. трудов, посвящён. 95-летию Карадагской науч. станц. и 30-летию Карадагского природ. заповед. НАНУ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 50–60.
- Гринев В.В. Результаты обследования альгофлоры источников пресной воды на территории Карадагского природного заповедника // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1999. – Т. XVI – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 27–32.
- Гринев В.В. Результаты обследования альгофлоры континентальных водоемов Карадагского природного заповедника // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 2001. – Т. XVIII – Симферополь: СОНАТ, 2003. – С. 33–37.
- Гринев В.В. Диатомовые водоросли континентальных водоемов Карадагского природного заповедника / ред. Морозова А.Л., Гнубкин В.Ф. // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. трудов, посвящён. 90-летию Карадагской науч. станц. им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природн. запов. НАНУ. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 49–57.
- Гринев В.В. Данные по распространению и численности водорослей в континентальных водоемах Карадагского природного заповедника // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XXIII. 2006 г. – Симферополь: Н. Оріанда, 2008. – С. 106–113.
- Давидович Н.А. Продолжительность деления клеток *Haslea subagnita* (Pr.-Lavr.) Makar.et Kar. (Bacillariophyta) в разные периоды жизненного цикла // Физиол. раст. – 1992. – 39, № 3. – С. 599–605.
- Давидович Н.А. Размер инициальных клеток диатомовой водоросли *Nitzschia lanceolata*, сформировавшихся при разных режимах освещения // Цитология. – 1995. – 37, № 3. – С. 257–265.
- Давидович Н.А. Эколого-физиологическое исследование полового воспроизведения диатомовых / ред. Давидович Н.А., Емельянов В.А.: Сб. науч. трудов. Тр. Карадагского фил. ИнБИОМ им. А.О. Ковалевского НАНУ 1994 г. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. – С. 63–66.
- Давидович Н.А. Половое воспроизведение *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grun. (Bacillariophyta) // Альгология. – 1999. – 9, № 1. – С. 3–12.
- Давидович Н.А. Подчиняется ли *Asterionella formosa* правилу МакДональда-Пфитцера? // Актуальные проблемы современной альгологии / Тез. докл. III Междунар. конф. (Харьков, 20–23 апреля 2005 г.). – Харьков, 2005а. – С. 208.
- Давидович Н.А. Наследование пола при внутриклоновом воспроизведении облигатно двудомного вида *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Bacillariophyta) // Альгология. – 2005б. – 15, № 4. – С. 385–398.
- Давидович Н.А., Давидович О.И. Половое воспроизведение и система скрещивания *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (Bacillariophyta) // Альгология. – 2010. – 20, № 4. – С. 385–405.
- Давидович Н.А., Подунай Ю.А., Давидович О.И. Об отсутствии биологической репродуктивной изоляции между аллопатрическими популяциями *Synedra ulna* (Bacillariophyta) // Наук. записки Тернопільського держ. пед. універ. ім. Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. вип.: Гідроекологія. – 2010. – 43, № 2 – С. 153–156.
- Давидович Н.Г., Чепурнов В.А. Периодические компоненты динамики численности бентосных диатомовых водорослей верхней сублиторали Чёрного моря в районе Карадага // Экология моря. – 1992. – Вып. 40. – С. 27–32.
- Давидович О.И. Устойчивость размерного распределения клеток в популяции *Navicula repnata* var. *pontica* (Bacillariophyta) к изменению солёности // Наук. записки Тернопільського держ. пед. універ. ім. Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. вип.: Гідроекологія. – 2005. – 27, № 4. – С. 62–63.
- Дарієнко Т.М. Почвенные водоросли заповедников Горного Крыма (Украина, Горный Крым) // Альгология. – 2000. – 10, № 1. – С. 54–62.

Згуровская Л.Н. Влияние добавок элементов питания на прорастание спор и деление планктонных водорослей из донных грунтов // Океанология. – 1977. – 17, № 1. – С. 119–122.

Згуровская Л.Н. Видовой состав и распределение планктонных водорослей в донных илах Черного моря // Океанология. – 1978. – 18, № 4. – С. 716–719.

Згуровская Л.Н., Кустенко Н. Г. Влияние аммиачного азота на деление клеток, фотосинтез и накопление пигментов у *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Chaetoceros* sp. и *Prorocentrum micans* Ehrh. // Океанология. – 1968. – 8, № 1. – С. 116–125.

Кошевой В.В. Наблюдения за фитопланктоном Черного моря у берегов Карадага // Бюлл. океанограф. ком. – 1956. – № 3. – С. 40–45.

Кустенко Н.Г. Оптимальная комбинация факторов внешней среды для развития массовых форм планктона Черного моря // Вестн. Московского гос. универ. им. Ломоносова. – 1971. – № 2. – С. 38–41.

Кустенко Н.Г., Рошин А.М. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. // Биол. науки. – 1974. – № 10. – С. 60–62.

Кустенко Н.Г. Образование крупных клеток в колониях диатомеи *Melosira moniliformis* // Биология моря. – 1978. – № 5. – С. 72–74.

Кустенко Н.Г. Особенности онтогенеза диатомовой водоросли *Cerataulina bergonii* Perag. // Биология моря. – 1979. – № 2. – С. 79–82.

Кустенко Н.Г. Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1991. – 156 с.

Кустенко Н.Г. Динамика численности и видовое разнообразие диатомовых водорослей // Карадагский гос. заповед. Летопись природы, 1989. – 1993. – Т. VI. – С. 33–43.

Кустенко Н.Г. Фитопланктон // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1997. – 1998. – С. 12–20.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Диатомовый комплекс фитопланктона // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1998. – Т. XV. – Симферополь: СОНАТ, 2001а. – С. 36–42.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Диатомовый комплекс у берегов Карадага и прилегающих территорий // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы, 1999. – Т. XVI. – Симферополь: СОНАТ, 2001б. – С. 20–27.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Численность, видовой состав и размерная структура популяций диатомовых водорослей в акватории Карадага в 2000 году // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XVII. 2000 г. – Симферополь: СОНАТ, 2003а. – С. 278–323.

Кустенко Н.Г., Давидович О.И. Особенности размножения диатомовых водорослей в акватории Карадага в 2001 году // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XVIII. 2001 г. – Симферополь: СОНАТ, 2003б. – С. 28–33.

Кустенко Н.Г., Летухова В.Ю., Давидович О.И. Морские планктонные диатомовые водоросли // Карадагский природ. заповед. НАНУ. Летопись природы. – Т. XIX. 2002 г. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 32–36.

Кустенко Н.Г., Рошин А.М. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. // Биол. науки. – 1974. – № 10. – С. 60–62.

Ланская Л.А., Пишенина Т.И. Сравнение химического состава некоторых видов диатомовых в культурах и в море // Тр. Севастопольской биол. станц. – 1963. – 16. – С. 457–462.

Ланская Л.А. Суточный ход деления некоторых, видов планктонных водорослей Черного моря в культурах / ред. В. Н. Грезе. Биология и распределение планктона южных морей. – М.: Наука, 1967. – С. 16–21.

Ланская Л.А. Культивирование водорослей / ред. К. М. Хайлов. Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 5–22.

Ланская Л.А., Маркианович Е.М. Влияние некоторых морских планктонных и бентосных водорослей на сапрофитные бактерии в условиях культур // Тр. Севастопольской биол. станц. – 1960. – 8. – С. 4–10.

Миронов О.Т., Ланская Л.А. Влияние нефтепродуктов на развитие морского фитопланктона / ред. В. А. Водяницкий. Вопросы биоокеанографии. – К.: Наук. думка, 1967а. – С. 161–164.

Миронов О.Т., Ланская Л.А. Развитие некоторых диатомовых водорослей в морской воде, загрязненной нефтепродуктами / ред. Грезе В.Н. Биология и распределение планктона южных морей. – М.: Наука, 1967б. – С. 31–34.

Подунай Ю.А., Давидович Н.А. Типы гаметогенеза у *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenb. (Bacillariophyta) // Актуальные проблемы современной альгологии / Тез. докл. IV Международ. конф. (Киев, 23–25 мая 2012 г.). – Киев, 2012. – С. 237–238.

Подунай Ю.А. Половое воспроизведение *Ulnaria acus* (Kützing) M. Aboal (Bacillariophyta) // Актуальні проблеми сучасної гідроекології / Зб. матеріал. науков. практич. конф., присвяч. 95-річчю заснув. НАНУ (Київ, 5–6 листопада 2013). Київ, 2013. – С. 72–73.

Подунай Ю.А., Давидович О.И., Давидович Н.А. О географическом распространении *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta) // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований (24–29 августа 2013, Борок, Россия). Материалы XIII Международ. научно-практич. конф. альгологов. – Борок, 2013. – С. 139–140.

Прокудина Л.А. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции // Тр. Карадагской биол. станц. АН УССР. – 1952. – Вып. 12. – С. 116–117.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. – М. – Л.: АН СССР, 1955. – 223 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. – М.–Л.: АН СССР, 1963. – 244 с.

Роцин А.М. Влияние условий освещения на образование аукоспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough // Физиол. раст. – 1972. – 19, № 1. – С. 180–185.

Роцин А.М. О характере укрупнения клеток *Coscinodiscus granii* Gough. // Биол. науки. – 1973. – № 5. – С. 78–81.

Роцин А.М. Влияние условий освещения на вегетативное размножение клеток и половое воспроизведение двух видов центрических диатомовых водорослей // Физиол. раст. – 1976. – 23, № 4. – С. 715–719

Роцин А.М. Половое воспроизведение и эволюция диатомовых водорослей / ред. Давидович Н.А., Емельянов В.А. Сб. науч. трудов. Тр. Карадагского фил. ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского НАНУ 1994. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. – С. 159–173.

Роцин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1994. – 171 с.

Роцин А.М., Давидович Н.А., Чепурнов В.А. Видовой состав и динамика численности бентосных диатомовых водорослей на верхней каменистой sublittorali. Карадагский государственный заповедник // Карадагский природ. заповед. Летопись природы. – 1988. – Т. 5. – С. 31–36.

Роцин А.М., Лекамецва В.Н., Луценко Н.А. О жизненных циклах некоторых видов морских диатомовых водорослей в культурах // Биол. науки. – 1973. – Вып. 3. – С. 75–79.

Роцин А.М., Чепурнов В.А., Кустенко Н.Г. Диатомовые водоросли / ред. В.К. Соколов. Флора и фауна заповедников СССР: Водоросли, грибы, мохообразные. – М., 1992. – С. 7–18.

Сеничкина Л.Г., Неврова Е.Л., Поликарпов И.Г. Диатомовые водоросли / ред. Морозова А. Л., Гнюбкин В. Ф. // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. науч. трудов, посвящён. 90-летию Карадагской науч. станц. им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповед. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 248–272.

Стройкина В.Г. Деякі дані про склад фітопланктону Карадагського району Чорного моря // Тр. Карадагської біол. станц. – 1940. – Вип. 6. – С. 141–144.

Стройкина В.Г. Фитопланктон Чёрного моря в районе Карадага и его сезонная динамика // Тр. Карадагской биол. станц. АН УССР. – 1950. – Вып. 10. – С. 38–52.

Чепурнов В.А. Половой процесс и формирование аукоспор у диатомовых водорослей (Bacillariophyta) / ред. Давидович Н.А., Емельянов В.А. Сб. науч. трудов. Тр. Карадагского фил. ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского НАНУ 1994. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1997. – С. 53–62.

Шоренко К.И., Давидович Н.А. Репродуктивная совместимость клонов диатомовой водоросли *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs, полученных из географически удаленных популяций // Актуальные проблемы современной альгологии / Тез. докл. IV Международ. конф. (Киев, 23–25 мая 2012 г.). – Киев, 2012. – С. 237–238.

Шоренко К.И., Давидович Н.А. О синонимии *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow и *Nitzschia birostrata* W. Smith (Bacillariophyta) // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований (24–29 августа 2013, Борок, Россия). Материалы XIII Международ. научно-практич. конф. альгологов. – Борок, 2013. – С. 99–100.

Шоренко К.И. Перспективы использования клоновых культур диатомовых водорослей в качестве типового материала // Актуальні проблеми сучасної гідроекології. Зб. матеріал. науков. практич. конф., присвяч. 95-річчю заснув. НАНУ (Київ, 5–6 листопада 2013). – Київ, 2013. – С. 102–103.

Шоренко К.И., Давидович О.И., Давидович Н.А. К вопросам таксономии, репродукции и распространения *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow (Bacillariophyta) // Альгология. – 2013а. – **23**, № 2. – С. 113–137.

Шоренко К.И., Давидович Н.А., Давидович О.И., Куликовский М.С. *Nitzschia rectilonga* Takano (Bacillariophyta) – вид или видовой комплекс? // Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты / Сб. ст. II Международ. научно-практич. конф. (Минск, 12–14 ноября 2013 г.). – Минск, 2013б. – С. 125–128.

Шоренко К.И., Давидович Н.А., Куликовский М.С. Изменчивость морфологических и структурных элементов панциря в генетически однородных и разнородных группах диатомовой водоросли *Nitzschia rectilonga* Takano, 1983 (Bacillariophyta) // Биология моря. – 2014а. – **40**, № 5. – С. 364–372.

Шоренко К.И., Давидович Н.А., Давидович О.И. Влияние солёности на морфологические характеристики панцирей двух близких видов диатомовых водорослей *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow, 1862 и *Nitzschia rectilonga* Takano, 1983 // Морской экол. журн. 2014б. – 2014. – **13**, № 3. – С. 75–80.

Amato A. Species concepts and definitions: reproductive isolation as a tool to reveal species boundaries // Inter. J. Plant Reprod. Biol. – 2010. – **2**, № 2. – P. 114–126.

Davidovich N.A. Sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseries* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 1998. – № 1. – P. 126–137.

Davidovich N.A. Sexual reproduction of *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grun. (Bacillariophyta) // Inter. J. Algae. – 2001. – **3**, № 3. – P. 1–12.

Podunay Yu.A., Davidovich O.I., Davidovich N.A. Mating system and two types of gametogenesis in the fresh water diatom *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta) // Альгология. – 2014. – **24**, № 1. – С. 3–19.

Gastineau R., Davidovich N.A., Bardeau J-F., Caruso A., Leignel V., Hardivillier Y., Jacqueline B., Davidovich O.I., Rinc Y., Gaudin P., Cox E. J., Mouget J-L. *Haslea karadagensis* (Bacillariophyta): a second blue diatom, recorded from the Black Sea and producing a novel blue pigment. // Eur. J. Phycol. – 2012. – **47**, № 4. – P. 469–479.

Jahn R., Kusber W.-H. Reinstatement of the genus *Ceratoneis* Ehnberg and lectotypification of its type specimen: *C. closterium* // Ehnberg Diatom Research. – 2005. – **20**, № 2. – P. 295–304.

Kaczmarzka I., Davidovich N.A., Ehrman J.M. Sex cells and reproduction in the diatom *Nitzschia longissima* (Bacillariophyta): discovery of siliceous scales in gamete cell walls and novel elements of the perizonium // Phycologia. – 2007. – **46**, № 6. – P. 726–737.

Kaczmarzka I., Ehrman J.M., Moniz M.B.J., Davidovich N. Phenotypic and genetic structure of interbreeding populations of the diatom *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta) // Phycologia. – 2009. – **48**, № 5. – P. 391–403.

Mann D.G. Discovering diatom species: is a long history of disagreements about species-level taxonomy now at an end? // Plant Ecology and Evolution. – 2010. – **143**, № 3. – P. 251–264.

Mann D.G., McDonald S.M., Bayer M.M., Droop S.J.M., Chepurnov V.A., Loke R.E., Ciobanu A., du Buf J. M. H. Morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species of *Sellaphora* (Bacillariophyceae). // Phycologia. – 2004. – **43**. – P. 459–482.

Mouget J.-L., Gastineau R., Davidovich O., Gaudin P., Davidovich N.A. Light is a key factor in triggering sexual reproduction in the pennate diatom *Haslea ostrearia* // FEMS Microbiol. Ecol. – 2009. – **69**, № 2. – P. 194–201.

Roshchin, A.M., Chepurnov, V.A. Dioecy and monoecy in the pennate diatoms (with reference to the centric taxa) / S. Mayama, M. Idei & I. Koizumi. 14-th International Diatom Symposium (Koenigstein, 1999). – Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1999. – P. 241–261.

Historical review and perspective study of diatoms (Bacillariophyta) on Karadag. N.A. Davidovich, K.I. Shorenko, O.I. Davidovich, Y.A. Podunay. The article provides information regarding the historical aspects and perspectives for study of diatoms at Karadag. Character of works on diatoms that have been carried out at the Karadag biological station since its foundation to the present time was analyzed. Prospects for further research in this area were discussed.

Key words: Karadag Nature Reserve, Diatom Algae, Historical Review, Perspective Study.

*М.И. Сеничева*¹, науч. сотр., *Н.В. Поспелова*¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.
**СЕЗОННЫЕ И МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА**

Проанализированы результаты многолетних исследований структурных характеристик фитопланктона в прибрежных водах Карадагского природного заповедника и в прилегающих акваториях за 1936 – 2012 гг. Установлено наличие трёх, иногда четырёх сезонных максимумов развития фитопланктона: ранневесенний (февраль – март), вызываемый конвективным перемешиванием вод, поздневесенний (апрель – май), летний (может быть в июне – августе) и осенний (сентябрь – октябрь) наблюдаются после стонных процессов и подъёма к поверхности моря слоя сезонного термоклина. Выявлено более высокое современное видовое разнообразие фитопланктона, в основном за счёт нанопланктонных форм, не найденных в сетных пробах в первой половине прошлого столетия. В начале XXI в. зарегистрировано более высокое количественное развитие планктонных водорослей, по сравнению с XX в., значительно изменился состав доминирующих видов. Некоторые виды диатомовых водорослей, доминирующих в 1930-е–1950-е гг., в настоящее время встречаются редко и в небольшом количестве, а некоторые не встречаются вовсе.

Ключевые слова: фитопланктон, «цветение» воды, стонно-нагонные процессы, Карадаг, Чёрное море.

Для выяснения изменений, произошедших в последние годы в таксономическом составе и количественном развитии фитопланктона в прибрежных водах Юго-Восточного Крыма (акватория Карадагского природного заповедника и прилегающие к ней районы) нами проанализированы результаты исследований, опубликованные в разные годы (Берсенева, Сеничева, 1995, Кошевой, 1959, Кузьменко, 1995, 2001, Куфтаркова и др., 2004, Прошкина-Лавренко, 1995, Сеничева, 2004, 2008, Сеничкина, 1995, 2001, Стройкина, 1940, 1950), а также наши неопубликованные данные за 2004 и 2009 – 2012 гг.

Материал и методы. В 1930 – 1950-е гг. в акватории Карадагской биологической станции круглогодичные наблюдения за развитием фитопланктона проводили на трёх постоянных станциях. Пробы отбирали сетью Джеди (газ № 20 (70)) по слоям 100 – 75, 75 – 50, 50 – 25, 25 – 10 и 10 – 0 м. С июля 1940 по август 1941 гг. пробы фитопланктона отбирали на одной станции однолитровым батометром с горизонтов 0,5, 5, 10 и 20 м. В 80 – 90-е годы исследования проводили на научно-исследовательских кораблях на полигоне от Судака до мыса Киик-Атлама. Пробы фитопланктона отбирали 3 – 6-литровыми пластиковыми батометрами от поверхности до 50 – 70 м с различных горизонтов в соответствии с особенностями гидрологической структуры вод в период наблюдений. В 2004 и 2009 – 2012 гг. пробы отобраны с поверхности и в придонном слое прибрежных и мористых станций в районе от пос. Курортное до бухты Коктебель. Количество клеток кокколитофорид и других мелких флагеллят учитывали в «живой» капле до сгущения проб. Затем пробы воды объёмом 1 – 5 л сгущали с помощью воронки обратной фильтрации с использованием ядерных фильтров с размерами пор

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

1 мкм. В полученном концентрате объёмом 10 – 100 мл, фиксированном раствором Люголя, определяли количество клеток нанофитопланктона (2 – 20 мкм) в капле объёмом 0,01 мл; микрофитопланктон (более 20 мкм) определяли в камере объёмом 0,8 мл. По размерам клеток рассчитывали их объём и биомассу.

Результаты и обсуждение. Наибольшее количество наблюдений выполнено в тёплый период года – в мае, июне, августе и сентябре, минимальное – зимой, ранней весной и поздней осенью. В 1930 – 1950 гг. в сетных пробах не учитывались нанопланктонные виды золотистых, зелёных, динофитовых водорослей и цианобактерий, достигающих высокой численности, вследствие чего были получены более низкие значения общего количества видов и суммарные величины численности и биомассы фитопланктона, чем в 1980 – 2012 гг.

Суммируя результаты исследований по видовому разнообразию фитопланктона за 1938 – 1998 гг., Л.Г. Сенечкина с коллегами (2001) приводят полный список видов водорослей, обитающих в шельфовой зоне в районе Карадага, включающий 228 видов и разновидностей из 7 отделов. Кстати, *Halosphaera viridis* F. Schmitz 1878 – вид, относящийся к отделу Chlorophyta, был включён в отдел Xanthophyta (в современной систематике – класс Xanthophyceae в отделе Ochrophyta). Наибольшим видовым разнообразием характеризовались диатомовые, составляющие 45% общего количества водорослей, и пиррофитовые – 38%.

Исследования, проведённые в прибрежных водах Карадага в 1980 – 2012 гг., выявили более высокое видовое разнообразие фитопланктона, в основном за счёт нанопланктонных форм, не отмечаемых в сетных пробах в первой половине прошлого столетия. Изменился и состав доминирующих видов. Одни виды (*Chaetoceros danicus* Cleve, 1889, *C. convolutus* Castr., 1886, *C. holsaticus* Schütt, 1895, *Thalassionema frauenfeldii* (Grun.) Temp. & Perag., 1910), доминирующие в 1930 – 1950 гг., в настоящее время не встречаются в планктоне, другие (*Ditylum brightwellii* (West) Grunow, 1885, *Hemiaulus hauckii* Grun. ex Van Heurck, 1882) обнаруживаются очень редко. Зарегистрировано и более высокое количественное развитие планктонных водорослей.

Анализ результатов исследований за период 1936 – 2012 гг. показал, что в прибрежных водах Карадага встречается 315 видов и разновидностей водорослей, относящихся к 7 отделам. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются динофитовые – 132 вида (43% от общего количества видов) и диатомовые водоросли – 112 видов (36%). Значительно уступают им золотистые водоросли, представленные 40 видами, зелёные – 11, цианобактерии – 10, криптофитовые – 5 и эвгленовые – 1 видом. В составе динофитовых водорослей наиболее богаты видами роды *Protoperdinium* (23 вида), *Ceratium* (14), *Dinophysis* и *Prorocentrum* (по 12), *Gonyaulax* и *Gymnodinium* (по 9), *Peridinium* (8), *Oxytoxum* (7). У диатомовых водорослей наибольшее количество видов зарегистрировано у родов *Chaetoceros* (30), *Coscinodiscus* (10), *Nitzschia* (7), *Thalassiosira* (5), *Pseudonitzschia* (4). У золотистых водорослей наибольшего видового разнообразия достигают представители класса примнезиевых – кокколитофорида (30 видов), из них наибольшее количество видов отмечено у родов *Syracosphaera* (5), *Rhabdosphaera*, *Pontosphaera* и *Acanthoica* (по 3). Класс диктиоховых – силикофлагелляты – включает 6 видов, из них только род *Dictyocha* представлен 3 видами. Класс хризофитовых представлен родом *Dinobryon* (2 вида), класс ксантофитовых – родом *Meringosphaera* (1 вид). Наибольшим числом видов среди криптофитовых водорослей выделяется род *Cryptomonas* (4), в отделе зелёных – род *Carteria* (3) в отделе цианобактерий – род *Oscillatoria* (3).

Прибрежные воды Карадага характеризуются высокой динамической активностью, которая определяется близостью к струе Основного черноморского течения (ОЧТ), а также сгонно-нагонными процессами. Между ОЧТ и берегом формируется система вихрей и антициклонических круговоротов, способствующих интенсивному перемешиванию вод. Нагонные течения перемещают верхние слои воды из центра циклонического течения к берегу, сгонные – прогретые и обогащённые фитопланктоном прибрежные воды – в открытое море, что сопровождается подъёмом к поверхности холодных глубинных вод с высоким содержанием биогенных элементов. На формирование прибрежных вод значительное влияние оказывает и приток распреснённых вод Азовского моря, понижающих солёность весной до 17,37, летом – до 15,93 ‰ и обогащающих поверхностные воды минеральным фосфором и органическим азотом. В настоящее время повышенный органический фон отмечается также у поселка Курортное в связи с локальным сбросом сточных вод (Куфтаркова и др., 2004).

Часто меняющаяся гидрологическая обстановка оказывает большое влияние на количественное развитие и пространственное распределение фитопланктона исследуемой акватории. По круглогодичным наблюдениям в 1930 – 1950 гг. в течение большей части года численность фитопланктона была не велика, но весной и осенью наблюдалось её резкое увеличение, вызванное бурным развитием небольшой группы наиболее часто встречающихся форм. В некоторые годы отмечался слабо выраженный летний максимум (июнь – август 1939 г. (Стройкина, 1950), август 1950, август – сентябрь 1955 гг. (Кошевой, 1959)).

Рассмотрим сезонные изменения фитопланктона в период с 1936 по 2012 г.

В зимний период (декабрь – январь), вследствие интенсивного конвективного перемешивания вод в эвфотической зоне моря, происходит накопление биогенных элементов, но из-за низких температур и слабой солнечной инсоляции развитие фитопланктона невелико. По данным Стройкиной (1950), в 1930-е гг. в прибрежной зоне развитие фитопланктона происходило во всей толще воды. В декабре при температуре 12,8°C и солёности 18 ‰ наибольшей численности достигали холодолюбивые виды диатомовых *C. danicus* (212 тыс. кл.·м⁻³ в слое 0 – 10 м), *Thalassionema nitzschioides* (Grun.) Mereschk., 1902 (67 тыс. кл.·м⁻³), *H. hauckii*, 1882 (30,5 тыс. кл.·м⁻³) и динофитовых водорослей *Neoceratium fusus* (Ehr.) Gomez, Moreira & Lopez-Garcia, 2010 (60 тыс. кл.·м⁻³), *N. tripos* (Müller) Gomez, Moreira & Lopez-Garcia, 2010 (15 тыс. кл.·м⁻³ в слое 10 – 20 м). Постоянно встречались диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis* (M. Schultze) Sundström, 1986, *Chaetoceros peruvianus* Bright., 1856, *C. convolutus*, *C. holsaticus*, *Odontella mobiliensis* (Bailey) Grun., 1884, *Ceratoneis closterium* Ehr., 1839. Суммарная биомасса фитопланктона в январе 1941 г. составляла 85 мг·м⁻³ (Стройкина, 1950). Поскольку численность колониальных видов диатомовых водорослей цитируемый автор учитывала по количеству цепочек, а в период массового развития этих видов количество клеток в цепочке может варьировать в пределах 10 – 30 и более, определить истинную численность водорослей невозможно.

В 1980-е гг. зимнее развитие фитопланктона также было слабым. Так, в декабре 1985 г. на поверхности прибрежной станции суммарная численность изменялась в пределах 26 – 32 млн. кл.·м⁻³, биомасса 22 – 93 мг·м⁻³ (Сеничева, 2004). На всех станциях по численности доминировали три вида – мелкоклеточная кокколитофорида *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay & Mohler, 1967, динофлагеллята *Prorocentrum cordatum* (Ostenf.) Dodge, 1975 и диатомея *T. nitzschioides*. Вдали от берега 81 % общей численности (82 млн. кл.·м⁻³) составляла *E. huxleyi*, вследствие чего здесь получена минимальная биомасса. На прибрежной станции биомасса

была в 4 раза выше, в основном за счёт динофитовых водорослей *P. cordatum*, *P. scutellum* Schröder, 1900, *P. micans* Ehr., 1834, *N. tripos*, *Protoperidinium divergens* (Ehr.) Balech, 1974, *P. crassipes* (Kofoid) Balech, 1974. В небольшом количестве, но повсеместно встречались диктиоховые водоросли *Octactis octonaria* (Ehr.) Novasse, 1946, *Dictyocha speculum* Ehr., 1839 и зелёные *Poropila dubia* Schiller, 1925, *Pterosperma cristatum* Schiller, 1925. У Кузьмичева камня, в связи с постоянным перемешиванием вод в зоне прибоя, преобладали бентосные виды диатомовых водорослей: *Navicula pennata* Schmidt, 1876, *N. cancellata* Donkin, 1872, *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz., 1844, *Amphora hyaline* Kütz., 1844, *Cocconeis scutellum* Ehr., 1838, *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., 1867.

В ранневесенний период (февраль) с возрастанием солнечной радиации при температуре воды около 8°C и высокой концентрации биогенных элементов в связи с конвективным перемешиванием вод на взморье Карадага начинается развитие мелкоклеточной холодолюбивой диатомеи *S. costatum*. В феврале 1941 г. этот вид вызывал «цветение» воды (Стройкина, 1950). Основное развитие проходило в слое 0 – 5 м, биомасса на поверхности моря достигала 750 мг·м⁻³, снижаясь на глубине 5 м до 543 мг·м⁻³, а на 10 м – до 29 мг·м⁻³. В марте 1939 г. при температуре воды 8°C *S. costatum* заполняла всю толщу вод от поверхности до дна. Вблизи берега её развитие было более интенсивным, численность достигала 900 тыс. цепочек·м⁻³. С середины марта 1939 г. при температуре воды 9°C и солёности 18 ‰ в поверхностном слое моря начиналось развитие постоянных компонентов планктона – *C. danicus* и *Chaetoceros curvisetus* Cleve, 1889. В апреле того же года при повышении температуры воды до 11°C количественные показатели этих видов достигали максимальных величин, причём численность *C. danicus* на всей акватории изменялась в небольших пределах – 246 – 276 тыс. кл·м⁻³. Численность *C. curvisetus* была ниже у берега (402 тыс. цепочек·м⁻³), а вдали от берега при более низкой температуре воды (9°C) насчитывалось 1010 тыс. цепочек·м⁻³. С конца апреля до середины мая наблюдалась весенняя вспышка более теплолюбивого *Chaetoceros affinis* Lauder, 1864. Во второй половине мая все виды *Chaetoceros* встречались уже в ограниченном количестве, а в конце июня, очевидно, в результате апвеллинга, отмечена новая вспышка *C. danicus* и *C. curvisetus*. Из динофитовых водорослей в весенний период наиболее часто встречались *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge, 1989, *Gonyaulax digitale* (Pouchet) Kofoid, 1911, *Protoperidinium joergensenii* (Balech) Balech, 1974, *P. oceanicum* (VanHöffen) Balech, 1974, *P. divergens*, *P. crassipes*, *P. pallidum* (Ostenfeld) Balech, 1973, *Dinophysis acuta* Ehr., 1839, *Diplopsalis lenticula* Bergh, 1882 [13].

По нашим данным (Сеничева, 2004), в феврале 1991 и 2003 гг., как и в 1930 – 1940-е годы, массового развития достигала диатомея *S. costatum*, составляющая до 99% суммарной численности фитопланктона. В тёплом 1991 г. со слабым конвективным перемешиванием вод её количество достигало 446 млн. кл·м⁻³, биомасса – 388 мг·м⁻³. Развитию *S. costatum* сопутствовали диатомовые, характерные для поздневесеннего периода – *Chaetoceros socialis* Lauder, 1864, *C. subtilis* Cleve, 1896, *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden, 1928, *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendeby, 1937. В холодном 2003 г., в результате более глубокого вертикального перемешивания вод, количество фитопланктона в феврале было на порядок выше – 4733 млн. кл·м⁻³, биомасса достигала 986 мг·м⁻³. Активно-му развитию *S. costatum* сопутствовали более холодолюбивые виды диатомовых *T. nitzschoides* и *Chaetoceros rigidus* Ostenfeld, 1902. Роль динофитовых водорослей в ранневесеннем планктоне была невелика. В 1991 г. встречались единичные клетки *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech ex Loeblich III, 1965 и цисты динофитовых

с диаметром 11–27 мкм. В 2003 г. в основном встречались цисты динофитовых с диаметром 8–10 мкм и в небольшом количестве *Heterocapsa rotundata* (Lohm.) Hansen, 1995, *P. cordatum*, *P. micans* и *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) Hansen & Moestrup, 2000. Последний вид характерен для вод с пониженной солёностью, что свидетельствует о поступлении в исследуемую акваторию вод Азовского моря.

С апреля по октябрь таксономический состав и количественное развитие фитопланктона определялись частотой и продолжительностью сгонных процессов и глубиной залегания слоя сезонного термоклина. Так, в апреле 1989 г. в начале сгона на поверхности моря прибрежной станции по численности доминировала мелкоклеточная диатомея *C. socialis* и сопутствующие ей *C. affinis*, *C. curvisetus*, *C. pelagica*. В результате активного перемешивания вод у берега в большом количестве встречались бентосные виды диатомей – *L. ehrenbergii* и виды рода *Navicula*. Из динофитовых водорослей наибольшего развития достигали теплолюбивые *Heterocapsa triquetra* (Ehr.) Stein, 1883 и *S. trochoidea*. Суммарная численность фитопланктона составляла 289 млн. кл.·м⁻³, биомасса – 298 мг·м⁻³, основная доля в биомассе приходилась на *C. pelagica* и *C. affinis*. На мористой станции эти величины были на порядок ниже, основную часть биомассы создавала *C. pelagica*. После сгона отмечено существенное изменение таксономического состава и количества фитопланктона на всей акватории. Вследствие подъёма к поверхности более холодных вод на всех станциях значительно возросло количество мелкоклеточных зелёных водорослей, обитающих в Чёрном море до больших глубин, и кокколитофориды *E. huxleyi*, наибольшее количество которой регистрировалось у верхней границы слоя термоклина. На ближайших к берегу станциях основу численности (875 – 651 млн. кл.·м⁻³) составляли зелёные водоросли и диатомовые *C. socialis* и *C. affinis*, основную долю в биомассе (160 – 668 мг·м⁻³) – диатомовые. У теплолюбивого вида *C. affinis* наблюдалось образование спор, очевидно, как результат неблагоприятного воздействия холодных вод. На мористой станции численность фитопланктона увеличилась в 3 раза (до 113 млн. кл.·м⁻³) за счёт кокколитофориды *E. huxleyi* (Сеничева, 2004).

После сильного сгона и выхода к поверхности моря нижней границы слоя сезонного термоклина, снизившего температуру воды на поверхности до 9°C, в мае 1986 г. началось массовое развитие холодолюбивой мелкоклеточной диатомеи *P. delicatissima*, численность которой достигала уровня «цветения» воды. Её основное развитие проходило в слое 0 – 10 м, снижаясь на порядок на глубине 12 м. Высокое количественное развитие в этот период отмечено и у сопутствующих ей холодолюбивых видов: диатомовой *S. costatum*, кокколитофориды *E. huxleyi* и динофлагелляты *P. cordatum*; часто встречались холодолюбивые крупноклеточные виды динофлагеллят *N. tripos*, *N. furca*, *N. fusus*, *Prorocentrum scutellum* Schröder, 1900, *Dinophysis sacculus* Stein, 1883, *P. divergens*, обитающие обычно у нижнего слоя термоклина. Максимальные величины численности (1032 – 3161 млн. кл.·м⁻³) и биомассы (160 – 408 мг·м⁻³) фитопланктона отмечены на поверхности прибрежных станций, в сторону открытого моря эти величины снижались на порядок (Сеничева, 2004).

В мае 1987 и 2012 гг. слой термоклина, не выходя на поверхность, снижал температуру воды до 11°C. Численность фитопланктона в верхнем слое прибрежной зоны моря изменялась в пределах 12 – 1090 млн. кл.·м⁻³, биомасса – 4 – 577 мг·м⁻³. В 1987 г. в планктоне доминировали диатомея *Proboscia alata* (Brightw.) Sundström, кокколитофориды *E. huxleyi* и зелёные водоросли, в 2012 г. – крупноклеточная диатомея *P. calcar-avis*, ей сопутствовали *P. delicatissima*, *C. curvise-*

tus. Основное количество фитопланктона регистрировалось в слое термоклина (10 – 25 м), где за счёт крупноклеточных диатомей биомасса возрастала до $844 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. В эти годы величины численности и биомассы динофитовых были минимальными (до 24 млн. кл. $\cdot\text{м}^{-3}$ и $44 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ соответственно). Среди динофитовых по численности доминировали *Gymnodinium wulfii* Schiller, 1933, *Prorocentrum nanum* Schiller, 1918, *P. cordatum*, *P. micans*, *Gyrodinium fusiforme* Kofoid & Swezy, 1921, по биомассе – крупноклеточные виды рода *Neoceratium*. В мае 2012 г. в Сердоликовой бухте зарегистрировано обилие цианобактерии *Gleocapsa* sp. Kütz., 1843.

В мае 1992, 2004, 2009 и 2011 гг. выход на поверхность моря вод с температурой до 14°C привёл к развитию мелкоклеточных водорослей. В 1992 г. «цветение» воды вызывали кокколиитофориды *E. huxleyi*, составляющая 49 – 90 % суммарной численности фитопланктона, и сопутствующая ей холодолюбивая диатомея *S. costatum*. В 2009 и 2011 гг. отмечено развитие мелких диатомовых *C. affinis*, *C. curvisetus*, *S. costatum*, *T. nitzschioides*, крупноклеточной *P. alata* и динофлагеллаты *P. cordatum*. Основную часть биомассы в мае 1992, 2004 и 2011 гг. создавали крупноклеточные виды динофитовых *N. tripos*, *N. fusus*, *S. trochoidea*, *A. sanguinea*, *P. micans* и диатомея *P. alata*. В мае 2011 г. на фоне снижения солёности в поверхностном слое до 16,02 ‰, а также повышенного содержания растворённого органического вещества на большинстве прибрежных станций отмечена высокая численность (15 – 60 млн. кл. $\cdot\text{м}^{-3}$) мелкоклеточной криптофитовой *Hillea fusiformis* J.Schiller, 1925, а также зелёных и эвгленовых водорослей. Максимальная численность цианобактерий (до 81 млн.кл. $\cdot\text{м}^{-3}$) обнаружена в районе выпуска хозяйственных вод у биостанции.

При тёплой штилевой погоде развитие фитопланктона в прибрежной зоне Карадага было слабым. Так, в мае 2003 г. общая численность не превышала 34 млн. кл. $\cdot\text{м}^{-3}$, биомасса – $60 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. В планктоне доминировали теплолюбивые виды диатомовых *Chaetoceros insignis* Proschkina-Lavrenko и *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) Hasle, 1996 (последний характерен для вод с пониженной солёностью).

В летний период в прибрежной зоне под влиянием сильных вдольбереговых ветров возникают сгонные явления, процессы апвеллинга, которые приводят к быстрой перестройке вертикальной структуры вод, подъёму на поверхность холодных глубинных вод, обогащённых биогенными элементами. В начале летнего периода слой термоклина обычно залегает неглубоко (на глубине 15 – 20 м) и даже при незначительных сгонных ветрах он выходит на поверхность моря, что вызывает массовое развитие фитопланктона. Так, в конце июня 1938 и 1939 гг. высокой численности достигали диатомовые *C. danicus*, *C. curvisetus* и *P. alata*. В июне 1989 г., когда после сгонного процесса верхняя граница сезонного термоклина поднималась близко к поверхности моря, отмечено массовое развитие кокколиитофориды *E. huxleyi*, составляющей до 74 % суммарной численности, и сопутствующих ей диатомовых *C. closterium*, *C. pelagica*, *Leptocylindrus danicus* Cleve, 1889, *S. costatum* и динофитовых водорослей *S. trochoidea*, *P. cordatum*. Суммарная численность фитопланктона на поверхности моря изменялась в пределах 16 – 1007 млн кл. $\cdot\text{м}^{-3}$, биомасса – 2 – 398 $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Наиболее высокие значения зарегистрированы на прибрежных станциях. Основная масса фитопланктона в восточной части полигона была сконцентрирована в верхнем 25-метровом слое, а в западной, где термоклин, очевидно, поднимался более высоко, – в слое 0 – 10 м.

В годы с сильными сгонными процессами к поверхности моря поднимались холодные глубинные воды нижней границы слоя термоклина. Так, в июне

1991 г. в результате подъёма глубинных вод и одновременного поступления в прибрежную зону трансформированных азовоморских вод в узкой прибрежной зоне отмечена довольно высокая концентрация биогенных элементов. В верхнем 5-метровом сильно перемешанном слое количество фитопланктона было примерно одинаковым. Суммарную численность ($314 - 1825$ млн кл. \cdot м $^{-3}$) в равных долях представляли диатомея *P. delicatissima* и кокколитофорида *E. huxleyi*, а по биомассе ($294 - 1290$ мг \cdot м $^{-3}$) доминировала *P. delicatissima* (80–92%), вызывая «цветение» воды. Из сопутствующих видов в небольших количествах встречались диатомовые *C. closterium*, *L. danicus*, *S. costatum*, *T. nitzschioides*, виды рода *Chaetoceros*. Через трое суток резко понизилась концентрация биогенных элементов, особенно кремния, и в 1,5 раза снизилась численность доминирующих видов, но более чем в 6 раз возросла численность мелких жгутиковых и динофитовых водорослей (Кузьменко и др., 2001).

В тёплый июнь 2010 г. слой термоклина располагался ниже 20 м ($t = 16,7^{\circ}\text{C}$), температура воды в верхнем 10-метровом слое прогревалась до 21°C , а поступающие воды Азовского моря снижали солёность до 17,02 – 17,09 ‰. Эти воды с повышенным содержанием кремния стимулировали развитие крупноклеточных диатомовых водорослей *P. calcar-avis* и сопутствующих *D. fragilissimus* и *C. pelagica*, которые создавали большую часть (до 43 – 75%) суммарной биомассы ($180 - 1208$ мг \cdot м $^{-3}$). В районе биостанции зафиксировано высокое содержание растворённого органического вещества, что, возможно, вызывало обильное развитие цианобактерий *Microcystis* sp. Lemm., 1907 и *Gleocapsa* sp., составляющих основу суммарной численности фитопланктона ($44 - 250$ млн кл. \cdot м $^{-3}$); на остальных станциях отмечены мелкоклеточные диатомеи *P. delicatissima*, *S. costatum*, *C. affinis* и кокколитофорида *E. huxleyi*.

В середине лета, когда при тёплой штилевой погоде (июль 1938, 1939 и 2004 гг.) вода у берега прогревалась до дна ($t = 24^{\circ}\text{C}$), а концентрация биогенных элементов была минимальной, количественные показатели фитопланктона снижались. В этот период в 1938 и 1939 гг. отмечена летняя вегетация *C. danicus*, *C. curvisetus*, *P. alata* и *P. calcar-avis*, развитие которых увеличивалось с глубиной (Стройкина, 1950), а при перемешивании вод более интенсивно протекало на поверхности. В июле 2004 г. по численности доминировали мелкие жгутиковые ($320 - 647$ млн кл. \cdot м $^{-3}$), динофитовая *S. trochoidea* и цисты динофлагеллят; основную часть биомассы ($131 - 349$ мг \cdot м $^{-3}$) составляла *P. calcar-avis*.

В конце лета, когда слой сезонного термоклина заглублялся до 30 – 40 м и верхний слой вод прогревался до $23 - 24^{\circ}\text{C}$, количество фитопланктона снижалось до минимальных значений. Однако после сгонных ветров и подъёма верхней границы слоя термоклина до 10-метрового горизонта происходило массовое развитие диатомовых водорослей. В конце августа 1938 и 1939 гг. резко увеличилось количество холодолюбивой диатомеи *T. nitzschioides*. В августе 1940 г. биомасса фитопланктона на поверхности моря не превышала 85 мг \cdot м $^{-3}$, в 1941 г. – 41 мг \cdot м $^{-3}$, увеличиваясь до 55 мг \cdot м $^{-3}$ на глубине 5 – 10 м (Стройкина, 1950). В августе 1954 и 1955 гг. был отмечен сезонный максимум численности диатомовых водорослей, при этом биомасса динофитовых не превышала 100 мг \cdot м $^{-3}$ (Кошевой, 1959).

В связи с выходом слоя термоклина на поверхность в августе 1990 г. в прибрежных водах Карадага наблюдали массовое развитие кокколитофорида *E. huxleyi*, вызывавшей «цветение» воды у берегов Крыма и в западной части моря. У Карадага «цветением» был охвачен слой воды от поверхности до глубины 40 м. На всех горизонтах мористых станций, кроме *E. huxleyi*, отмечено обилие

зелёных и мелких гетеротрофных видов динофитовых водорослей: *G. fusiforme*, *Glenodinium paululum* Lindernann, *Protoberidinium steinii* (Jörg.) Balech, 1974. Часто встречались крупноклеточные виды: динофитовые *D. caudata*, *N. tripos* и диатомея *P. calcar-avis*. Максимальное количественное развитие фитопланктона отмечено на станции, расположенной над глубиной более 40 м. В вертикальном распределении здесь обнаружено три максимума: первый – на поверхности моря, где численность достигала 6300 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса – 2495 мг \cdot м⁻³; второй, более значительный максимум, – в слое термоклина на 25 м (17715 млн кл. \cdot м⁻³, 10475 мг \cdot м⁻³); и третий – на глубине 40 м (6983 млн кл. \cdot м⁻³, 4562 мг \cdot м⁻³). В сторону открытого моря численность фитопланктона резко снижалась, довольно равномерно распределяясь от поверхности до глубины 30 м (3254 – 3720 млн кл. \cdot м⁻³), биомасса не превышала 1172 – 1221 мг \cdot м⁻³. В слое ХПС (на 44 м), где доминировали зелёные водоросли, численность снижалась до 1067 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса – до 208 мг \cdot м⁻³. Роль диатомовых в мористой зоне была незначительной, но резко возросла вблизи берега. В верхнем 6-метровом слое моря «цветение» воды, кроме *E. huxleyi*, вызвала холодолюбивая диатомея *S. costatum*. В слое 11 – 18 м её численность снижалась. Во всём слое, особенно на придонном горизонте 18 м, часто встречались диатомовые *Thalassiosira parva* Proshkina-Lavrenko, *T. nitzschoides*, *P. calcar-avis* и динофитовые *D. caudata*, *N. tripos*, *N. furca*, *N. fusus*, *P. divergens*, *P. crassipes*, *P. stenii*, *Protoberidinium pellucidum* Bergh ex Loeblich & Loeblich III, 1881 (Сеничева, 2004).

В августе 1991 г. наблюдалось массовое развитие крупноклеточных диатомовых *P. calcar-avis*, *P. alata* и динофитовых из родов *Neoceratium*, *Protoberidinium*, *Peridinium*, *Cochlodinium*, *Gonyaulax*. Суммарная численность фитопланктона изменялась в пределах 63 – 640 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса – 194 – 1670 мг \cdot м⁻³ (Кузьменко и др., 2001). В период продолжительной сгонной циркуляции и подъёма верхней границы слоя термоклина до 2-метрового горизонта (август 1987 г.) на всей акватории преобладала кокколитофориды *E. huxleyi* и зелёные водоросли. В центральном районе Судакско-Карадагского взморья наиболее высокие значения численности и биомассы отмечены в верхнем слое моря, а минимальные – в холодном промежуточном слое (ХПС). В глубоководной зоне максимальные значения количественного развития фитопланктона в период сгона наблюдали в ХПС в районе Карадага с последующим распространением в слое 20 – 25 м «языка» вод с повышенными значениями на запад до границы Судакской бухты. Суммарная численность на поверхности моря изменялась в пределах 4 – 361 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса – 5 – 95 мг \cdot м⁻³. До сгона основу численности составляли мелкие жгутиковые, после сгона – *E. huxleyi*, которая затем доминировала в планктоне и в сентябре (Кузьменко и др., 2001). Основу суммарной биомассы в оба периода наблюдений составляли динофитовые водоросли.

В 1930 – 1950-е гг. наблюдения за развитием осеннего фитопланктона охватывали период с сентября по декабрь, с конца XX в. по 2012 г. – только сентябрь. Начало и продолжительность осеннего массового развития фитопланктона связаны с интенсивностью вертикального перемешивания вод, понижением температуры воды и повышением концентрации минеральных солей в верхнем слое моря. В одни годы резкое снижение температуры воды в результате сильного сгона происходило в конце августа, начале или середине сентября. В такие годы развитие фитопланктона было ранним и продолжительным (август – сентябрь 1955 и сентябрь 1956 (Кошевой, 1959), 1998, 2004, 2005 гг. (Сеничева, 2004, 2008)). В сентябре 1998 г. численность суммарного фитопланктона достигала 773 млн кл. \cdot м⁻³, биомасса – 596 мг \cdot м⁻³. По численности повсеместно

доминировали кокколитофорида *E. huxleyi*, мелкие динофитовые, зелёные и диатомея *S. costatum*. Основную часть биомассы создавали крупноклеточные виды диатомовых *P. calcar-avis*, *P. alata*, динофитовые *N. furca*, *P. compressum* и кокколитофорида *E. huxleyi*. Наиболее высокими эти показатели были на прибрежных станциях у Кузьмичёва камня и Золотых Ворот, где вся толща вод была сильно перемешана, о чём свидетельствует присутствие в планктоне бентосных диатомей *L. ehrenbergii* и представителей рода *Navicula*. В Лисьей и Пуццолановой бухтах количество фитопланктона было выше на мористых станциях (Кузьменко и др., 2001).

В сентябре 2004 г. после глубокого сгона «цветение» воды вызывали зелёные водоросли, составляющие 50 – 80% суммарной численности (723 – 2191 млн кл.·м⁻³), сопутствовали им кокколитофорида *E. huxleyi* и холодолюбивые диатомовые *P. delicatissima*, *S. costatum*, *C. socialis*, *C. curvisetus*, *L. danicus*, *T. nitzschoides*, *D. fragilissimus*, *P. calcar-avis*; основу суммарной биомассы (263 – 594 мг·м⁻³) создавали диатомовые. Отмечено низкое количественное развитие динофитовых водорослей (численность – 10 млн кл.·м⁻³, биомасса – 15 – 28 мг·м⁻³). В сентябре 2009 г. «цветение» воды вызывала диатомея *P. alata*, составляющая 57 – 84% от суммарной численности (141 – 186 млн кл.·м⁻³) и 95 – 99% от суммарной биомассы (1347 – 3119 мг·м⁻³).

В годы, когда понижение температуры воды сдвигалось на октябрь, осеннее развитие фитопланктона было поздним и более слабым – осенний максимум отдельных видов в 1938 г. отмечался с октября по декабрь (Стройкина, 1950). В эту пору массового развития достигали диатомовые: вдали от берега – *C. curvisetus* (в слое 0 – 10 м, $t = 18,5^{\circ}\text{C}$), у берега – *C. danicus* (максимальной численности достигал к декабрю при $t = 12,8^{\circ}\text{C}$) и *T. nitzschoides* (развивалась с октября по декабрь, с максимумами численности в открытом море – в середине ноября при $t = 14,5^{\circ}\text{C}$, вблизи берега – в начале декабря при $t = 12,8^{\circ}\text{C}$). Из динофитовых в этот период часто встречались *D. caudata*, *P. crassipes*, *L. polyedrum*, *N. tripos*, *N. fusus*.

При тёплой штилевой погоде осенняя вегетация водорослей была очень слабой. Так, в сентябре 1986 и 1987 гг. на поверхности моря у берега общая численность фитопланктона не превышала 15 – 71 млн кл.·м⁻³, биомасса – 31 – 49 мг·м⁻³, в сторону открытого моря эти величины снижались на порядок. По численности доминировала *E. huxleyi*, сопутствовали ей динофитовые *P. cordatum*, *P. compressum*, довольно часто встречались крупные клетки *N. tripos*, *N. fusus*, *N. furca*, *P. scutellum* и диатомовые *Bacteriastrum hyalinum* Lauder, 1864, *S. costatum*, *C. affinis*. Основную биомассу создавали динофитовые водоросли. На глубине 12 м, особенно на мористой станции, где располагалась верхняя граница слоя термоклина, значительно увеличилось количество кокколитофорид, им сопутствовали диатомовые *B. hyalinum*, *S. costatum*, *C. affinis*, *Nitzschia tenuirostris* Mer., а количество крупных динофитовых из рода *Neoceratium* было в 3 раза выше, чем на поверхности моря (Кузьменко и др., 2001, Стройкина, 1950).

В сентябре 2010 г. при глубоком залегании слоя термоклина (до 30 м), высоким прогревании верхнего 10-метрового слоя моря до 23 – 24°C с низким содержанием биогенных элементов (так в слое термоклина отмечена максимальная концентрация кремния до 217 мкг·л⁻¹), высоким содержанием растворённого органического вещества (в 2 – 3 раза выше, чем в середине прошлого столетия), численность фитопланктона не превышала 12 – 104 млн кл.·м⁻³, биомасса 51 – 280 мг·м⁻³, при этом 43 – 70% суммарной численности составляли цианобактерии и мелкие жгутиковые водоросли. Существенный вклад в суммарную биомассу вносили *Chaetoceros tortissimus* Gran, 1900, *C. compressus*. Основу био-

массы создавали крупноклеточные диатомеи *P. calcar-avis*, *P. alata* и динофлагеллата *N. fusus*. В сентябре 2011 и 2012 гг. при аналогичной гидрологической ситуации волновое перемешивание охватывало только верхний, хорошо прогретый и обеднённый биогенными элементами слой моря. Численность фитопланктона у берега не превышала $251 \text{ млн кл.}\cdot\text{м}^{-3}$, уменьшаясь до $28 \text{ млн кл.}\cdot\text{м}^{-3}$ при удалении в сторону открытого моря. Основной вклад (30 – 91 %) в суммарную численность вносил комплекс мелкоклеточных диатомовых *S. costatum*, *S. compressus*, кокколитофориды *E. huxleyi* и мелких жгутиковых водорослей. Основную часть суммарной биомассы ($24 - 186 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) составляли крупноклеточные диатомеи *P. calcar-avis*, *P. alata* (14 – 36 %) и динофлагелляты *N. fusus*, *P. divergens* (17 – 19%).

Заклучение. За время исследований (1936 – 2012 гг.) в прибрежных водах Карадага отмечено 315 видов и разновидностей планктонных водорослей, относящихся к 7 отделам. В прибрежных водах Карадага, как и в других районах Чёрного моря, установлено 3, иногда 4 сезонных максимума развития фитопланктона: ранневесенний (февраль – март), вызываемый конвективным перемешиванием вод; поздневесенний (апрель – май), летний (может быть в июне – августе) и осенний (сентябрь – октябрь) наблюдаются после сгонных процессов и подъёма к поверхности моря слоя сезонного термоклина. Сравнительный анализ исследований фитопланктона акватории Юго-Восточного Крыма, проведённых в XX – начале XXI века, выявил более высокое современное видовое разнообразие фитопланктона, в основном за счёт нанопланктонных форм, не отмечаемых в сетных пробах в первой половине прошлого столетия. В начале XXI в. зарегистрировано более высокое количественное развитие планктонных водорослей, значительно изменился состав доминирующих видов. Некоторые виды диатомовых водорослей, доминирующие в 1930 – 1950 гг., в настоящее время отмечаются редко и в небольшом количестве, а некоторые не встречаются вовсе. С конца 1990-х годов до настоящего времени, особенно в тёплые годы со слабым вертикальным перемешиванием вод и повышенным содержанием органических форм биогенных элементов, наблюдаются вспышки развития мелкоклеточных водорослей – кокколитофориды *E. huxleyi* достигающей уровня «цветения» воды, зелёных водорослей и цианобактерий. На формирование структурных характеристик фитопланктона исследуемой акватории влияют сгонно-нагонные явления, приток распреснённых азовоморских вод, а в узкой прибрежной зоне и антропогенный фактор – сток хозяйственно-бытовых вод у поселка Курортное.

Литература

- Берсенева Г.П., Сеничева М.И. Биомасса фитопланктона и хлорофилла «а» в прибрежных и открытых районах Чёрного моря в летний период // Исследование шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна / сб. науч. тр. НАНУ, МГИ. – Севастополь, 1995. – С. 110 – 115.
- Кошевой В.В. Наблюдения за фитопланктоном Чёрного моря у берегов Карадага // Бюл. Океаногр. Комис. АН СССР. – 1959. – № 3. – С. 40 – 45.
- Кузьменко Л.В. Фитопланктон у юго-восточного побережья Крыма в весенне-летний период // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна / сб. науч. тр. НАНУ, МГИ. – Севастополь, 1995. – С. 77 – 86.
- Кузьменко Л.В., Сеничкина Л.Г., Алтухов Д.А., Ковалева Т.М. Количественное развитие и распределение фитопланктона в водах у юго-западного побережья Крыма // Карадаг. История. Биология. Археология / Сб. науч. тр., посвящ. 85-летию Карадагской науч. ст. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 126 – 134.
- Кустенко Н.Г. Фитопланктон / ред. Морозова А.Л. и Вронский А.А. Природа Карадага – К: Наук. думка, 1989. – С. 158 – 163.

Куфтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Бобко Н.И. Гидрохимическая характеристика вод Судакско-Карадагского взморья // Карадаг: Гидробиологические исследования / Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской науч. ст. им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природного заповедника НАН Украины. Книга 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 12 – 27.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 222 с.

Сеничева М.И. Сезонная динамика фитопланктона в районе Карадага // Карадаг: Гидробиологические исследования / Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской науч. ст. им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природного заповедника НАН Украины. Книга 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 58 – 65.

Сеничева М.И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования: НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – С. 5 – 18.

Сеничкина Л.Г. Фитопланктон района Судакско-Карадагского взморья в период стона // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна / сб. науч. тр. НАНУ, МГИ – Севастополь, 1995, – С. 100 – 109.

Сеничкина Л.Г., Алтухов Д.А., Кузьменко Л.В., Георгиева Л.В., Ковалева Т.М., Сеничева М. И. Видовое разнообразие черноморского фитопланктона у юго-восточного побережья Крыма // Карадаг. История. Биология. Археология / Сб. науч. тр., посвящ. 85-летию Карадагской науч. ст. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 119–125.

Стройкина В.Г. Деякі дані про склад фітопланктону Карадагського району Чорного моря // Тр. Карадагської біолог. ст. – 1940. – Вип. 6. – С. 94 – 96.

Стройкина В.Г. Фитопланктон Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика // Тр. Карадагской биолог. ст. АН УССР. – 1950. – Вып. 10. – С. 38 – 52.

Seasonal and long-term changes of phytoplankton in coastal waters of Karadag Nature Reserve. M.I. Senicheva, N.V. Pospelova.

In the coastal waters of the Karadag Nature Reserve and adjacent waters the results of long-term studies of the phytoplankton structural characteristics for 1936 – 2012 years are analyzed. There are 3, sometimes 4 seasonal peaks of phytoplankton development: early spring (February – March) are caused by convective overturn of water; late spring (April – May), summer (possible in June – August) and autumn (September – October) are observed after upwelling and lifting to sea surface of the seasonal thermal layer. It was shown the higher current species diversity of phytoplankton mainly due to nanoplankton forms which had not found in net samples in the first half of the last century. In the early 21st century, higher numbers of plankton algae are recorded compared with the 20th century. The dominant species composition changed significantly. Some species of diatoms dominating in 1930 – 1950 years are now rare and are found in small amounts, and some species do not appear at all.

Key words: Phytoplankton, “Bloom” Of Water, Upwelling, Karadag Nature Reserve, Black Sea

Е.Л. Неврова¹, д-р. биол. наук, в. науч. сотр.
**ОЦЕНКА РАЗНООБРАЗИЯ ДИАТОМОВЫХ БЕНТОСА (BACILLARIOPHYTA)
У ПОБЕРЕЖЬЯ КАРАДАГА (ЧЁРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)**

В результате ревизии и объединения литературных и собственных данных составлен список видов диатомовых бентоса акватории Карадага (299 видов и внутривидовых таксонов, 278 видов, 86 родов, 43 семейства, 24 порядка и 3 класса отдела Bacillariophyta). Отмечены три рода (*Astartiella*, *Cocconeopsis*, *Rhoicosigma*) и 45 видов, новых для диатомовой флоры Чёрного моря, а также 4 вида, описанных ранее как новые для науки. Ряд неопределённых таксонов требует дальнейшего изучения. Проведенная с помощью индекса средней таксономической отличительности Δ^+ и её варибельности Λ^+ оценка разнообразия показала, что структура таксонов бентосных диатомовых Карадага близка к таксономической структуре флоры Bacillariophyta Чёрного моря.

Ключевые слова: бентосные диатомовые, Чёрное море, индекс средней таксономической отличительности

Со времени создания списка видов диатомовых планктона и бентоса акватории Карадагского заповедника (Сеничкина и др., 2004), объединившего 209 видов и ввт, прошло свыше 10 лет. Появились новые данные, и произошли значительные изменения в систематике Bacillariophyta. Необходимость ревизии и создания списка видов является одним из ключевых этапов в исследованиях по оценке разнообразия. В обширных синопсисах по микроводорослям Украины, в основном пресноводных, включающих 4943 вида (5906 видов и внутривидовых таксонов, далее – ввт), не вошли многие рода и семейства морских диатомовых (Bukhtiyarova, 1999; *Algae of Ukraine*, 2009). Сводки по морским диатомовым (Прошкина-Лавренко, 1963; Гусликов и др., 1992; Рябушко, 2013) Чёрного моря, насчитывающие 318, 316 и 851 вид и ввт, соответственно, также не могут считаться исчерпывающими, поскольку охват диатомовой флоры Чёрного моря возможен только при объединении массива всех данных.

Результаты большинства исследований видового состава диатомовых на естественных и искусственных субстратах представлены простыми списками видов. В связи с этим, оценка разнообразия таксонов диатомовых акватории Карадага с помощью традиционных показателей (индексов Шеннона, Пилоу, Маргалефа и др.), основанных на использовании данных по численности или биомассе особей каждого из видов, невыполнима. Оценить разнообразие при отсутствии количественных данных представляется возможным с помощью индекса таксономической отличительности, основанного на расчете средней степени филогенетического сходства между видами и не зависящего от количества проб и числа видов в пробе (Warwick, Clarke, 1998, 2001). Такая оценка проведена ранее для донных диатомовых из различных регионов Чёрного моря (Неврова, 2013а, б; 2014; 2015; Неврова, Петров, 2008).

Целью нашей работы стала ревизия и объединение существующих данных по диатомовым бентоса акватории Карадага, а также оценка особенностей их таксономического разнообразия.

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

Материал и методы. Для составления списка видов донных диатомовых побережья Карадага использованы литературные и собственные данные. Исследования диатомовых водорослей планктона в акватории Карадага начались на Карадагской биологической станции в 1936 – 1938 гг. В результате инвентаризации опубликованных и архивных данных за более чем 60-летний период список диатомовых, обнаруженных в планктоне шельфовой зоны Чёрного моря у Карадага, объединил 121 вид и ввт, 64 из которых встречены только в планктоне, и 57 – как в планктоне, так и в бентосе (Сеничкина и др., 2004).

Первые сведения о бентосных диатомовых акватории Карадага включают 8 бентосных и 11 бентопланктонных видов (Прокудина, 1952). Изыскания А.И. Прошкиной-Лавренко (1955, 1963) по северной части побережья Чёрного моря, включая Карадаг, значительно расширили сведения о бентосной и бентопланктонной флоре (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963). После организации Карадагского природного заповедника в 1984 – 1985 гг. проведены круглогодичные ежемесячные исследования динамики развития диатомовых на четырех участках каменистого мелководья: западнее границы КаПриЗ, у Карадагской биостанции и у Кузьмичева Камня (Рощин, Чепурнов, 1987). Обнаружено 80 видов и ввт, из которых 8 оказались новыми для Чёрного моря и 34 не были указаны для района Карадага ранее (Чепурнов, 1988; Рощин и др., 1992).

Видовой состав и распределение бентосных диатомовых на каменистых грунтах и макрофитах (до глубины 10 м) исследован в четырех районах КаПриЗ: у КБС, в районе Кузьмичева Камня, в Пуццолановой и Сердоликовой бухтах (Неврова, сборы 1986, 1991, 1992). Из 80 обнаруженных таксонов отмечены 17 видов и 3 ввт, новые для акватории КаПриЗ (Неврова, 1991), по сравнению с предыдущими исследованиями (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Рощин, Чепурнов, 1987; Чепурнов, 1988; Рощин и др., 1992).

Весной 1988 г. при изучении пресноводной флоры КаПриЗ выявлено 96 видов (104 ввт) диатомовых (Вассер, Бухтиярова, 1990; Бухтиярова, 2000; Bukhtiyarova, 1999). Из этого списка 14 таксонов обнаружены и в морской акватории КаПриЗ, а 42 вида – на шельфе Крыма и северо-западной части Чёрного моря. Очевидно, видовое богатство черноморской диатомовой флоры пополняется также и за счет поступления из береговых и горных источников видов-убиквистов, обладающих широкой экологической валентностью.

Специальное изучение микрообрастаний на коже дельфинов и стенках вольеров Карадагского дельфинария проведено в 1992 г. (Рябушко, 1992), в результате чего отмечено 39 видов и ввт диатомовых.

В 2004 г. на основе литературных и архивных данных составлен список диатомовых бентоса у побережья Карадага, объединивший 145 видов и ввт, принадлежащих к 48 родам, 34 семействам, 21 порядку, 3 классам отдела Bacillariophyta (Сеничкина и др., 2004). Представители 88 видов и ввт отмечены только в бентосе, и 57 – в бентосе и планктоне.

В 2012 году для акватории КаПриЗ описан и детально исследован новый вид диатомовой с голубым пигментом – *Haslea karadagensis* Davidovich, Gastineau et Mouget (Gastineau et al., 2012).

В настоящей работе приведен ревидированный общий список видов диатомовых бентоса у побережья КаПриЗ. Список дополнен новыми данными, полученными в июле 2008 г. и в августе 2010 г. в результате сборов микрофитобентоса в районе Лисьей бухты и у Золотых ворот, на глубине 5 – 8 м. Материал отобран на песчаном субстрате, щебнистом грунте и талломах макрофитов (Неврова, сборы 2008, 2010).

Идентификация диатомовых проведена под микроскопом Carl Zeiss AxioStar (объектив AchroPlan ×100) на постоянных препаратах, изготовленных по

стандартной методике (Диатомовые водоросли СССР, 1974) и заключенных в среду Naphrax™. Микрофотографирование осуществлено на световом микроскопе (СМ) Nikon Eclipse E600 (объектив PlanAPO $\times 100$, цифровая камера Nikon DS-Fi1) в отделе палеоокеанологии Института морских наук при Университете г. Щецина, Польша, и на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Hitachi S-4500 в Университете Франкфурта-на-Майне, Германия. Измерения структурных элементов клеток выполнены с помощью программы Image J 1.4.3.67. При идентификации использованы определители (Диатомовый анализ, 1950; Прошкина-Лавренко, 1963; Диатомовые водоросли СССР, 1974; Гусяков, 1992; Schmidt et al., 1874–1959; Simonsen, 1987; Witkowski et al., 2000; Levkov, 2009, Reid, 2012). Систематическое разнообразие Bacillariophyta и ревизия синонимии приведено по F. Round et al. (1990), с последующими дополнениями (Fourtanier, Kocielek, 1999, 2007, 2011; Witkowski et al., 2000; Levkov, 2009, Reid, 2012). Цитирование авторов таксонов приведено в соответствии с правилами (Царенко, 2010; International Plant Names Index, 2012).

Для создания списка видов донных диатомовых всего Чёрного моря, необходимого для оценки таксономического разнообразия, привлечены литературные и собственные данные из 5 прибрежных регионов (Кавказ, Крым, СЗЧМ, Болгария и Румыния). К настоящему времени чек-лист диатомовых Чёрного моря насчитывает 1094 видовых и внутривидовых таксонов, принадлежащих к 953 видам, 149 родам, 61 семейству, 32 порядкам и 3 классам Bacillariophyta. Список диатомовых побережья Крыма объединяет 882 вида и ввт, принадлежащих к 132 родам, 56 семействам, 29 порядкам (80,6% общего числа видов и ввт, зарегистрированных в Чёрном море) (Неврова, 2015).

Для оценки разнообразия бентосных диатомовых побережья Карадага рассчитан (пакет программ PRIMER v.5) индекс средней таксономической отличительности Δ^+ (AvTD) и её вариабельности Λ^+ (VarTD) (Warwick, Clarke, 1998, 2001; Clarke, Gorley, 2001). Индекс Δ^+ – средняя условная «длина пути» между каждой парой видов, случайно отобранных из списка, до филогенетически общего узла на иерархическом древе таксоцена. Показатель Δ^+ характеризует вертикальную таксономическую выровненность таксоцена данного региона. Индекс Λ^+ – это варианса попарных длин путей (ω_{ij}) между парами видов i и j по отношению к их средней величине (Δ^+). Показатель Λ^+ отражает горизонтальную асимметричность таксономического древа (т.е. разную представленность низших таксонов в высших по различным иерархическим уровням (Warwick, Clarke, 1998, 2001). Также рассчитано отклонение структуры таксоцена от среднеожидаемого значения для флоры диатомовых всего Чёрного моря (Неврова, 2015), и выявлены соотношения числа видов на иерархических ветвях с различной видовой насыщенностью на возрастающих таксономических уровнях. Структурно на иерархическом древе таксоцена диатомовых можно выделить три типа элементов: моновидовые ветви, содержащие только один вид, олиговидовые – два вида, поливидовые – три и более видов (Неврова и др., 2015).

Результаты и обсуждение.

Таксономический состав и видовое богатство диатомовых бентоса у побережья Карадага. В районе Золотых ворот у побережья Карадага в 2010 г. всего обнаружено 109 видов и ввт донных диатомовых (табл. 1). На исследованном участке побережья Карадага у Золотых ворот отмечено 16 видов из числа новых для диатомовой флоры Чёрного моря, и 3 вида, описанных ранее как новые для науки (Witkowski et al., 2010; Nevrova et al., 2013). Обнаружены представители родов из числа новых для диатомовой флоры Чёрного моря: *Astartiella*, *Cocconeopsis* и *Rhoicosigma* (Неврова, 2014).

Табл. 1. Представленность Bacillariophyta в районе Золотых ворот у Карадага
Table 1. Representativeness of Bacillariophyta at Zolotye Vorota near Karadag

Класс	Пор.	Сем.	Род	Вид	ВВТ
Coscinodiscophyceae	2	2	2	4	4
Fragilariophyceae	4	4	7	9	9
Bacillariophyceae	8	19	32	94	96
Всего	14	25	41	107	109

В акватории Лисьей бухты вблизи побережья Карадага в 2008 г. обнаружено всего 125 видов и ввт донных диатомовых (табл. 2). На исследованном участке Лисьей бухты отмечено 32 вида из числа новых для диатомовой флоры Чёрного моря, и 2 вида, описанные ранее как новые для науки (Witkowski et al., 2010; Nevrova et al., 2013). Также обнаружены представители родов *Astartiella* и *Rhoicosigma*. Два вида – *Pinnularia trevelyana* (Donkin) Rabenh. и *Navicula glabriuscula* Hust. var. *elipsoidales* Proshk.-Lavr. – не отмечались в Чёрном море на протяжении 100 и 50 лет, соответственно.

Табл. 2. Представленность Bacillariophyta в Лисьей бухте у Карадага
Table 2. Representativeness of Bacillariophyta at Lysya bay near Karadag

Класс	Пор.	Сем.	Род	Вид	Ввт
Coscinodiscophyceae	4	4	5	5	5
Fragilariophyceae	5	5	9	11	11
Bacillariophyceae	8	19	35	107	109
Всего	17	28	49	123	125

Ряд обнаруженных таксонов не удалось идентифицировать до вида; необходимо накопление материала и дальнейшее его изучение. Тем не менее, мы включили неопределённые виды в общий список для последующего анализа, поскольку их морфологические отличия от известных выражены и задокументированы микрофотографиями. Некоторые новые и редкие для флоры Чёрного моря виды, отмеченные у побережья Карадага, представлены на рис. 1 и 2.

Подводя итог альгологическим исследованиям в акватории КаПриЗ, отметим, что к настоящему времени зарегистрирована богатая флора диатомовых бентоса, состоящая из 299 видов и ввт, принадлежащих к 278 видам, 86 родам, 43 семействам, 24 порядкам и 3 классам (табл. 3). Отмечены представители трех родов (*Astartiella*, *Cocconeopsis*, *Rhoicosigma*) и 45 видов из числа новых для диатомовой флоры Чёрного моря (Неврова, 2015), а также 2 таксономические комбинации и 4 вида, описанные ранее как новые для науки (Witkowski et al., 2010; Gastineau et al., 2012; Nevrova et al., 2013). Ряд неопределенных таксонов требует дальнейшего изучения.

Табл. 3. Представленность бентосных Bacillariophyta в акватории у побережья Карадага
Table 3. Representativeness of benthic Bacillariophyta near Karadag

Класс	Пор.	Сем.	Род	Вид	Ввт
Coscinodiscophyceae	7	10	11	20	24
Fragilariophyceae	8	9	18	35	37
Bacillariophyceae	9	24	57	223	238
Всего	24	43	86	278	299

Наибольшая насыщенность видами выявлена у родов *Nitzschia* (32 вида и ввт), *Amphora* (27), *Navicula* (23), *Cocconeis* (19), *Licmophora* (11), *Lyrella* (10), *Diploneis* (9), *Fallacia* (8). Они образуют поливидовые ветви таксономического древа таксоцена диатомовых.

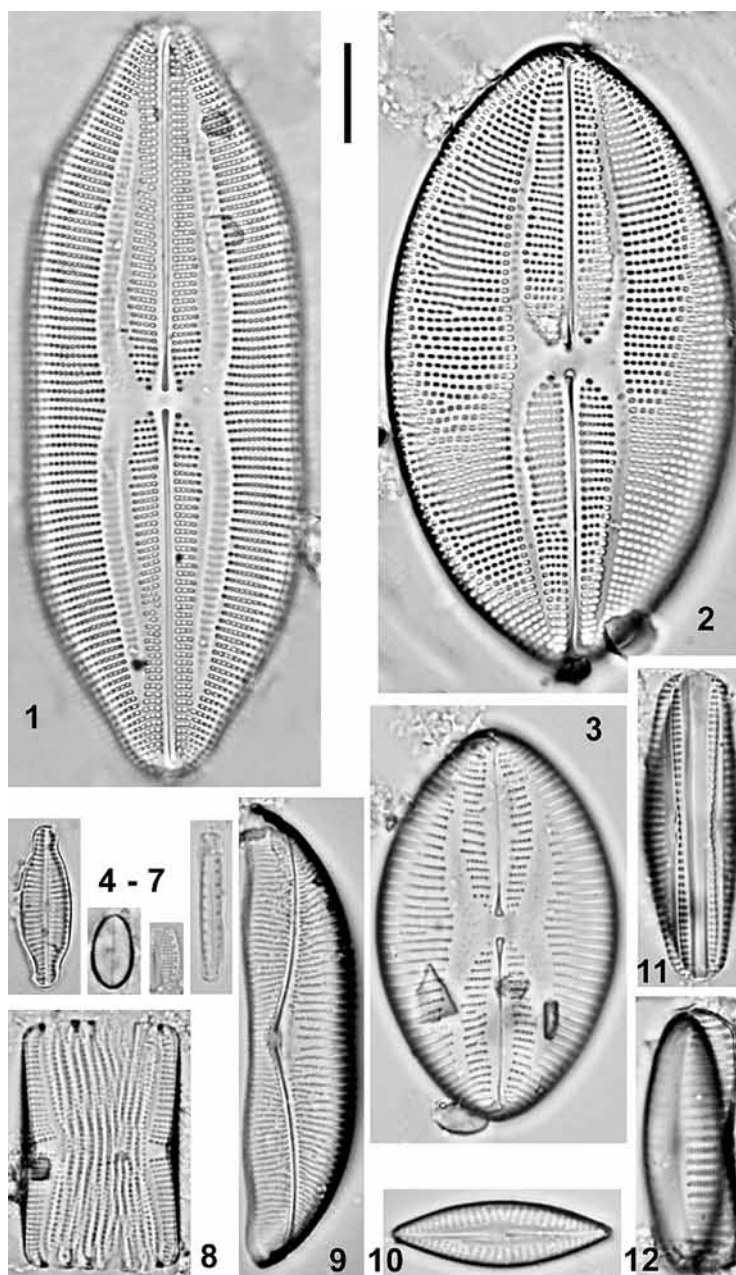


Рис. 1. Новые для флоры Черного моря, редкие и малоизученные виды донных диатомовых, обнаруженные в районе Карадага (СМ): 1 – *Lyrella atlantica*, 2 – *L. rudiiformis*, 3 – *L. abruptopontica*, 4 – *Karayevia amoena*, 5 – *Cocconeis* sp. 5W, 6 – *Nitzschia frustulum*, 7 – *Denticula subtilis*, 8 – *Hyalosira aberrans*, 9 – *Amphora spectabilis*, 10 – *Navicula palpebrulum*, 11 – *Cymbella* sp. 6K, 12 – *N. cancellata*. Размерная шкала 10 мкм

Fig. 1. New for the Black Sea flora, rare and unidentified diatom species, registered near Karadag coast (LM). Scale bar 10 mkm

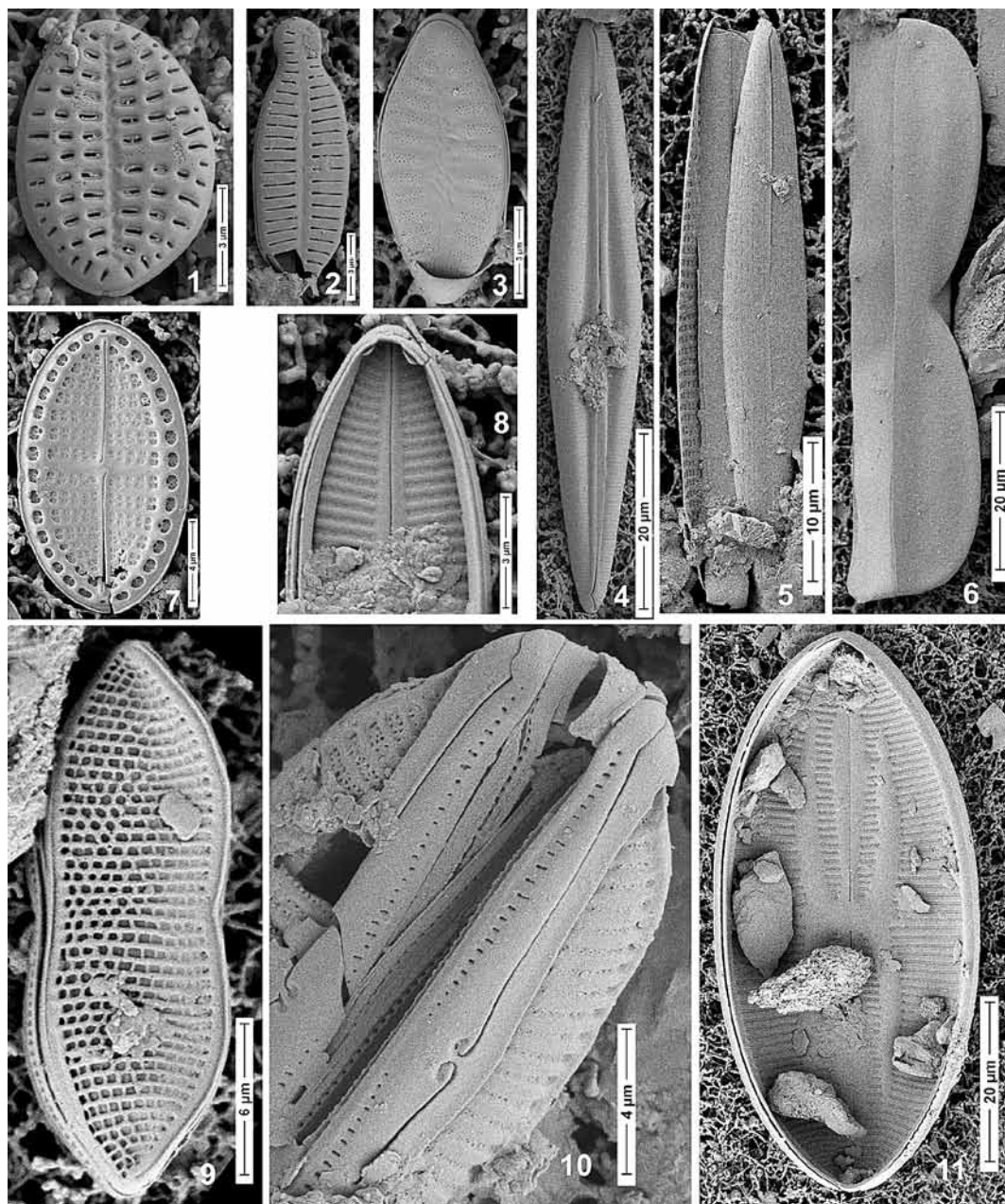


Рис. 2. Новые, редкие и малоизученные виды донных диатомовых, обнаруженные в районе Карадага (СЭМ): 1 – *Cocconeis crispera*, 2 – *Karayevia amoena*, 3 – *Planothidium cf. delicatulum*, 4 – *Caloneis densestriata*, 5 – *Navicula pontica*, 6 – *Plagiotropis lepidoptera*, 7 – *Cocconeis pseudocostata*, 8 – *Achmanthidium sp.1K*, 9 – *Nitzschia cf. coarctata*, 10 – *Amphora sp.7K*, 11 – *Lyrella abruptapontica*
 Fig. 2. New for the Black Sea flora, rare and unidentified diatom species, registered near Karadag coast (SEM)

В семействах Plagiogrammaceae, Rhapsoneidaceae, Psammodiscaceae, Rhocospheeniaceae, Anomoeoneidaceae, Stauroneidaceae и Auriculaceae выявлено лишь по одному роду, включающему по одному представителю. Такие виды характеризуются высоким рангом таксономической исключительности. Элиминация такого вида из флоры Чёрного моря приводит к исчезновению целой филогенетической ветви, включая род и семейство со специфическим геномом.

Порядки Paraliales, Biddulphiales, Anaulales, Ardissonales, Toxariales, Thalassionematales, Rhabdonematales и Rhopalodiales, в которых обнаружено лишь по одному семейству, роду и виду, образуют моновидовые ветви в иерархической структуре таксоцены диатомовых Карадага. Виды, принадлежащие к таким ветвям, обладают рангом наивысшей таксономической исключительности. Исчезновение (или появление) таких видов может привести к значительным изменениям в общей филогенетической структуре древа в соответствующем регионе (Неврова, 2015; Неврова, Петров, 2008). Поддержание неизменности условий обитания, в особенности для видов с высоким рангом исключительности, следует рассматривать как приоритетную меру по сохранению таксономического разнообразия диатомовых как в условиях заповедного режима, так и при современном освоении шельфовой зоны (Неврова и др., 2015).

Список видов диатомовых бентоса у побережья Карадага

Отдел Bacillariophyta

Класс Coscinodiscophyceae

Порядок Thalassiosirales Glezer et I.V. Makarova 1986

Семейство Thalassiosiraceae M. Lebour 1930

Род *Thalassiosira* Cleve 1873

Thalassiosira eccentrica (Ehrenb.) Cleve emend Fryxell et Hasle 1972. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Кустенко (1991), Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2010). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Thalassiosira eccentrica var. *fasciculata* (Hust.) Nizam. 1984. Отмечен Прокудиной (1952). Разновидность редкая, встречается единично.

Thalassiosira oestrupii (Ostenf.) Hasle 1972. Отмечен Прокудиной (1952), Роциным и др. (1992). Вид редкий, встречается по всей акватории заповедника.

Thalassiosira parva Proshk.-Lavr. 1955. Отмечен Невровой (1991, 1992, сборы 2010). Вид обычный.

Thalassiosira subsalina Proshk.-Lavr. 1955. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид редкий, отмечен единично.

Семейство Stephanodiscaceae Glezer et I.V. Makarova 1986

Род *Cyclotella* (Kütz.) Bréb. 1838

Cyclotella caspia Grunow 1878. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955). Вид редкий.

Cyclotella ocellata Pant. 1902. Отмечен Невровой (сборы 2008) единично, в б. Лисей.

Порядок Melosirales R.M. Crawford 1990

Семейство Melosiraceae Kütz. 1844 emend. R.M. Crawford 1990

Род *Melosira* C. Agardh 1824

Melosira moniliformis (O.F. Müll.) C. Agardh 1824. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Рябушко (1992), Роциным и др. (1992), Невровой (1991, 1992). Вид массовый.

Melosira moniliformis var. *octogona* (Grunow) Hust. 1927. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955, 1963), Роциным и др. (1992). Разновидность редкая.

Melosira moniliformis var. *subglobosa* (Grunow) Hust. 1927. Отмечен Рябушко (1992), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Разновидность массовая.

Семейство Hyalodiscaceae R.M. Crawford 1990

Род *Hyalodiscus* Ehrenb. 1845

Hyalodiscus ambiguus (Grunow) Temp. et H. Perag. 1889. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963). Вид обычный, встречается единично.

Hyalodiscus scoticus (Kütz.) Grunow 1879. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный, встречается единично.

Порядок Paraliales R.M. Crawford 1990

Семейство Paraliaceae R.M. Crawford 1988

Род *Paralia* Heib. 1863

Paralia sulcata (Ehrenb.) Cleve 1873. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955, 1963), Сеничкиной (сборы 1992, 1997, 1998). Вид обычный.

Порядок Coscinodiscales Round et R.M. Crawford 1990

Семейство Coscinodiscaceae Kütz. 1844

Род *Coscinodiscus* Ehrenb. 1839

Coscinodiscus concinnus W. Sm. 1856. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Ивановым (1965), Невровой (1991, 1992). Вид редкий.

Coscinodiscus gigas Ehrenb. 1843. Отмечен Роциным и др. (1992). Вид редкий.

Coscinodiscus granii L.F. Gough 1905. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Роциным и др. (1992). Вид обычный.

Coscinodiscus janischii A.W.F. Schmidt 1878. Отмечен Прокудиной (1952), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид обычный.

Coscinodiscus radiatus Ehrenb. 1840. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид обычный.

Семейство Hemidiscaceae Hendey 1937 emend. Simonsen 1975

Род *Actinocyclus* Ehrenb. 1837

Actinocyclus octonarius Ehrenb. 1837. Syn.: *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (1991, 1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Actinocyclus octonarius var. *ralfsii* (W. Sm.) Hendey 1954. Bas.: *Eupodiscus ralfsii* W. Sm.; Syn.: *Actinocyclus ehrenbergii* var. *ralfsii* (W. Sm.) Hust.; *Actinocyclus ralfsii* (W. Sm.) Ralfs. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность обычная.

Порядок Triceratiales Round et R.M. Crawford 1990

Семейство Plagiogrammaceae De Toni 1890

Род *Dimeregramma* Ralfs 1861

Dimeregramma minor (W. Greg.) Ralfs 1861. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Род *Glyphodesmis* Grev. 1862

Glyphodesmis distans (W. Greg.) Grunow 1881. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Редкий вид для Чёрного моря.

Порядок Biddulphiales Willi Krieg. 1954
Семейство Biddulphiaceae Kütz. 1844
Род *Biddulphia* Gray 1821
Biddulphia rostrata var. *alata* Proshk.-Lavr. 1961. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Редкий вид для Чёрного моря.

Порядок Anaulales Round et R.M. Crawford 1990
Семейство Anaulaceae (Shutt) Lemmerm. 1899
Род *Anaulus* Ehrenb. 1844
Anaulus minutus Grunow 1882. Отмечен Невровой (сборы 2010) единично у Золотых ворот. Редкий вид для Чёрного моря.

Класс Fragilariophyceae
Порядок Fragilariales P.C. Silva 1962
Семейство Fragilariaceae Grev. 1833
Род *Fragilaria* Lyngb. 1819
Fragilaria sp.1. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид требует дальнейшего изучения.
Fragilaria sp.3. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид требует дальнейшего изучения.

Род *Diatoma* Bory 1824
Diatoma tenue C. Agardh 1824. Syn.: *Diatoma elongatum* var. *tenuis* (C. Agardh) van Heurck. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000). Вид обычный, встречается единично.
Diatoma vulgare f. *lineare* (Grunow) Bukht. 1995. Bas.: *Diatoma vulgare* Bory var. *lineare* Grunow. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Род *Neosynedra* D.M. Williams et Round 1986
Neosynedra delicatissima (Proshk.-Lavr.) Bukht. 2006. Bas.: *Fragilaria delicatissima* Proshk.-Lavr.; Syn.: *Fragilaria hyalina* (Kütz.) Grunow; *Neosynedra delicatissima* (Proshk.-Lavr.) Gusl. Отмечен Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид массовый.

Род *Synedra* Ehrenb. 1830
Synedra curvata Proshk.-Lavr. 1951. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955, 1963). Вид массовый, развивается осенью.

Род *Tabularia* (Kütz.) D.M. Williams et Round 1986
Tabularia tabulata (C. Agardh) P.J.M. Snoeijns 1992. Bas.: *Diatoma tabulatum* C. Agardh; Syn.: *Synedra tabulata* (C. Agardh) Kütz.; *Fragilaria tabulata* (C. Agardh) Lange-Bert. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955, 1963), Вассером, Бухтияровой (1990), Невровой (1991, 1992, сборы 2010), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992). Вид массовый.

Род *Opephora* P. Petit 1888
Opephora krumbeinii Witkowski, Witak et Stachura 1999. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.
Opephora marina (W. Greg.) P. Petit 1888. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Opephora minuta (Cleve–Euler) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin 2000. Bas.: *Opephora marina* var. *minuta* Cleve–Euler 1951. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Opephora pacifica (Grunow) P. Petit 1888. Syn.: *Fragilaria pacifica* Grunow. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Род *Trachysphenia* P. Petit 1877

Trachysphenia australis (H.L. Sm.) Cleve 1883. Bas.: *Rhaphoneis australis* H.L. Sm. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Порядок Licmophorales Round 1990

Семейство Licmophoraceae Kütz. 1844

Род *Licmophora* C. Agardh 1827

Licmophora abbreviata C. Agardh 1831. Отмечен Рябушко (1992), Невровой (1991, 1992, сборы 2008), Роциным и др. (1992). Вид массовый, встречен по всей акватории заповедника.

Licmophora abbreviata f. *rostrata* (Mereschk.) Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность обычная, встречена по всей акватории заповедника.

Licmophora communis (Heib.) Grunow 1881. Отмечен Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 1986). Вид редкий, встречен единично у Кузьмичева камня и в б. Пуццолановая.

Licmophora dalmatica (Kütz.) Grunow 1867. Отмечен Рябушко (1992), Невровой (сборы 1986), Роциным и др. (1992). Вид массовый, встречается по всей акватории заповедника.

Licmophora ehrenbergii (Kütz.) Grunow 1867. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955, 1963), Рябушко (1992), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид массовый, отмечается по всей акватории заповедника.

Licmophora flabellata (Carmich. ex Grev.) C. Agardh emend. Sar et Ferrario 1990. Отмечен Рябушко (1992), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Редкий вид, встречается единично по всей акватории заповедника.

Licmophora gracilis 1867. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается у западной границы заповедника.

Licmophora gracilis var. *anglica* (Kütz.) H. Perag. et Perag. 1901. Отмечен Невровой (сборы 2010) единично у Золотых ворот. Вид редкий.

Licmophora hastata Mereschk. 1901. Отмечен Роциным и др. (1992). Очень редкий вид, встречен единично за западной границей заповедника.

Licmophora nubecula (Kütz.) Grunow 1878. Отмечен Роциным и др. (1992). Очень редкий вид, встречен единично за западной границей заповедника.

Licmophora paradoxa (Lyngb.) C. Agardh 1828. Отмечен Невровой (сборы 1986). Вид редкий, встречен в Сердоликовой бухте.

Порядок Rhaphoneidales Round 1990

Семейство Rhaphoneidaceae Forti 1912

Род *Delphineis* G.W. Andrews 1977

Delphineis surirelloides (Simonsen) G.W. Andrews 1980. Bas.: *Rhaphoneis surirelloides* Simonsen. Отмечен Невровой (сборы 2008) единично в Лисьей бухте. Новый вид для Чёрного моря.

Семейство Psammodiscaceae Round et D.G. Mann 1980

Род *Psammodiscus* Round et D.G. Mann 1980

Psammodiscus nitidus (W. Greg.) Round et D.G. Mann 1980 Bas.: *Coscinodiscus nitidus* W. Greg. редкий вид для Чёрного моря. Отмечен Прокудиной (1952), Невровой (сборы 1986). Вид редкий, встречается единично.

Порядок Ardissonales Round 1990

Семейство Ardissonaceae Round 1990

Род *Ardissona* De Not. 1870

Ardissona crystallina (C. Agardh) Grunow 1880. Bas.: *Diatoma crystallinum* C. Agardh; Syn.: *Synedra crystallina* (C. Agardh) Kütz. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955, 1963), Рябушко (1992). Вид обычный.

Порядок Тохарiales Round 1990

Семейство Тохариaceae Round 1990

Род *Toxarium* J.W. Bailey 1854

Toxarium undulatum J.W. Bailey 1854. Syn.: *Synedra undulata* (J.W. Bailey) W. Sm. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Роциным и др. (1992). Вид обычный.

Порядок Thalassionematales Round 1990

Семейство Thalassionemataceae Round 1990

Род *Thalassionema* Grunow ex Mereschk. 1902

Thalassionema nitzschioides (Grunow) Mereschk. 1902. Bas.: *Synedra nitzschioides* Grunow; Syn.: *Thalassiothrix nitzschioides* (Grunow) Grunow. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2008). Вид массовый, отмечается по всей акватории заповедника.

Порядок Rhabdonematales Round et R.M. Crawford 1990

Семейство Rhabdonemataceae Round et R.M. Crawford 1990

Род *Rhabdonema* Kütz. 1844

Rhabdonema adriaticum Kütz. 1844. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (сборы 1986). Вид обычный.

Порядок Striatellales Round 1990

Семейство Striatellaceae Kütz. 1844

Род *Striatella* C. Agardh 1832

Striatella unipunctata (Lyngb.) C. Agardh 1832. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Рябушко (1992), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Род *Grammatophora* Ehrenb. 1840

Grammatophora angulosa Ehrenb. 1840. Отмечен Рябушко (1992). Вид редкий, встречен единично.

Grammatophora marina (Lyngb.) Kütz. 1844. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992), Невровой (сборы 1986, 2008, 2010). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Grammatophora oceanica Ehrenb. 1840. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Ивановым (1965), Невровой (сборы 2010). Вид обычный.

Grammatophora serpentina (Ralfs) Ehrenb. 1844. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (сборы 2010). Вид встречается единично.

Род *Hyalosira* Kütz. 1844

Hyalosira aberrans (Giffen) Navarro 1991. Bas.: *Striatella aberrans* Giffen. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот, единично. Новый вид для Чёрного моря.

Hyalosira interrupta (Ehrenb.) Navarro 1991. Bas.: *Tessella interrupta* Ehrenb.; Syn.: *Striatella interrupta* (Ehrenb.) Heib., *Microtabella interrupta* (Ehrenb.) Round. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (сборы 1986). Вид обычный.

Род *Microtabella* Round 1990

Microtabella delicatula (Kütz.) Round 1990. Bas.: *Hyalosira delicatula* Kütz., Syn.: *Striatella delicatula* (Kütz.) Grunow. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 1986, 2008). Вид массовый, встречается по всей акватории заповедника.

Класс Bacillariophyceae

Порядок Lyrellales D.G. Mann 1990

Семейство Lyrellaceae D.G. Mann 1990

Род *Lyrella* Karayeva 1978

Lyrella abrupta (W. Greg.) D.G. Mann 1990. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 2008, 2010). Вид обычный, встречается единично.

Lyrella abruptapontica Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert. 2013. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) у Золотых ворот и в б. Лисьей. Вид, описанный как новый для науки (Nevrova et. al, 2013).

Lyrella atlantica (A.W.F. Schmidt) D.G. Mann 1990. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010). Вид обычный, встречается единично.

Lyrella hennedyi (W. Sm.) A. Stickle et D.G. Mann 1990. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986, 2008). Вид обычный, встречается единично.

Lyrella lyra (Ehrenb.) Karayeva 1978. Отмечен Невровой (сборы 1986). Вид обычный, встречается единично.

Lyrella lyroides (Hendey) D.G. Mann 1990. Отмечен Невровой (сборы 2010). Вид обычный, встречается единично.

Lyrella majuscula (Hust.) Witkowski 1998. Bas.: *Navicula majuscula* Hust. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Lyrella pontieuxini Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert. 2013. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид, описанный как новый для науки (Nevrova et. al, 2013).

Lyrella rudiformis (Hust.) Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert. 2013. Bas.: *Navicula rudiformis* Hust.; Syn.: *Lyrella rudiformis* (Hust.) Gusl. et Karayeva. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новая таксономическая комбинация (Nevrova et. al, 2013).

Lyrella spectabilis (W. Greg.) D.G. Mann 1990. Отмечен Невровой (сборы 1986). Вид встречается единично.

Род *Petroneis* A. Stickle et D.G. Mann 1990

Petroneis humerosa (Bréb.) A. Stickle et D.G. Mann 1990. Bas.: *Navicula humerosa* Bréb. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008, 2010). Вид встречается единично.

Порядок Mastogloiales D.G. Mann 1990
Семейство Mastogloiaceae Mereschk. 1903
Род *Mastogloia* Thw. 1856
Mastogloia erythraea Grunow 1860. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисей. Вид редкий, встречается единично.
Mastogloia ignorata Hust. 1933. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963). Вид очень редкий, встречен только у берегов Карадага.
Mastogloia lineata Cleve et Grove 1891. Отмечен Прокудиной (1952). Вид редкий, встречается единично.
Mastogloia pumila (Cleve et J.D.Möller) Cleve 1895. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986). Вид обычный, встречается единично.
Mastogloia pusilla Grunow 1878. Отмечен Рябушко (1992). Вид обычный, встречается единично.
Mastogloia rostrata (Wallich) Hust. 1933. Отмечен Сеничкиной (сборы 1992, 1997, 1998). Вид редкий.
Mastogloia smithii Thwaites 1856. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Вассером, Бухтияровой (1990). Вид обычный, встречается единично.
Mastogloia tenera Hust. 1933. Отмечен Невровой (сборы 2008). Вид редкий, встречается единично.

Порядок Cymbellales D.G. Mann 1990
Семейство Rhoicospheniaceae J.Y. Chen et H.Z. Zhu 1983
Род *Rhoicosphenia* Grunow 1860
Rhoicosphenia abbreviata (C. Agardh) Lange-Bert. 1980. Отмечен Вассером, Бухтияровой (1990), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992), Невровой (сборы 1986, 2010). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Семейство Anomoeoneidaceae D.G. Mann 1990
Род *Staurophora* Mereschk. 1903
Staurophora salina (W. Sm.) Mereschk. 1903. Bas.: *Stauroneis salina* W. Sm. 1853. Отмечен Невровой (сборы 2008).

Семейство Cymbellaceae Grev. 1833
Род *Cymbella* C. Agardh 1830
Cymbella angusta (W. Greg.) Gusl. 1992. Bas.: *Amphora angusta* W. Greg. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986), Рябушко (1992), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.
Cymbella helvetica Kütz. 1844. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008), Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000). Вид обычный.
Cymbella sp.6K. Отмечен Невровой (сборы 2010). Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Encyonema* Kütz. 1833
Encyonema caespitosum Kütz. 1849. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисей.
Encyonema sp.K1. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисей.

Род *Encyonopsis* Krammer 1997
Encyonopsis microcephala (Grunow) Krammer 1997. Bas.: *Cymbella microcephala* Grunow. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010). Новый вид для Чёрного моря.

Семейство Gomphonemataceae Kütz. 1844

Род *Gomphonema* Ehrenb. 1832

Gomphonema angustatum var. *producta* Grunow 1880. Отмечен Невровой (сборы 2010). Вид обычный.

Род *Gomphoneis* Cleve 1894

Gomphoneis olivaceum (Hornemann) P. Dawson ex R. Ross et P.A. Sims 1978. Bas.: *Ulva olivacea* Hornemann; Syn.: *Gomphonema olivaceum* (Hornemann) Ehrenb. Отмечен Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается у западной границы заповедника.

Порядок Achnanthales P.S. Silva 1962

Семейство Achnanthaceae Kütz. 1844

Род *Achnanthes* Bory 1822

Achnanthes brevipes C. Agardh 1824. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (1991, 1992), Рябушко (1992). Вид массовый, встречается по всей территории заповедника.

Achnanthes brevipes var. *intermedia* (Kütz.) Cleve 1895. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность массовая, отмечается у западной границы заповедника.

Achnanthes longipes C. Agardh 1824. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Мироновым (1961), Ивановым (1965), Невровой (1991, 1992), Рябушко (1992), Роциным и др. (1992). Вид массовый, встречается по всей территории заповедника.

Род *Karayevia* Round et Bukht. ex Round 1998

Karayevia amoena (Hust.) Bukht. 2006. Bas.: *Achnanthes amoena* Hust.; Syn.: *Achnanthes orientalis* Hust. (non P. Petit), *Achnanthes triconfusa* VanLand. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид очень редкий.

Род *Astartiella* Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin 1998

Astartiella bahusiensis (Grunow) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin. 1998. Bas.: *Navicula minuscula* var. *bahusiensis* Grunow; Syn.: *Achnanthes bahusiensis* (Grunow) Lange-Bert.; *Navicula bahusiensis* (Grunow) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010). Новый вид для Чёрного моря.

Astartiella sp.1DV. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Astartiella sp.2K. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Planothidium* Round et Bukht. 1996

Planothidium delicatulum (Kütz.) Round et Bukht. 1996. Bas.: *Achnanthidium delicatulum* Kütz.; Syn.: *Achnanthes delicatula* (Kütz.) Grunow Lange-Bert. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010). Вид обычный.

Planothidium cf. *delicatulum* (Kütz.) Round et Bukht. 1996. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Planothidium quarnerensis (Grunow) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin 2000. Bas.: *Rhaphoneis quarnerensis* Grunow; Syn.: *Cocconeis quarnerensis* Grunow. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий.

Семейство Cocconeidaceae Kütz. 1844

Род *Cocconeis* Ehrenb. 1837

Cocconeis californica Grunow 1880. Syn.: *Cocconeis ambigua* var. *californica* Grunow; *Cocconeis californica* (Grunow) Grunow ; *Cocconeis scutellum* var. *californica* (Grunow) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis crispa Edsbacke 1968. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis diminuta Pant. 1902. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis clandestina A.W.F. Schmidt 1894. Syn.: *Cocconeis norvegica* Grunow, *Heteroneis norvegica* Joergensen. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis costata W. Greg. 1855. Отмечен Рябушко (1992). Вид обычный.

Cocconeis discrepans A.W.F. Schmidt 1894. Syn.: *Raphoneis tenuis* Hust. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis distans W. Greg. 1857. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2010). Вид обычный, встречается по всей территории заповедника.

Cocconeis euglypta Ehrenb. 1854. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008). Вид обычный, встречается по всей территории заповедника.

Cocconeis guttata Hust. et Aleem 1951. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis notata P. Petit 1877. Отмечен Невровой (сборы 1986). Вид редкий, встречен в б. Пуццолановая.

Cocconeis pelta A.W.F. Schmidt 1874. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis peltoides Hust. 1931. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis placentula Ehrenb. 1838. Отмечен Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000), Невровой (1991, 1992, сборы 2010). Вид обычный, встречается по всей территории заповедника.

Cocconeis pseudocostata O.E. Romero 1996. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Cocconeis scutellum Ehrenb. 1838. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (1991, 1992, сборы 2008, 2010), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992). Вид массовый, встречается по всей территории заповедника.

Cocconeis scutellum var. *minutissima* Grunow 1880. Syn.: *Cocconeis scutellum* f. *minutissima* (Grunow) Cleve. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность редкая, встречается за западной границей заповедника.

Cocconeis scutellum var. *parva* (Grunow) Cleve 1895. Отмечен Невровой (1991, 1992, сборы 2010), Роциным и др. (1992). Разновидность обычная, встречается по всей территории заповедника.

Cocconeis stauroneiformis (W. Sm.) Okuno 1957. Отмечен Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2010). Вид редкий, встречается единично.

Cocconeis sp.5W. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Семейство Achnanthidiaceae D.G. Mann 1990

Род *Achnanthidium* Kütz. 1844

Achnanthidium glyphos Riaux-Gob., Compère et Witkowski 2010. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Achnantheidium minutissimum (Kütz.) Czarn. 1994. Bas.: *Achnanthes minutissima* Kütz. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.
Achnantheidium sp.1K. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Порядок Naviculales Bessey 1907 emend. D.G. Mann 1990

Семейство Berkeleyaceae D.G. Mann 1990

Род *Parlibellus* E.J. Cox 1988

Parlibellus delognei (van Heurck) E.J. Cox 1988. Bas.: *Navicula delognei* van Heurck; Syn.: *Navicula grevillei* (C. Agardh) Heib., *Navicula grevilleana* Hendeу. Отмечен Рябушко (1992). Вид обычный.

Parlibellus hamulifer (Grunow) E.J. Cox 1988. Bas.: *Navicula hamulifera* Grunow; Syn.: *Libellus hamuliferus* (Grunow) De Toni. Отмечен Невровой (сборы 2010). Вид обычный.

Parlibellus sp.L3. Отмечен Невровой (сборы 2008). Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Berkeleya* Grev. 1827

Berkeleya micans (Lyngb.) Grunow 1868 emend. E.J. Cox. Syn.: *Amphipleura micans* (Lyngb.) Cleve. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Berkeleya rutilans (Trentep.) Grunow 1880. Syn.: *Amphipleura rutilans* (Trentepohl ex Roth) Cleve. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Рябушко (1992), Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2008). Вид редкий, встречается по всей акватории заповедника.

Berkeleya scopulorum (Bréb.) E.J. Cox 1979. Bas.: *Navicula scopulorum* Bréb.; Syn.: *Okedenia scopulorum* (Bréb.) Mereschk. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2008). Вид очень редкий.

Berkeleya sp. Отмечен Невровой (сборы 2008). Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Семейство Neidiaceae Mereschk. 1903

Род *Neidium* Pfitzer 1871

Neidium binodis (Ehrenb.) Hust. 1945. Bas.: *Navicula binodis* Ehrenb. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид очень редкий.

Семейство Scoliotropidaceae Mereschk. 1903

Род *Scolioleura* Grunow 1860

Scolioleura westii (W. Sm.) Grunow 1860. Отмечен Рябушко (1992). Вид очень редкий.

Род *Biremis* D.G. Mann et E.J. Cox 1990

Biremis ambigua (Cleve) D.G. Mann 1990. Bas.: *Pinnularia ambigua* Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010). Вид обычный.

Biremis lucens (Hust.) Sabbe, Witkowski et Vyverman 1995. Bas.: *Navicula lucens* Hust.; Syn.: *Fallacia lucens* (Hust.) D.G. Mann. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Biremis ridicula (Giffen) D.G. Mann 1990. Bas.: *Amphora ridicula* Giffen. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Семейство Sellaphoraceae Mereschk. 1902

Род *Fallacia* A. Stickle et D.G. Mann 1990

Fallacia aequorea (Hust.) D.G. Mann 1990. Bas.: *Navicula aequorea* Hust. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Fallacia florinae (Moeller) Witkowski 1993. Bas.: *Navicula florinae* Moeller. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Fallacia forcipata (Grev.) A. Stickle et D.G. Mann 1990. Bas.: *Navicula forcipata* Grev.; Syn.: *Lyrella forcipata* Grev.; *Lyrella forcipata* var. *densestriata* A.W.F. Schmidt. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Fallacia oculiformis (Hust.) D.G. Mann 1990. Bas.: *Navicula oculiformis* Hust.; Syn.: *Navicula pseudony* Hust.; *Fallacia pseudony* (Hust.) D.G. Mann. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Fallacia schaeferae (Hust.) D.G. Mann 1990. Bas.: *Navicula schaeferae* Hust. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Fallacia subforcipata (Hust.) D.G. Mann 1990. Bas.: *Navicula subforcipata* Hust., Syn.: *Lyrella subforcipata* (Hust.) Gusl. et Karaeva. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010). Вид обычный.

Fallacia sp.10K. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Fallacia sp.11K. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Семейство Pinnulariaceae D.G. Mann 1990

Род *Caloneis* Cleve 1894

Caloneis densestriata (Proshk.-Lavr.) Gusl. 1992. Bas.: *Caloneis formosa* var. *densestriata* Proshk.-Lavr.; Syn.: *Caloneis westii* var. *densestriata* (Proshk.-Lavr.) VanLand. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986, 2010). Вид обычный, встречается по всей территории заповедника.

Caloneis liber (W. Sm.) Cleve 1894. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986, 2010). Вид обычный, встречается по всей территории заповедника.

Caloneis liber var. *bicuneata* (Grunow) Cleve 1894. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963). Разновидность редкая.

Caloneis probabilis (A.W.F. Schmidt) Cleve var. *pinnularioides* Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963). Разновидность редкая.

Caloneis sp.3. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Caloneis sp.4. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Pinnularia* Ehrenb. 1843

Pinnularia cruciformis (Donkin) Cleve 1895. Bas.: *Navicula cruciformis* Donkin. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий.

Pinnularia quadratarea (A.W.F. Schmidt) Cleve 1895. Bas.: *Navicula quadratarea* A.W.F. Schmidt. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Pinnularia trevelyana (Donkin) Rabenh. 1864. Bas.: *Navicula trevelyana* Donkin. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий, не обнаруживаемый в течение 100 лет в Чёрном море.

Род *Oestrupia* Heiden ex Hust. 1935

Oestrupia powellii (Lewis) Heiden ex Hust. 1935. Bas.: *Navicula powellii* Lewis. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Семейство Diploneidaceae D.G. Mann 1990

Род *Diploneis* Ehrenb. ex Cleve-1894

Diploneis bombus (Ehrenb.) Cleve-Euler 1922. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Diploneis chersonensis (Grunow) Cleve 1892. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986). Вид обычный.

Diploneis coffaeiformis (A.W.F. Schmidt) Cleve 1894. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Diploneis litoralis (Donkin) Cleve 1894. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид редкий.

Diploneis notabilis (Grev.) Cleve 1894. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008). Вид редкий.

Diploneis smithii (Bréb.) Cleve 1894. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986, 2008). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Diploneis smithii var. *pumila* (Grunow) Hust. 1937. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008, 2010) у Золотых ворот, у Кузьмичева камня и в б. Лисьей. Разновидность редкая.

Diploneis suborbicularis (W. Greg.) Cleve 1894. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий.

Diploneis sp.1VS. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Семейство Naviculaceae Kütz. 1844

Род *Navicula* Bory 1822

Navicula aleksandrae Lange-Bert., Witkowski, Bogaczewicz-Adamczak, Zgrundo 2003. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Navicula amtophila var. *flanatica* (Grunow) Cleve 1895. Bas.: *Navicula flanatica* Grunow; Syn.: *Navicula angustata* var. *flanatica* (Grunow) Rabenh. Отмечен Рябушко (1992). Разновидность редкая.

Navicula besarensis Giffen 1980. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Navicula cancellata Donkin 1872. Отмечен Сеничкиной (сборы 1992, 1997, 1998), Невровой (сборы 2008, 2010). Вид обычный.

Navicula directa (W. Sm.) Ralfs 1861. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Роциным и др. (1992). Вид редкий, встречается единично.

Navicula distans (W. Sm.) Ralfs 1861. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2010). Вид редкий, встречается единично.

Navicula glabriuscula Hust. var. *elipsoidales* Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид редкий, не обнаруживаемый в течение 50 лет в Чёрном море.

Navicula gregaria Donkin 1861. Отмечен Невровой (сборы 2010). Вид обычный, встречается единично.

Navicula northumbrica Donkin 1861. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Navicula palpebralis Bréb. 1863. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Navicula palpebralis var. *angulosa* (W. Greg.) van Heurck 1885. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Разновидность редкая.

Navicula palpebralis var. *semitplena* (W. Greg.) Cleve 1895. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Разновидность обычная.

Navicula palpebrulum Cholnoky 1961. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Navicula parapontica Witkowski, Kulikovskiy, Nevrova et Lange-Bert. 2010. Bas.: *Navicula pennata* var. *pontica* Mereschk. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид, описанный как новый для науки (Witkowski et al., 2010).

Navicula perminuta Grunow 1880. Syn.: *Navicula cryptocephala* var. *perminuta* (Grunow) Cleve 1895. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид обычный.

Navicula pi Cleve 1893. Отмечен Невровой (сборы 1986). Вид редкий.

Navicula pontica Witkowski, Kulikovskiy, Nevrova et Lange-Bert. 2010 Bas.: *Navicula pennata* var. *pontica* Mereschk. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992). Вид массовый, встречается по всей акватории заповедника. Новая таксономическая комбинация (Witkowski et al., 2010).

Navicula ramosissima (C. Agardh) Cleve 1895. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986, 2010), Рябушко (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Navicula salinarum Grunow 1880. Отмечен Невровой (сборы 1986), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Navicula salinicola Hust. 1939. Syn.: *Navicula incerta* Grunow (non Ehrenb.), *Navicula incertata* Lange-Bert. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид редкий.

Navicula veneta Kütz. 1844. Syn.: *Navicula cryptocephala* var. *veneta* (Kütz.) Rabenh.; *Navicula cryptocephala* f. *veneta* (Kütz.) Hust. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий.

Navicula sp.3F. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Navicula sp.B1. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Trachyneis* Cleve 1894

Trachyneis aspera (Ehrenb.) Cleve 1894. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (1991, 1992, сборы 2010), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Trachyneis aspera var. *pulchella* (W. Sm.) Cleve 1894. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Роциным и др. (1992). Разновидность обычная, отмечается за западной границей заповедника.

Род *Seminavis* D.G. Mann 1990

Seminavis sp.1. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Seminavis sp.2. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Seminavis sp.3. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Haslea* Simonsen 1974

Haslea karadagensis Davidovich, Gastineau et Mouget 2012. Отмечен Давидовичем (Gastineau et al., 2012). Вид, описанный как новый для науки (Gastineau et al., 2012).

Haslea subagnita (Proshk.-Lavr.) I.V. Makarova et Karayeva 1985. Bas.: *Navicula subagnita* Proshk.-Lavr. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид массовый, встречается по всей акватории заповедника.

Haslea cf. *howeana* (Hagelst.) Giffen 1980. Bas.: *Navicula howeana* Hagelstein. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Предположительно новый вид для Чёрного моря, нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Hippodonta* Lange-Bert., Witkowski et Metzeltin 1996

Hippodonta sp.2. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Hippodonta sp.3. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Hippodonta sp.5. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Hippodonta sp.6. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Hippodonta sp.8. Отмечен Невровой (сборы 2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Dickieia* Berk. ex Kütz. 1844 emend. D.G. Mann 1994

Dickieia subinflata (Grunow) D.G. Mann 1994. Bas.: *Navicula subinflata* Grunow; Syn.: *Placoneis subinflata* (Grunow) Mereschk. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей.

Род *Fogedia* Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin 1997

Fogedia finmarchica (Cleve et Grunow) Witkowski, Metzeltin et Lange-Bert. 1997. Bas.: *Stauroneis finmarchica* Cleve et Grunow; Syn.: *Navicula finmarchica* (Cleve et Grunow) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий.

Fogedia giffeniana (Foged) Witkowski, Lange-Bert., Metzeltin et Bafana 1997. Bas.: *Navicula giffeniana* Foged. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Род *Cocconeopsis* Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin 2000

Cocconeopsis breviata (Hust.) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin 2000. Bas.: *Navicula breviata* Hust. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Семейство Pleurosigmaaceae Mereschk. 1903

Род *Pleurosigma* W. Sm. 1852

Pleurosigma aestuarii (Bréb.) W. Sm. 1853. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид обычный.

Pleurosigma angulatum (E.J. Quek.) W. Sm. 1852. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (1991, 1992, сборы 2008), Рощиным и др. (1992). Вид массовый, встречается в апреле – декабре по всей акватории заповедника.

Pleurosigma elongatum W. Sm. 1852. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (сборы 1986, 2008, 2010), Рябушко (1992), Рощиным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Pleurosigma formosum W. Sm. 1852. Отмечен Рябушко (1992). Вид редкий.

Pleurosigma rigidum W. Sm. 1853. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (сборы 2010). Вид обычный.

Род *Gyrosigma* Hassal 1845

Gyrosigma balticum f. *maeoticum* (Pant.) Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Рощиным и др. (1992). Очень редкий вид, встречен единично.

Gyrosigma fasciola (Ehrenb.) Cleve 1894. Bas.: *Ceratoneis fasciola* Ehrenb.; Syn.: *Gyrosigma fasciola* (Ehrenb.) Griffith et Henfrey. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид обычный.

Род *Carinasigma* G. Reid 2012

Carinasigma minuta (Donkin) G. Reid 2012. Bas.: *Pleurosigma minutum* Donkin; Syn.: *Donkinia minuta* (Donkin) Ralfs ex A. Pritch. emend E. J. Cox; *Gyrosigma rectum* var. *minuta* (Donkin) Cleve, *Donkinia recta* var. *minuta* (Donkin) H. Perag. et Perag.; *Donkinia recta* var. *minuta* (Donkin) Carruthers. Отмечен Рощиным и др. (1992). Разновидность редкая, встречается по всей акватории заповедника.

Род *Rhoicosigma* Grunow 1867

Rhoicosigma compactum (Grev.) Grunow 1867. Bas.: *Pleurosigma compactum* Grev.; Syn.: *Donkinia compacta* (Grev.) Ralfs; *Gyrosigma compactum* (Grev.) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Семейство Plagiotropidaceae D.G. Mann 1990

Род *Plagiotropis* Pfitzer 1871

Plagiotropis elegans (W. Sm.) Grunow 1885 Bas.: *Amphiprora elegans* W. Sm.; Syn.: *Tropidoneis elegans* (W. Sm.) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий.

Plagiotropis lepidoptera (W. Greg.) Kuntze 1898 Bas.: *Amphiprora lepidoptera* W. Greg., Syn.: *Tropidoneis lepidoptera* (W. Greg.) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид обычный.

Plagiotropis cf. *tayrecta* Paddock 1988. Syn.: *Plagiotropis recta* Grunow ex Cleve et J.D. Möller; *Tropidoneis recta* (W. Greg.) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Семейство Stauroneidaceae D.G. Mann 1990

Род *Stauronella* Mereschk. 1901

Stauronella indubitabilis Lange-Bert. et Genkal 1999. Syn.: *Amphiprora constricta* Ehrenb.; *Stauroneis constricta* (Ehrenb.) Mereschk., *Stauroneis constricta* sensu Hust.; *Stauroneis constricta* (Donkin) R. Ross. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Рябушко (1992). Вид обычный.

Род *Craticula* Grunow 1867

Craticula halophila (Grunow ex van Heurck) D.G. Mann 1990. Bas.: *Navicula cuspidata* var. *halophila* Grunow; Syn.: *Navicula halophila* (Grunow) Cleve. Отмечен Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000), Роциным и др. (1992). Очень редкий вид, встречен единично у западной границы заповедника.

Порядок Thalassiophysales D.G. Mann 1990

Семейство Catenulaceae Mereschk. 1902

Род *Amphora* Ehrenb. 1844

Amphora acuta W. Greg. 1857. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид редкий.

Amphora arcus W. Greg. 1855. Syn.: *Cymbella arcus* (W. Greg.) Gusl. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986), Роциным и др. (1992). Вид редкий.

Amphora aspera P. Petit 1878. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий.

Amphora bigibba Grunow ex A.W.F. Schmidt 1875. Отмечен Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2010). Очень редкий вид.

Amphora caroliniana Giffen 1980. Syn.: *Amphora granulata* W. Greg. Отмечен Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2008). Вид редкий.

Amphora costata W. Sm. 1853. Отмечен Невровой (сборы 1986). Вид редкий, встречается единично.

Amphora crassa W. Greg. 1857. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008, 2010). Вид обычный, встречается единично.

Amphora eunotia Cleve 1873. Syn.: *Amphora granulata* W. Greg. var. *punctata* Proschk.-Lavr. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008, 2010), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Amphora graeffeana Hendeu 1973. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид обычный.

Amphora helenensis Giffen 1973. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Amphora hyalina Kütz. 1844. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Сеничкиной (сборы 1992, 1997, 1998), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид редкий, встречается единично по всей акватории заповедника.

Amphora hyalina var. *delicatula* Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность редкая, встречается по всей акватории заповедника.

Amphora inflexa (Bréb. ex Kütz.) H.L. Smith 1873. Bas.: *Amphipleura inflexa* Bréb. ex Kütz.; Syn.: *Okedenia inflexa* (Bréb. ex Kütz.) Eulenstein ex Cleve et O.F. Müll.; *Okedenia inflexa* (Bréb. ex Kütz.) Eulenstein ex Mereshk. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Ивановым (1965), Сеничкиной (сборы 1992, 1997, 1998). Вид редкий, встречается единично.

Amphora laevis W. Greg. 1857. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид редкий.

Amphora lineolata Ehrenb. 1838. Отмечен Роциным и др. (1992). Вид редкий, встречен единично у западной границы заповедника.

Amphora marina (W. Smith) Chase 1907. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей.

Amphora obtusa W. Greg. 1857. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Amphora ostrearia Bréb. ex Kütz. 1849. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид обычный.

Amphora ovalis (Kütz.) Kütz. 1844. Отмечен Ивановым (1965), Невровой (1991, 1992). Вид редкий, встречается единично.

Amphora parvula Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Рябушко (1992). Вид очень редкий.

Amphora proteus W. Greg. 1857. Отмечен Рябушко (1992), Невровой (сборы 2008, 2010). Вид обычный.

Amphora spectabilis W. Greg. 1857. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Amphora staurophora Jahlin-Dannfelt 1882 non Castracane 1886; Syn.: *Amphora dannfeltii* Berg 1952 illegitimate. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид редкий.

Amphora subacutiuscula Schoeman 1972. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид обычный.

Amphora terroris Ehrenb. 1853. Отмечен Рябушко (1992), Невровой (1991, 1992). Вид редкий, встречается единично.

Amphora venusta Østrup 1910. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Amphora sp.7К. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Halamphora* (Cleve) Levkov 2009

Halamphora acutiuscula (Kütz.) Levkov 2009. Bas.: *Amphora acutiuscula* Kütz.; Syn.: *Amphora coffeaeformis* var. *acutiuscula* (Kütz.) Hust.; *Amphora coffeaeformis* var. *acutiuscula* (Kütz.) Rabenh. Отмечен Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000), Роциным и др. (1992). Редкая разновидность, встречается единично за западной границей заповедника.

Halamphora angularis (W. Greg.) Levkov 2009. Bas.: *Amphora angularis* W. Greg. (non *Amphora coffeaeformis* (C. Agardh) Kütz. var. *angularis* (vanHeurck) Cleve. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Вид обычный.

Halamphora coffeaeformis (C. Agardh) Levkov 2009. Bas.: *Frustulia coffeaeformis* C. Agardh; Syn.: *Amphora coffeaeformis* (C. Agardh) Kütz. Отмечен Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992), Невровой (сборы 1986, 2008). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Halamphora cuneata (Cleve) Levkov 2009. Bas.: *Amphora cuneata* Cleve. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид редкий, встречается единично.

Halamphora subangularis (Hust.) Levkov 2009. Bas.: *Amphora subangularis* Hust. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Halamphora tenerrima (Aleem et Hust.) Levkov 2009. Bas.: *Amphora tenerrima* Aleem et Hust. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Halamphora turgida (W. Greg.) Levkov 2009. Bas.: *Amphora turgida* W. Greg. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий, встречается единично.

Род *Undatella* Paddock et P.A. Sims 1980

Undatella quadrata (Bréb. ex Kütz.) Paddock et P.A. Sims 1980. Bas.: *Navicula splendida* A.W.F. Schmidt (non W. Greg.). Отмечен Роциным и др. (1992). Очень редкий вид, встречается единично по всей акватории заповедника.

Порядок Bacillariales Hendey 1937 emend. D.G. Mann 1990

Семейство Bacillariaceae Ehrenb. 1831

Род *Bacillaria* J.F. Gmel. 1791

Bacillaria paxillifera (O. F. Müll.) Hendey 1951. Syn.: *Bacillaria paradoxa* J.F. Gmel. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (сборы 1986), Рощиным и др. (1992), Рябушко (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Род *Hantzschia* Grunow 1877

Hantzschia amphioxys (Ehrenb.) Grunow. Отмечен Невровой (сборы 1986), Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000). Вид редкий, встречается единично по всей акватории заповедника.

Hantzschia elegantula (Østrup) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin 2000. Bas.: *Hantzschia amphioxys* var. *elegantula* Østrup. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Род *Psammodictyon* D.G. Mann 1990

Psammodictyon panduriforme (W. Greg.) D.G. Mann 1990. Bas.: *Nitzschia panduriformis* W. Greg. (sensu stricto and sensu De Toni); Syn.: *Tryblionella panduriformis* var. *minor* (Grunow) Freng. Отмечен Невровой (1991, 1992), Рощиным и др. (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Род *Denticula* Kütz. 1844

Denticula subtilis Grunow. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид очень редкий.

Род *Nitzschia* Hassall 1845

Nitzschia acuminata (W. Sm.) Grunow 1878. Bas.: *Tryblionella acuminata* W. Sm. Отмечен Рощиным и др. (1992), Невровой (сборы 2008). Вид обычный, встречается единично.

Nitzschia aequorea Hust. 1939. Syn.: *Nitzschia subfrustulum* Hust., *Nitzschia stimulus* Cholnoky. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисьей и у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Nitzschia amphibia Grunow 1862. Отмечен Невровой (1991, 1992), Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000). Вид обычный, встречается единично по всей акватории заповедника.

Nitzschia angularis var. *affinis* (Grunow) Grunow 1881. Bas.: *Nitzschia affinis* Grunow. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный, встречается единично.

Nitzschia closterium (Ehrenb.) W. Sm. 1853. Bas.: *Ceratoneis closterium* Ehrenb.; Syn.: *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin; *Nitzschiella tenuirostris* Mereschk. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (1991, 1992). Рощиным и др. (1992), Рябушко (1992). Вид массовый, встречается круглогодично по всей акватории заповедника.

Nitzschia coarctata Grunow 1878. Syn.: *Nitzschia punctata* f. *coarctata* (Grunow) Hust.; *Tryblionella coarctata* (Grunow) D.G. Mann. Отмечен Невровой (1991, 1992). Разновидность обычная, встречается единично по всей акватории заповедника.

Nitzschia cf. *coarctata* Grunow 1878. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Nitzschia compressa (J.W. Bailey) Boyer 1916. Bas.: *Pyxidicula compressa* J.W. Bailey; Syn.: *Tryblionella punctata* W. Sm., *Nitzschia punctata* (W. Sm.) Grunow; *Tryblionella compressa* (J.W. Bailey) Poulin. Отмечен Невровой (сборы 1986). Вид обычный, встречается единично по всей акватории заповедника.

Nitzschia compressa var. *elongata* (Grunow) Lange-Bert. 1988. Syn.: *Tryblionella punctata* var. *elongata* Grunow, *Nitzschia punctata* var. *elongata* (Grunow) Grunow. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1963), Роциным и др. (1992). Разновидность редкая, встречается единично за западной границей заповедника.

Nitzschia constricta (Kütz.) Ralfs 1861. Bas.: *Synedra constricta* Kütz.; Syn.: *Nitzschia apiculata* (W. Greg.) Grunow; *Synedra constricta* Kütz., *Tryblionella apiculata* (W. Greg.) Grunow. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992). Вид редкий, встречается единично у западной границы заповедника.

Nitzschia dissipata (Kütz.) Grunow 1862. Отмечен Невровой (сборы 1986, 2008). Вид редкий, встречается единично.

Nitzschia frustulum (Kütz.) Grunow 1880. Bas.: *Synedra frustulum* Kütz.; Syn.: *Nitzschia inconspicua* sensu stricto (non *Nitzschia abbreviata* Hust.). Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный.

Nitzschia hybrida Grunow 1880. Отмечен Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000), Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид массовый, встречается по всей акватории заповедника.

Nitzschia hybrida f. *hyalina* Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Рябушко (1992), Роциным и др. (1992). Разновидность обычная, встречается с типовым видом по всей акватории заповедника.

Nitzschia insignis W. Greg. 1857. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид редкий, встречается единично.

Nitzschia lanceolata W. Sm. 1853. Отмечен Невровой (1991, 1992), Роциным и др. (1992). Вид массовый, встречается по всей акватории заповедника.

Nitzschia lanceolata W. Sm. var. *pygmaea* Cleve 1883. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность редкая, встречена единично у западной границы заповедника.

Nitzschia liebethuthii Rabenh. 1864. Syn.: *Nitzschia perpustakaan* Grunow 1862; non *Nitzschia perpustakaan* Rabenh. 1861. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный, встречается единично.

Nitzschia longissima (Bréb.) Grunow 1862. Bas.: *Ceratoneis longissima* Bréb. ex Kütz.; Syn.: *Nitzschia birostrata* W. Sm.; *Nitzschia reversa* W. Sm. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1955), Невровой (сборы 1986), Роциным и др. (1992), Рябушко (1992). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Nitzschia miserabilis Cholnoky 1963. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Новый вид для Чёрного моря.

Nitzschia ovalis Arnott ex Cleve et Grunow 1880. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963). Вид редкий, встречается единично.

Nitzschia pellucida Grunow 1880. Отмечен Невровой (сборы 2008) в б. Лисьей. Вид обычный, встречается единично.

Nitzschia persuadens Cholnoky 1961. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Новый вид для Чёрного моря.

Nitzschia rupestris Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Рябушко (1992). Вид редкий, встречается единично.

Nitzschia sigma (Kütz.) W. Sm. 1853. Отмечен Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000), Роциным и др. (1992), Невровой (сборы 2010). Вид массовый, встречается по всей акватории заповедника.

Nitzschia sigma var. *intercedens* Grunow 1878. Отмечен Прокудиной (1952), Прошкиной-Лавренко (1963), Роциным и др. (1992). Разновидность редкая, встречается единично у западной границы заповедника.

Nitzschia sigmoidea (Nitzsch) W. Sm. 1853. Отмечен Роциным и др. (1992). Очень редкий вид, встречен единично у западной границы заповедника.

Nitzschia spathulata Bréb. ex W. Sm. 1853. Отмечен Невровой (сборы 2008, 2010) в б. Лисей и у Золотых ворот. Вид редкий, встречается единично.

Nitzschia sphaerophora Cleve var. *acephala* Proshk.-Lavr. 1963. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность редкая, встречена единично у Кузьмичёва камня.

Nitzschia vidovichii (Grunow) Grunow 1881. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963), Невровой (сборы 1986). Вид редкий, встречается по всей акватории заповедника.

Nitzschia vitrea G. Norman 1861. Отмечен Роциным и др. (1992). Вид редкий, встречен единично у Кузьмичёва камня.

Nitzschia sp.10K. Отмечен Невровой (2010) у Золотых ворот. Вид нуждается в дальнейшем изучении.

Род *Pseudo-nitzschia* H. Perag. 1900

Pseudo-nitzschia delicatissima (Cleve) Heiden 1928. Bas.: *Nitzschia delicatissima* Cleve. Отмечен Рябушко (1992). Вид обычный.

Порядок Rhopalodiales D.G. Mann 1990

Семейство Rhopalodiaceae (G. Karst.) Topach. et Oksijuk 1960

Род *Rhopalodia* O.F. Müll. 1895

Rhopalodia musculus (Kütz.) O.F. Müll. 1900. Прошкиной-Лавренко (1955, 1963), Ивановым (1965), Невровой (сборы 1986, сборы 2010). Вид обычный, встречается по всей акватории заповедника.

Порядок Surirellales D.G. Mann 1990

Семейство Entomoneidaceae Reimer ex R.M. Patrick et Reimer 1975

Род *Entomoneis* Ehrenb. 1845

Entomoneis paludosa (W. Sm.) Reimer 1975. Bas.: *Amphiprora paludosa* W. Sm. Отмечен Сеничкиной (сборы 1992, 1997, 1998), Невровой (сборы 1986, 2008), Рябушко (1992). Вид редкий, встречается по всей акватории заповедника.

Entomoneis paludosa var. *duplex* (Donkin) Nizam. 1982. Bas.: *Amphiprora paludosa* var. *duplex* Donkin. Отмечен Роциным и др. (1992). Разновидность редкая, встречается вместе с типовым видом, по всей акватории заповедника.

Семейство Auriculaceae Hendeу 1964

Род *Auricula* Castrac. 1873

Auricula intermedia (F.W. Lewis) Cleve 1894. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1963). Вид редкий, встречается единично.

Род *Proboscidea* Paddock et P.A. Sims 1980

Proboscidea insecta (Grunow) Paddock et P.A. Sims 1980. Bas.: *Amphora insecta* Grunow; Syn.: *Auricula insecta* Grunow. Отмечен Прокудиной (1952), Прошки-

ной-Лавренко (1955), Сеничкиной (сборы 1992, 1997, 1998), Невровой (сборы 1986), Роциным и др. (1992). Вид редкий, встречается единично по всей акватории заповедника.

Семейство Surirellaceae Kütz. 1844

Род *Petrodictyon* D.G. Mann 1990

Petrodictyon gemma (Ehrenb.) D.G. Mann 1990. Bas.: *Surirella gemma* Ehrenb.

Отмечен Ивановым (1965). Вид обычный.

Род *Surirella* Turpin 1828

Surirella fastuosa (Ehrenb.) Ehrenb. 1843. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Ивановым (1965), Невровой (1991, 1992, сборы 2010), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается единично.

Surirella ovalis Bréb. 1838. Syn.: *Surirella ovata* var. *ovalis* (Bréb.) Kirchn. Отмечен Ивановым (1965), Вассером, Бухтияровой (1990), Бухтияровой (2000), Роциным и др. (1992). Вид обычный, встречается единично у западной границы заповедника.

Surirella pandura H. Perag. et Perag. 1899. Отмечен Кошевым (сборы 1954–1956). Вид очень редкий, встречен единично.

Род *Campylodiscus* Ehrenb. ex Kütz. 1844

Campylodiscus thuretii Bréb. 1854. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Ивановым (1965). Вид обычный.

Campylodiscus thuretii var. *lineolatus* Proshk.-Lavr. 1955. Отмечен Прошкиной-Лавренко (1955), Ивановым (1965). Разновидность обычная, встречается вместе с типовым видом.

Оценка таксономического разнообразия диатомовых. Проведена количественная оценка таксономического разнообразия диатомовых акватории Карадага на основе расчета филогенетического сходства между встреченными видами, т.е. средней «длины пути» между каждой парой видов, случайным образом взятых из регионального списка, до филогенетически общего узла на иерархическом древе таксоцена (Warwick, Clarke, 1998, 2001).

Традиционные методы оценки биоразнообразия (индексы Шеннона, Пилоу, Маргалефа, Симпсона) часто оказываются неприменимы для оценки воздействия факторов окружающей среды на биоту в больших пространственно-временных пределах, особенно в сообществах бентоса (Magurran, 2004). В нашей предыдущей работе по Балаклавской бухте (Неврова, 2014) показано, что использование общепринятых индексов видового разнообразия, основанных на показателях видового богатства, обилия и выровненности, также оказывается нецелесообразным при выявлении влияния факторов окружающей среды на изменения структуры таксоцена донных диатомовых. В последнее время при биомониторинге широко практикуется метод оценки биоразнообразия, основанный на расчете среднего таксономического соотношения между видами в сообществе (Warwick, Clarke, 1998, 2001). Для проведения подобных расчетов требуется составление объединенного мастер-листа (Неврова и др., 2015).

Составленный нами общий список Bacillariophyta Чёрного моря (1094 вида и ввт.) (Неврова, 2015) агрегирован по 7 иерархическим уровням (от ввт до отдела) и использован для построения 95% вероятностного эллипса, на котором распределены значения индекса средней таксономической отличительности AvTD (Δ^+) и ее вариабельности VarTD (Λ^+) для диатомовой флоры бентоса Карадага (рис. 3). Место-

положение точки на графике характеризует среднюю вертикальную выровненность иерархического древа таксоцена диатомовых Карадага (AvTD) и ее горизонтальную вариабельность (VarTD). Совместная оценка этих двух показателей необходима для оценки разнообразия сообщества (Warwick, Clarke, 1998, 2001). Точка, соответствующая значениям индекса TaxDI для Карадага, размещена вблизи центра эллипса (обозначенного ×), то есть значения $\Delta^+ = 82,83$ и $\Lambda^+ = 317,53$ близки к среднеожидаемым значениям индексов таксономической отличительности, рассчитанным для всего Чёрного моря ($\Delta^+ = 82,19$; $\Lambda^+ = 318,3$). Это означает, что структура таксоцена бентосных диатомовых Карадага в целом очень близка к таксономической структуре флоры Bacillariophyta всего Чёрного моря.

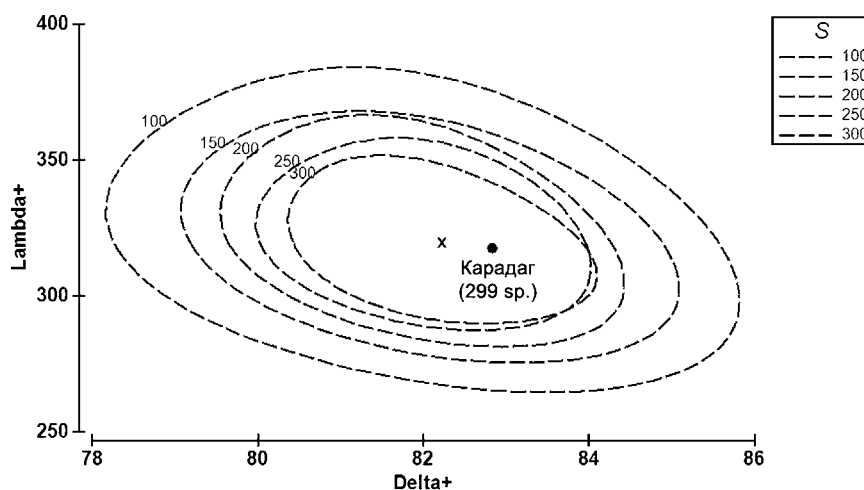


Рис. 3*. Расположение на эллипсе (95% вероятности) значений индекса TaxDI (Δ^+ и Λ^+) для флоры бентосных диатомовых у побережья Карадага; × – среднеожидаемое значение, рассчитанное на основе мастер-листа Bacillariophyta всего Чёрного моря
Fig. 3. Values of TaxDI (Δ^+ and Λ^+) on ellipse (95% probability) for diatom flora of Karadag coast; × – mean average value based on master-list of Bacillariophyta of whole Black Sea

Рассчитанные величины индекса таксономической отличительности характеризуют структуру таксоцена диатомовых бентоса в условно чистом местообитании акватории Карадагского природного заповедника, как содержащую пропорциональные доли моно-, олиго- и поливидовых таксономических ветвей, обладающую высокой выровненностью и умеренной вариабельностью.

Подобная сравнительная оценка таксономического разнообразия диатомовых проведена ранее для различных полигонов Крыма (Неврова, 2013 а, б; 2014; Petrov et al, 2010). Результаты показали, что таксономическая структура таксоцена диатомовых в сильно загрязненных участках характеризуется пониженным таксономическим разнообразием, по сравнению с его среднеожидаемым уровнем для флоры диатомовых всего Чёрного моря. В биотопах с наиболее сильным уровнем загрязнения техногенными поллютантами (внутренние части исследованных бухт), отмечены наибольшие значения индекса средней таксономической отличительности, что вызвано наличием моно- и олиговидовых ветвей, замыкающихся на высоких иерархических уровнях семейств или порядков. Структура древа в относительно менее загрязненных внешних частях бухт описывается значениями индекса AvTD, близкими к среднеожидаемому уровню и находящимися в пределах 95% границы вероятности. В местообитаниях с пониженным уровнем техногенного воздействия (открытые участки побережья) в структуре диатомового

таксоцена преобладали поливидовые ветви, агрегирующиеся в иерархическом древе на уровне родов. Полученные результаты предполагают, что вариабельность биотопических условий и градиент физико-химических факторов в исследованных акваториях черноморского побережья Крыма приводит к изменению количественных показателей и уменьшению видового и таксономического разнообразия диатомовых при долговременном воздействии техногенных загрязнений.

Заключение. В акватории Карадага за все годы исследований на различных типах субстратов обнаружено 299 видов и ввт бентосных диатомовых, принадлежащих к 278 видам, 86 родам, 43 семействам, 24 порядкам и 3 классам отдела Bacillariophyta. Доминируют представители класса Bacillariophyceae, классы Coscinodiscophyceae и Fragilariophyceae представлены менее значительно. Отмечены представители трех родов (*Astartiella*, *Cocconeopsis*, *Rhoicosigma*) и 45 видов из числа новых для диатомовой флоры Чёрного моря, а также 4 новых для науки вида, описанные ранее. Ряд обнаруженных видов требует дальнейшего изучения.

Структура таксоцена бентосных диатомовых Карадага может быть охарактеризована как очень близкая к структуре таксономического древа Bacillariophyta всего Чёрного моря, содержащая пропорциональные доли моно-, олиго- и поливидовых таксономических ветвей и обладающая высокой выровненностью и умеренной вариабельностью.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность мл. науч. сотр. В.А. Тимофееву (ИнБИОМ НАНУ) за сбор бентосного материала у Золотых ворот, канд. биол. наук А.Н. Петрову (ИнБИОМ НАНУ) за ценные замечания при расчетах индекса таксономической отличительности, проф. А. Витковски (Университет г. Щецина, Польша) и проф. Х. Ланге-Берталот (Университет г. Франкфурта-на-Майне, Германия) за предоставленное оборудование для микрофотосъемок и консультации по идентификации видов, а также инженеру-магистру М. Руппелю (Университет г. Франкфурта-на-Майне, Германия) за микрофотографирование на электронном микроскопе.

Литература

- Бухтиярова Л.Н.* Bacillariophyta // Разнообразие водорослей Украины / Ред. Вассер С.П., Царенко П.М. // Альгология. – 2000. – **10**, № 4. – С. 93–136.
- Вассер С.П., Бухтиярова Л.М.* Прісноводні діатомові водорості (Bacillariophyta) Ялтинського та Карадазького заповідників // Укр. ботан. журн. – 1990. – **47**, № 6. – С. 28–30.
- Гусяков Н.Е., Загордонец О. А., Герасимюк В. П.* Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоемов. – Киев: Наукова думка, 1992. – 115 с.
- Диатомовые водоросли СССР.* – Л.: Наука, 1974. – Т. 1. – 403 с.
- Диатомовый анализ.* – М.: Госгеолитиздат, 1950. – Т. 3. – 398 с.
- Неврова Е.Л.* Диатомовые водоросли каменистых грунтов Чёрного моря у Карадага (Крым) // Биологические науки. – 1991. – 5. – С. 79–86.
- Неврова Е.Л.* Диатомовые обрастания макрофитов у Карадага (Крым) // Экология моря. – 1992. – Вып. 41. – С. 45–49.
- Неврова Е.Л.* Таксономическое разнообразие и структура таксоцена бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в Севастопольской бухте (Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2013а. – **12**, № 3. – С. 55–67.
- Неврова Е.Л.* Структура и таксономическое разнообразие донных диатомовых в приустьевых зонах рек Бельбек и Черная (Юго-Западный Крым, Украина) // Альгология. – 2013б. – **23**, 4. – С. 471–492.
- Неврова Е.Л.* Эколого-таксономическая оценка донных диатомовых в Балаклавской бухте (Юго-Западный Крым, Чёрное море) // Альгология. – 2014. – **24**, № 1. – С. 47–66.

Неврова Е.Л. Донные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) Чёрного моря: разнообразие и структура таксоценов различных биотопов: автореф. дис. на соискание уч. степени доктора биол. наук: спец. 03.02.01 – ботаника и 03.02.10 – гидробиология. – Москва, 2015. – 46 с.

Неврова Е. Л., Петров А. Н. Таксономическое разнообразие диатомовых бентоса Чёрного моря. Гл. 4 / Ред. Ю. Н. Токарев, А. В. Гаевская. Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – С. 60–84.

Неврова Е. Л., Смигирева А. А., Петров А. Н., Ковалева Г. В. Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды / ред. А. В. Гаевская. – Севастополь–Симферополь: Н.Орианда, 2015. – 176 с.

Прокудина Л.А. Каталог фауны и флоры Чёрного моря района Карадагской биологической станции // Тр. Карадаг. биол. станции АН УССР. – 1952. – Вып. 12. – С. 116–127.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. – М.–Л.: Изд. АН СССР, 1955. – 222 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. – М.–Л.: Изд. АН СССР. – 1963. – 243 с.

Разнообразие водорослей Украины / Ред. Вассер С.П., Царенко П.М. // Альгология. – 2000. – 10, № 4. – 309 с.

Рощин А.М., Чепурнов В.А. Бентосные диатомовые водоросли прибрежного каменистого мелководья района Карадага // Актуальные проблемы современной альгологии / Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. (Черкассы, 23–25 сент. 1987 г.). – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 138–139.

Рощин А.М., Чепурнов В.А., Кустенко Н.Г. Диатомовые водоросли / Ред. Макарова И.В. // Флора и фауна заповедников. Водоросли, грибы, мохообразные Карадагского заповедника. – М., 1992. – С. 7–18.

Рябушко Л.И. Микроводоросли обрастаний черноморских дельфинов-афалин. Ин-БИОМ им. А.О. Ковалевского АН УССР. – Деп. ВИНТИ, 09.03.1992, № 747-В–92. – Севастополь, 1992. – 14 с.

Рябушко Л. И. Микрофитобентос Чёрного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.

Сеничкина Л.Г., Неврова Е.Л., Поликарпов И.Г. Диатомовые водоросли планктона и бентоса Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской биостанции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 248–272.

Чепурнов В.А. Бентосные диатомовые водоросли и гарпактикоиды черноморского каменистого мелководья района Карадага и их пищевые отношения: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.18 – гидробиология. – Севастополь, 1988. – 25 с.

Царенко П.М. Рекомендации по унификации цитирования фамилий авторов таксонов водорослей // Альгология. – 2010. – 20, № 1. – С. 86 – 121.

Algae of Ukraine. Diversity. Nomenclature. Taxonomy. Ecology and Geography. 2. Bacillariophyta / Eds.: Tsarenko P.M., Wasser S.P., Nevo E. – Ruggell. A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2009. – 413 p.

Bukhtiyarova L.N. Diatoms of Ukraine. Inland waters. – Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 1999. – 132 p.

Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER v5: User Manual. Tutorial. – Plymouth: PRIMER-E, 2001. – 92 p.

Fourtanier E., Kociolek J.P. Catalogue of Diatom Genera // Diatom Research. – 1999. – 14, № 1. – P. 1–190.

Fourtanier E., Kociolek J.P. Addendum to Catalogue of the Diatom Genera // Diatom Research. 2003. – 18, № 2. – P. 245–258.

Fourtanier E., Kociolek J.P. Catalogue of Diatom Names / Comp. by Fourtanier E. & Kociolek J.P. – California Academy of Sciences: on-line Version. – 2011. Available online at <http://researcharchive.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp>

Gastineau R., Davidovich N., Bardeau J.-F. et al. *Haslea karadagensis* (Bacillariophyta): a second blue diatom, recorded from the Black Sea and producing a novel blue pigment // European Journal of Phycology. – 2012. – 47, № 4. – P. 469–479.

International Plant Names Index. – 2012. Available online at <http://www.ipni.org>.

- Levkov Z. *Amphora sensu lato* // Diatoms of Europe. – A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2009. – 5. – 916 p.
- Magurran A.E. Measuring Biological Diversity. – Oxford: Blackwell Publishing, 2004. – 256 p.
- Nevrova E.L., Witkowski A., Kulikovskiy M., Lange-Bertalot H. A revision of the diatom genus *Lyrella* Karayeva (Bacillariophyta: Lyrellaceae) from the Black Sea, with descriptions of five new species // Phytotaxa. – 2013. – **83**, № 1. – P. 1–38.
- Petrov A., Nevrova E., Terletsкая A., Milyukin M., Demchenko V. Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage in a polluted marine environment (Balaklava bay, Black Sea) // Polish Botanical Journal. – 2010. – **55**, № 1. – P. 183–197.
- Reid G. A revision of the family Pleurosigmales. Diatom Monographs / Ed. A. Witkowski. – A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2012. – **14**. – 163 p.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge University press, 1990. – 747 p.
- Schmidt A. et al. Atlas der Diatomaceen-kunde (förg. von M. Schmidt, F. Fricke, H. Heiden, O. Muller, F. Hustedt). – Leipzig: Ashersleben, 1874 – 1959. – Parts 1 – 120, Plates 1–460.
- Simonsen R. Atlas and Catalogue of the Diatom types of Friedrich Hustedt: Vol. 1–3. – Berlin – Stuttgart: J. Cramer, 1987. – Vol. 1: Catalogue. – 525 p. – Vol. 2: Atlas. – Plates 1–395, op. 2–106. – 597 p. – Vol. 3: Atlas. – Plates 396–772, op. 107–175. – 619 p.
- Warwick R.M., Clarke K.R. Taxonomic distinctness and environmental assessment // Journal Applied Ecology. – 1998. – **35**. – P. 532–543.
- Warwick R.M., Clarke K.R. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species // Oceanography and Marine Biology: an annual review. – 2001. – **39**. – P. 207–231.
- Witkowski A., Kulikovskiy M., Nevrova E., Lange-Bertalot H., Gogorev R. The genus *Navicula* in ancient basins. I. Two novelties from the Black Sea // Plant Ecology and Evolution. – 2010. FastTrack. – P. 307–317.
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of Marine coast 1. Iconographia Diatomologica / Ed. H. Lange-Bertalot. – A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. – **7**. – 926 p.

Evaluation of benthic diatoms diversity (Bacillariophyta) near Karadag shore.

E.L. Nevrova. Based on revised and combined literature and own data the updated inventory of benthic Bacillariophyta from Karadag shore was created. It combines 299 species and infraspecific taxa (278 species, 86 genera, 43 families, 24 orders and 3 classes), according to the recent systems. Three genera (*Astartiella*, *Cocconeopsis*, *Rhoicosigma*), 45 species are newly-found for the Black Sea diatom flora, and besides 4 new species has been discovered before. Some taxa need to be investigated in further. The evaluation of benthic diatom diversity near Karadag Natural Reserve shore was performed by Taxonomic Distinctness Indices (TaxDI). Shown the diatom assemblages' structure of Karadag is close to the taxonomic structure for the whole Black Sea diatom flora.

Key words: Benthic Diatoms, the Black Sea, Taxonomic Distinctness Indices.

*И.К. Евстигнеева*¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., *И.Н. Танковская*¹, мл. науч. сотр.
**АЛЬГОЦЕНОЗЫ ИСКУССТВЕННОГО И ЕСТЕСТВЕННОГО СУБСТРАТОВ
ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ФЕОДОСИЙСКОГО ЗАЛИВА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

Приведены результаты исследований макрофитобентоса и макрофитоперифитона Феодосийского залива в летний период. В прибрежной акватории залива обнаружено 47 видов из трёх отделов макроводорослей. Проанализированы структурно-продукционные особенности альгоценозов обеих жизненных форм, выявлены тенденции их пространственной динамики.

Ключевые слова: макроводоросли, фитобентос, фитоперифитон, эколого-таксономический состав, встречаемость, доминанты, фитомасса, сходство, изменчивость, Феодосийский залив, Чёрное море.

В начале 1980-х годов морские гидробиологи позиционировали Феодосийский залив как один из немногих районов Чёрного моря, где водоросли изучены слабо (Калугина-Гутник, Костенко, 1981). Существующие к настоящему времени сведения о донной растительности залива относятся к 70 – 90-м годам прошлого века и частично к началу нынешнего (Костенко, 1987, 1990; Костенко и др., 2004; 2006). В этих работах приводятся в основном сведения о временной динамике видового состава и количественного распределения бентосных макрофитов в заливе на момент исследования. Однако целенаправленного изучения фитообрастания естественных субстратов самой мелководной части залива и, тем более, вдольбереговых сооружений здесь никто не проводил. Подобное положение дел оставляет актуальным любые исследования флоры такого крупного черноморского залива, как Феодосийский. Отсюда **целью** нашей работы стало изучение видового и экологического состава альгоценозов обрастания твёрдых естественных и искусственных субстратов прибрежной зоны Феодосийского залива и зависимости их отдельных структурно-продукционных характеристик от места расположения станций.

Материал и методы. Материал (пробы макрофитобентоса (МФБ) и макрофитоперифитона (МФП)) для настоящего исследования собирали в начале лета 2010 и 2011 гг. в прибрежной части залива, прилегающей к черте г. Феодосия и ограниченной городским портом на западе и поселком Приморский – на востоке (рис. 1).

К порту прилегают два городских пляжа. Первый из них (пляж № 1) начинается сразу от порта и простирается вдоль набережной. Он состоит из пяти секций, разделённых бетонными бунами (волнорезами). Второй, более крупный пляж, находится в 7 км от г. Феодосия и называется «Золотой пляж» (Долотов, Иванов, 2007).

Сбор водорослей осуществляли по принятой в гидробиологии методике (Калугина, 1969). На каждой из вдольбереговых станций пробы отбирали с искусственного (в корневой части волнорезов) и с естественного субстрата прилегающей акватории на одном и том же расстоянии от поверхности воды (0,2 м). Станция 1 приурочена к зоне порта, где находится устье реки, наблюдается за-

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.



Рис. 1. Схема расположения станций исследования, 1 – 9 – номера станций
 Fig. 1. Location of the investigated stations, 1 – 9 – station numbers

илие песка и поверхности камней, ощущается запах сероводорода. Покрытие водорослями естественного субстрата составляет 20 %. Станции 2 и 3 находятся в зоне размещения береговых развлекательных комплексов. Водоросли поселяются на крупных валунах, количество которых ниже, чем на предыдущей станции. На станции 3 условия обитания водорослей осложнены постоянным взмучиванием песка, который оседает на растениях. Заросли представлены изреженными пятнами *Cystoseira crinita* (Desf.) Vory. Общее покрытие дна в зоне исследований – 40 %. Станции 4 и 5 характеризуются отсутствием аттракционов, наличием прозрачной воды, чередованием участков с песком, камнями и галькой. Водоросли формируют редкие пятна с преобладанием цистозир. Покрытие дна – 20 – 30 %. Станции 6 и 7 приурочены к пляжу базы отдыха «Ай-Петри», где условия обитания водорослей такие же, как на двух предыдущих станциях. Станции 8 и 9 соответственно располагаются в районе пляжей посёлков Береговое и Приморский. Волнорезы имеются на каждой станции, за исключением станции 8.

Идентификацию водорослей проводили по определителю (Зинова, 1967) с учётом последних номенклатурных изменений (Algae of Ukraine... 2006). Для описания экологического состава фитоценозов учитывали такие показатели, как сапробность, встречаемость в Чёрном море, сроки вегетации и галобность (Калугина-Гутник, 1975). Для сравнительной характеристики флористического состава альгоценозов применяли коэффициент общности видов Жаккара (K_j), рассчитывали коэффициент встречаемости (Дажо, 1975). Для оценки структуры фитоценозов применяли индекс видового разнообразия Шеннона (H), вычисленный по биомассе популяций, составляющих сообщество (Wilhm, 1968). По шкале доминирования, а также по индивидуальной фитомассе и с учётом встречаемости видов (индекс доминирования ID) выявляли группы доминантов и содоминантов (Розенберг, 2005). Данные по видовому составу применяли для расчёта коэффициента Фельдмана и индекса Чени (Калугина-Гутник, 1975; Cheney, 1977), позволяющие опосредованно оценить принадлежность флоры залива к той или иной географической зоне и степень эвтрофирования водоёма.

Для выявления вариабельности отдельных характеристик сообщества вычисляли коэффициент вариации (C_v) и с учётом его величин определяли степень изменчивости по шкале Г.Н.Зайцева, а для выяснения силы связи между двумя сопряжёнными признаками применяли коэффициент корреляции (Зайцев, 1990).

Результаты и обсуждение. В прибрежье залива нет сплошного каменисто-скалистого пояса. Грунты большей частью мягкие, илисто-песчаные, и только у самого берега встречаются отдельные камни или выходы коренных пород. Феодосийский залив является открытым, однако это не мешает накоплению в воде большого количества растворённых органических веществ. В заливе средняя годовая солёность поверхностного слоя воды у берега равна 17,72‰, максимальная отмечена в сентябре – октябре, минимальная – в июне. По литературным данным в донных отложениях Феодосийского залива присутствуют нефтяные углеводороды и тяжёлые металлы, создающие угрозу вторичного загрязнения воды. В современный период процесс накопления тяжёлых металлов в донных осадках залива отличается высокой интенсивностью (Губанов и др., 2008, 2010).

Общая характеристика эколого-таксономического состава макроальгоценозов рекреационной зоны залива. Летом на глубине 0,2 м в сообществах обрастания твёрдых субстратов пляжей г. Феодосия развиваются макроводоросли 47 видов, принадлежащих к 27 родам, 19 семействам и 15 порядкам. Между отделами идентифицированные виды распределяются следующим образом: 18 видами представлены отделы Chlorophyta (Ch) и Rhodophyta (Rh) каждый и 11 – Phaeophyta (Ph). Phylum Chlorophyta: *Enteromorpha intestinalis* (L.) Nees, *E. flexuosa* (Wulf.) J. Agardh, *E. linza* (L.) J. Agardh, *E. torta* (Mert.) Reunb., *E. ahneriana* Bliding, *Ulva rigida* C. Agardh, *Chaetomorpha aërea* (Dillw.) Kütz., *Ch. linum* (O.F. Muller) Kütz., *Cladophora vadorum* (Aresch.) Kütz., *C. albida* (Nees) Kütz., *C. laetevirens* (Dillw.) Kütz., *C. sericea* (Huds.) Kütz., *C. liniformis* Kütz., *Cladophoropsis membranacea* (Hofm. Bang ex C. Ag.) Bórg., *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Agardh, *B. corymbosa* J. Agardh, *B. hypnoides* J. V. Lamour, *Spongomorpha arcta* (Dillw.) Kütz.; Phylum Phaeophyta: *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux, *Stilophora rhizodes* (Turn.) J. Agardh, *Corynophlaea umbellata* (C. Ag.) Kütz., *Dilophus fasciola* (Roth) Howe, *Punctaria latifolia* Greville., *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory, *C. barbata* C. Agardh, *Erythrotrichia carnea* (Dillw.) J. Agardh, *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngbye, *Feldmannia caespitula* (J. Ag.) Knoepfller-Péguy. Phylum Rhodophyta: *Callithamnion corymbosum* (J.E. Sm.) Lyngbye, *Gelidium crinale* (Harex ex Turner) Gaillon, *G. latifolium* (Grev.) Born. et Thur., *Corallina mediterranea* Aresch., *Lithothamnion lenormandii* (Aresch.) Foslie, *Ceramium secundatum* (Lyngbye) C. Agardh, *C. rubrum* J. Agardh, *C. diaphanum* (Lightf.) Roth, *C. ciliatum* (J. Ellis) Ducluzeau, *C. deslongchampii* Chauvin ex Duby, *Polysiphonia denudata* (Dillw.) Grev. ex Harv., *P. opaca* (C. Ag.) Moris et De Not., *P. elongata* (Hudson) Sprengel, *P. subulifera* (C. Ag.) Harv., *Cladostephus spongiosus* (Huds.) C. Agardh, *Laurencia coronopus* J. Agardh, *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh, *Kylinia virgatula* (Harv.) Papenfus, *Lomentaria clavellosa* (Turner) Gaillon.

В круглогодичной флоре залива начала 1980-х годов (Калугина-Гутник, Костенко, 1981) доля перечисленных таксонов превышает 50%. Это свидетельствует о сохранности высокого уровня таксономического разнообразия в летний сезон начала XX века. По сравнению с альгоценозами твёрдых субстратов в 80-х годах прошлого столетия доля Rh и Ch в общем составе ниже, но неизменна у Ph. В целом, если ранее Ch и Ph были представлены примерно равным числом видов, а Rh господствовал (Костенко и др., 2004), то к настоящему времени лидирующие позиции заняты не только Rh, но и Ch. По видовому составу водорослей прибрежья залив относится к районам со средней степенью эвтрофирования

(индекс Чени равен 3,3), что совпадает с выводами, сделанными ещё в прошлом столетии (Костенко, 1990), а рассчитанное значение коэффициента Фельдмана (1,6) позволяет считать флору залива, близкой к субтропической.

На основе данных о таксономическом разнообразии макроводорослей побережья Феодосийского залива (табл. 1) можно рассчитать количественное соотношение таксонов у разных отделов. Так, у Ch оно представлено следующим образом: 1 порядок: 1 семейство: 2 рода: 4 вида. Каждый порядок отдела включает по одному семейству, в числе которых разнообразием родов выделяется Cladophoraceae. Среди родов первое место по видовой насыщенности занимают *Enteromorpha* и *Cladophora*. У Ph такое соотношение таксонов выглядит, как 1: 1: 2: 2. Большинство порядков этого отдела включают по 2 семейства, часть которых состоит из двух родов. Последние, за исключением *Cystoseira*, – моновидовые. Для Ph характерно превосходство над другими отделами по общему числу семейств (42%). Rh отличается незначительным преимуществом по разнообразию порядков, родов и видов. У этого отдела наиболее богато представлены Ceramiales, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, *Ceramium*, *Polysiphonia*. Пропорция таксонов у Rh имеет вид: 1: 1: 2: 3. Следовательно, все отделы объединены сходством только пропорций надвидовых таксонов.

Табл. 1. Таксономическое разнообразие макроводорослей побережья Феодосийского залива
Table 1. Taxonomic variety of macroalgae in coastal zone of Feodosiya bay

Порядок	Семейство	Род	Число видов
Chlorophyta			
Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva</i> L.	1
		<i>Enteromorpha</i> Link	5
Cladophorales	Cladophoraceae Wille	<i>Chaetomorpha</i> Kütz.	2
		<i>Cladophora</i> Kütz.	5
		<i>Cladophoropsis</i> Bórg.	1
Bryopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis</i> Lamour.	3
Ulotrichales	Ulotrichaceae.	<i>Spongomorpha</i> Kütz.	1
Phaeophyta			
Sphacelariales	Cladostephaceae	<i>Cladostephus</i> C. Ag.	1
	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria</i> Lyngb.	1
Fucales	Cystoseiraceae	<i>Cystoseira</i> C. Ag.	2
Ectocarpales	Ectocarpaceae	<i>Ectocarpus</i> Lyngb.	1
		<i>Feldmannia</i> Hamel.	1
Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dilophus</i> J. Ag.	1
		<i>Dictyota</i> Lamour.	1
	Punctariaceae	<i>Punctaria</i> Grev.	1
Chordariales	Corynophlaeaceae	<i>Corynophlaea</i> Kütz.	1
	Spermatochneaceae	<i>Stilophora</i> J. Ag.	1
Rhodophyta			
Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium</i> Lamour.	2
Cryptonemiales	Corallinaceae	<i>Lithothamnion</i> Phil.	1
		<i>Corallina</i> L.	1
Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Lomentaria</i> Lyngb.	1
Ceramiales	Ceramiaceae	<i>Callithamnion</i> Lyngb.	1
		<i>Ceramium</i> Roth	5
	Rhodomelaceae	<i>Polysiphonia</i> Grev.	4
		<i>Laurencia</i> J. V. Lamour.	1
Goniotrichales	Erythrotrichia	<i>Erythrotrichia</i> Aresch.	1
Nemalionales	Acrochaetiaceae	<i>Kylinia</i> Rosenv.	1

В составе обрастания обследованной части волнорезов обнаружены 38 видов макроводорослей (79 % общего числа идентифицированных видов) 23 родов (85 %), 17 семейств (89 %) и 14 порядков (93 %) (табл. 2)

Табл. 2. Таксономическая структура МФП и МФБ Феодосийского залива
Table 2. Taxonomic structure of MPP and MPB of Feodosiya bay

Отдел	Число таксонов			
	Порядок	Семейство	Род	Вид
Ch	4/4*	4/4	7/6	17/13
Ph	4/5	6/7	6/8	7/9
Rh	6/6	7/7	10/9	14/15
Всего	14/15	17/18	23/23	38/37

* – В числителе – МФП, знаменателе – МФБ

Таксономический анализ показал, что в МФП по числу видов преобладают *Enteromorpha*, *Ceramium*, *Cladophora*, Cladophoraceae, Ulvaceae, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, Ulvales, Cladophorales, Ceramiales. Перечисленные таксоны в отдельности объединяют по 50% и более общего числа видов МФП залива, при этом среди них нет представителей Ph. Числом родов выделяются Cladophoraceae, Rhodomelaceae, Ulvaceae, Corallinaceae, Cladophorales, Ulvales, Sphacelariales, Dictyotales, Cryptonemiales. Доля родов, объединённых этими порядками, выше, чем семействами (65% против 40% общего числа родов в МФП). Среди порядков наибольшим числом семейств отличаются Sphacelariales, Dictyotales (из Ph) и Ceramiales (из Rh).

Таксономический состав МФБ по числу таксонов и их соотношению мало отличается от такового МФП (см. табл. 2). Некоторое различие проявляется, в частности, в распределении видов по отделам. Так, в бентосе число видов Ch ниже, тогда как у Ph и Rh этот показатель выше. Виды Rh и Ch представлены примерно равной долей, поэтому в бентосе второй отдел утрачивает роль абсолютного лидера, характерного для перифитона. Иной характер имеет и соотношение отделов по числу видов (1Ch: 1Ph: 2Rh в МФБ, 2Ch: 1Ph: 2Rh в МФП). Сходство надвидовых таксонов велико, особенно у порядков (93%) и семейств (84%). У видов оно охватывает 60% их общего числа. Все отделы МФБ, подобно МФП, объединены аналогичностью пропорций порядков и семейств, а Ch и Ph – ещё и родов.

В структуре обоих альгоценозов преобладают одни и те же надвидовые таксоны, которые, за исключением семейств, объединяют примерно одинаковое количество видов. Число видов в пределах семейств в МФБ на 11% выше, чем в МФП. По числу родов среди семейств МФБ выделяются не только те же, что и в МФП, но и включая ещё Ectocarpaceae и Ceramiaceae. В МФБ шире перечень базовых семейств, наблюдается несовпадение с МФП ранга одноимённых таксонов. По сравнению с МФП в МФБ разнообразнее список порядков, занимающих первые ранговые места, за счёт присоединения к ним Chordariales, Ectocarpales и это несмотря на выпадение Sphacelariales. По числу семейств на первую позицию выдвигаются Dictyotales, Ceramiales, а место Sphacelariales занято Chordariales. При этом ранг и доля семейств, входящих в эти порядки, не меняются. В целом, флористическая структура МФП и МФБ исследованной части акватории Феодосийского залива проявляет выраженное сходство.

Анализ встречаемости разных видов макроводорослей на станциях с учётом типа субстрата показал, что число видов водорослей, обладающих максимально высокой встречаемостью на одном из исследованных типов субстрата,

невелико и они относятся исключительно к Rh и Ch. Группа видов, поселяющихся как на естественном, так и на искусственном субстратах, многочисленнее в несколько раз. В её состав входят представители трёх отделов, причем Rh и Ch в МФП и МФБ преобладают примерно в равной степени (15 видов Ch и 11 – у Rh). Виды, предпочитающие для поселения искусственный субстрат, составляют пятую часть состава и в большинстве своём относятся к Rh и Ch. На естественном субстрате обитает такое же число видов, но они по-иному распределяются между отделами. Среди них равновелико господствуют Rh и Ph.

В целом, самая высокая встречаемость характерна для *E. intestinalis*, *E. linza*, *U. rigida*, *C. corymbosum*, *C. secundatum* и *C. diaphanum*. Самый низкий уровень показателя у всех представителей Ph.

Пространственная динамика эколого-таксономического состава и фитомассы МФП и МФБ исследованной зоны залива. Видовая структура альгоценозов подвержена пространственной изменчивости, причём сообщества МФП и МФБ в этом отношении проявляют как сходство друг с другом, так и отличие. Общее число видов МФП на вдольбереговых станциях (волнорезах) существенно варьирует: от 6 на станции 7 до 26 на станции 9, составляя в среднем 14 ± 4 (рис. 2). Величина коэффициента вариации данного показателя (41%) свидетельствует о проявлении «верхней» нормы изменчивости по шкале Г.Н.Зайцева.

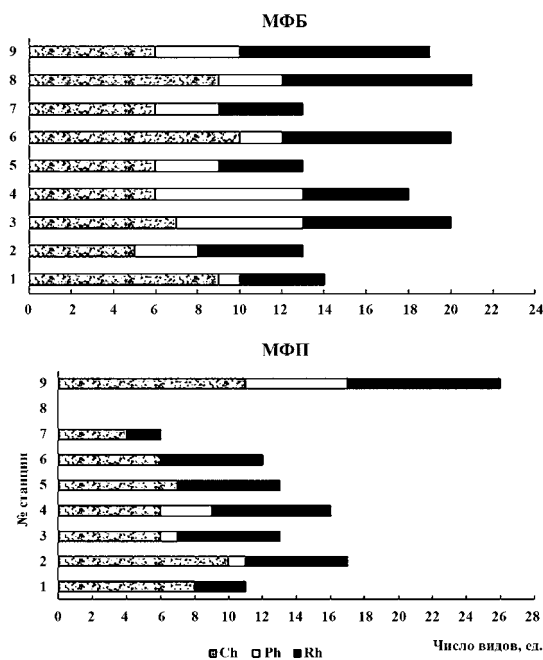


Рис. 2. Пространственная динамика видового состава макроводорослей побережья Феодосийского залива

Fig. 2. Spatial dynamics of the structure of macroalgae species in coastal zone of Feodosiya bay

Общее число видов Ch изменяется от 4 (станция 7) до 11 (станция 9), достигая в среднем 7 ± 2 . Вариабельность этого показателя и общего числа видов совпадает. Зелёные водоросли в составе МФП встречаются на всех станциях, количественно превосходят другие отделы и только на станциях 3 и 6 их разнообразие соответствует таковому у Rh. Доля видов Ch в составе МФП колеблется от 37 до 73% с максимумом на станции 1, примыкающей к порту. Виды Ph, в от-

личие от Ch, встречаются лишь на половине станций в количестве 1 (станции 2, 3) – 6 (станция 9) видов. Лимиты вариации доли этих видов по станциям ниже, чем у других отделов (6 – 23%). Своего максимума она достигает на открытом участке побережья залива в районе пос. Приморский. Число видов Rh, входящих в состав МФП, – непостоянный признак, о чём свидетельствует высокое значение коэффициента вариации. Размах пространственных изменений числа видов Rh и Ch почти совпадает, оба отдела проявляют одинаковый уровень встречаемости на станциях. Доля видов Rh изменяется от 27 до 50%. На первых шести станциях по мере удаления от зоны порта вклад этих видов в общую структуру МФП возрастает, а с приближением к открытой части залива снижается почти до уровня, зарегистрированного на припортовой станции. Среднее для вдольбереговых станций число видов Rh выше, чем у Rh, и ниже, чем у Ch. В итоге доля видов Ch в МФП особенно велика на припортовой станции, Rh – на открытых участках прибрежной акватории, а Rh – в промежутке между ними.

Число видов в составе МФБ исследованной части Феодосийского залива, по сравнению с МФП, изменяется вдоль берега в меньшей степени и в колебательном режиме. Большое число видов обнаружено сразу на нескольких станциях (ст. 3, 6, 8, 9). Среднее для станции число видов МФБ немногим больше, чем в МФП (17 ± 3), однако коэффициент C_v ниже в половину, и это – свидетельство меньшей подверженности анализируемого показателя фитобентоса пространственным изменениям. Виды Ch в составе МФБ встречаются на всех станциях, а их количество варьирует примерно в тех же пределах, что и в МФП. Особенно много таких видов на станциях 1, 6 и 8, что территориально не совпадает с зоной максимума их числа в перифитоне. Средний для станции уровень показателя у Ch такой же, как в МФП, сама же его варибельность хоть и ниже, но остается в рамках «нормы». Rh МФБ отличается от МФП 100%-ной встречаемостью, но с сохранением лимитов и размаха пространственной варибельности числа их видов. Среднее число видов данного отдела в МФБ выше, а степень варибельности самого показателя ниже, чем на искусственном субстрате. Тем не менее, видовая структура бурых водорослей в МФБ пространственно более варибельна, чем у других отделов. На первых четырёх станциях по мере отдаления от зоны действия порта видовое разнообразие Rh увеличивается, однако в дальнейшем оно снижается, что уже отмечено у Rh МФП. Подобно Ch зона максимума видового разнообразия бурых водорослей в МФБ и МФП не совпадает. Число видов Rh МФБ, как и у Rh, пространственно изменяется при тех же лимитах и размахе, что и в МФП. Максимум показателя приходится на открытые участки исследованного побережья залива. Среднее число видов Rh чуть выше, чем у таких же водорослей в МФП, но с сохранением соотношения с этим же показателем у Ch и Rh. Степень пространственной изменчивости числа видов Rh в составе МФБ и МФП совпадает. Следовательно, кроме Rh, общее видовое разнообразие каждого отдела и среднестанционное число видов особенно велики на участках, наиболее отдалённых от порта.

В целом показано, что зоны максимума видового разнообразия у Ch и Rh в МФБ и МФП совпадают, чего нельзя сказать о Rh. Среднестанционное число видов, степень его пространственной изменчивости в обоих альгоценозах совпадают только у Ch, тогда как первый показатель у двух других отделов в МФБ всегда выше. Видовой состав Rh МФБ, по сравнению с таковым в МФП, характеризуется меньшей подверженностью пространственным вариациям. Данные корреляционного анализа свидетельствуют о наличии средней по величине прямой связи изменений числа видов на обоих субстратах вдольбереговых станций ($r = 0,5$).

Высокое значение коэффициента видового сходства МФП и МФБ ($K_j = 69\%$) говорит о единстве происхождения альгоценозов на твёрдых субстратах в одной и той же акватории, отсутствии принципиальной важности для водорослей их качества (кроме твёрдости) и о наличии таких уровней факторов окружающей среды, которые обеспечивают функционирование единого комплекса взаимосвязанных видов в сообществах. Вместе с тем существование трети несхожих видов можно расценить как объективное свидетельство наличия специфичности анализируемых альгоценозов. Значение коэффициента K_j отдельно для МФБ и особенно МФП вдольбереговых станций не достигает 50%, что указывает на зависимость их видового состава от гетерогенности некоторых факторов среды обитания вдоль береговой линии залива. Пары станций, где видовые комплексы проявляют наибольшее сходство в пределах каждого типа альгоценозов, не совпадают. Сходство видов МФП и МФБ на одной и той же станции варьирует от 27 (станция 7) до 47% (станция 1) и в среднем составляет 38%. Больше всего одинаковых видов у МФП и МФБ на станциях 1, 3, 6 и 9.

Экологический анализ летней альгофлоры исследованных твёрдых субстратов Феодосийского залива показал, что идентифицированные виды водорослей распределяются между 11 группами по отношению к солёности, сапробности, в зависимости от встречаемости и продолжительности жизни в Чёрном море (рис. 3.).

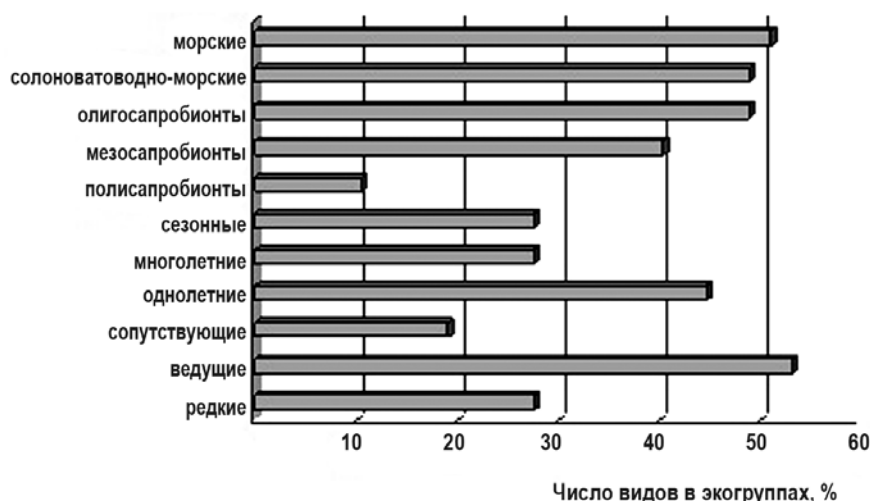


Рис. 3. Общий экологический состав макроводорослей прибрежья Феодосийского залива
Fig. 3. General ecological composition of macroalgae in coastal zone of Feodosiya bay

Прибрежная альгофлора залива лишена представителей пресноводно-солоноватоводной и солоноватоводной групп. Среди имеющихся групп, базовых по числу видов, преобладают ведущая, однолетняя, олигосапробная и морская. Вклад таких групп в общую структуру составляет 45 – 54%. Особенностью экоспектра макроводорослей исследованной части залива является примерно равное развитие многолетних и сезонных видов, а также незначительность доли сопутствующих (около 20%) и особенно полисапробных (менее 10%) водорослей.

В отдельности МФП и МФБ включают все выше перечисленные группы, но их взаимное отличие проявляется в характере распределения видов между ними. В МФП преобладают ведущие, однолетние, сезонные, олигосапробные и соло-

новатоводно-морские виды, при этом на каждую группу в общем составе приходится свыше 50 %. Редкие, поли- и мезосапробные виды составляют 20 % и менее. В МФБ основные позиции занимают ведущие, однолетние, олигосапробные, солонатоводно-морские (сходство с МФП) и морские (отличие от МФП) виды. Перечисленные базовые галобные группы, в отличие от МФП, получают приблизительно равное развитие, что подтверждает ранее высказанный вывод о том, что флора залива в основном морская и солонатоводно-морская (Калугина-Гутник, Костенко, 1981). Кстати, в экоспектре МФБ прилегающей акватории также более высокая доля большинства базовых групп и более низкая – у однолетников, сезонных и полисапробных видов. Примерно одинаковым вкладом в структуру обоих альгоценозов отличаются такие группы, как сопутствующая и морская. В МФБ заметно больше редких видов и меньше полисапробионтов. По сравнению с началом 1980-х годов в прибрежье залива представительство полисапробных видов остаётся на том же уровне, а доля мезосапробионтов снижена вдвое.

В целом, экологические спектры двух типов альгоценозов проявляют большое сходство. Различие касается их галобной части и доли участия отдельных групп в общем составе.

Для каждого отдела водорослей и с учетом принадлежности их к одному из типов обрастания характерен свой экологический состав. Так, среди Ch всей донной растительности прибрежья залива и только в МФП на вдольбереговых станциях преобладают виды такой группы встречаемости, как редкая, а ведущая и сопутствующая группы представлены в равной степени. Для видового комплекса Ch МФБ характерно отсутствие лидирующей группы встречаемости. Независимо от принадлежности к одному из типов сообщества среди Ch всегда господствуют однолетники. Среди сапробных групп в общем составе Ch и отдельно в МФБ наибольшее развитие получают мезосапробионты, а в МФП – олигосапробионты. В каждом случае другие две сапробные группы отличаются более низким числом видов. Галобная часть экоспектра Ch представлена двумя группами, среди которых преобладает солонатоводно-морская.

Rh на вдольбереговых станциях в основном включает виды ведущей группы. Среди бурых водорослей отсутствует однолетняя группа видов, многолетников данного отдела много в МФП, а сезонников – в МФБ и общем составе прибрежной растительности залива. Сапробная часть спектра Rh, в отличие от Ch, сложена только мезо- и доминирующими олигосапробионтами. Доля последних в МФП и в МФБ близка к 90 %, что почти наполовину выше, чем у Ch. Подобно Ch, виды Rh относятся к солонатоводно-морской и господствующей морской группам. Следовательно, экоспектры видов Ch и Rh летом имеют разный перечень базовых групп, неодинаковую степень полночленности их сапробной части и групп разной продолжительности вегетации.

Экологический спектр Rh в какой-то степени совмещает особенности спектров выше описанных отделов. Подобно Rh, среди красных водорослей прибрежного бентоса и перифитона исследованной части залива преобладают ведущие, морские виды и отсутствуют полисапробные. Особенностью спектра Rh является отсутствие лидера среди сапробных групп и групп с разной продолжительностью вегетации. Для Rh характерна незначительность вклада видов редкой, сопутствующей, сезонной групп и его весомость у олигосапробных и морских видов. Но и в данном случае МФБ и МФП проявляют сходство, выражающееся в константности состава таких групп, как ведущая, сопутствующая, однолетняя и солонатоводно-морская. Представители всех 11 экогрупп имеют 100%-ную встречаемость только в составе МФБ вдольбереговых станций.

Анализ изменений видового состава экогрупп МФП на вдольбереговых волнорезах показал, что для него характерны такие типы пространственной варируемости, как «верхненормальный», «значительный» и «большой» с четко очерченной зоной максимума в районе пос. Приморский. У большинства групп минимум видового разнообразия приходится на станцию № 7. По сравнению с МФП видовая структура экогрупп МФБ проявляет меньшую зависимость от местоположения станций вдоль берега.

Фитомасса МФП на вдольбереговых станциях колеблется от 833 (станция 1) до 5064 г·м⁻² (станция 9), достигая в среднем 1900 ± 1000 г·м⁻². На первых трех станциях уровень показателя одинаково низкий, на последующих двух станциях он выше в 2 и 3 раза. В остальных случаях фитомасса незначительна по объему. Максимум анализируемого показателя МФП приходится на прибрежные участки с невыраженной антропогенной нагрузкой, минимум – на припортовую зону. Степень пространственной изменчивости общей фитомассы МФП по шкале Г.Н.Зайцева характеризуется как «большая».

Фитомасса всех видов Ch в МФП вдоль берега изменяется от 819 (станция 1) до 1455 (станция 6) г·м⁻², достигая в среднем 927 ± 161 г·м⁻². Варируемость данного показателя у зелёных водорослей МФП находится в пределах «верхней» нормы. Водоросли этого отдела доминируют на большинстве станций, где на них приходится 87 – 98 % фитомассы альгоценоза. Относительная фитомасса видов Ch особенно велика в зоне порта и местах размещения береговых развлекательных комплексов. Основное участие в формировании фитомассы альгоценоза принимают мезосапробные *E. linza* и *U. rigida*.

Изменения суммарной фитомассы перифитонных видов Ph происходят в очень широком диапазоне (0,16 – 2012 г·м⁻²) (рис. 4), чему соответствует высокое значение коэффициента C_v (129%). На долю таких видов приходится от 0,02 до 49,5 % общей фитомассы с максимумом на станции 4, где им принадлежит роль лидера сообщества. Средняя для станций фитомасса видов Ph на 20 % ниже, чем у Ch. По вкладу в общую фитомассу выделяются такие морские, многолетние, олигосапробные виды, как *C. barbata* и *C. crinita*.

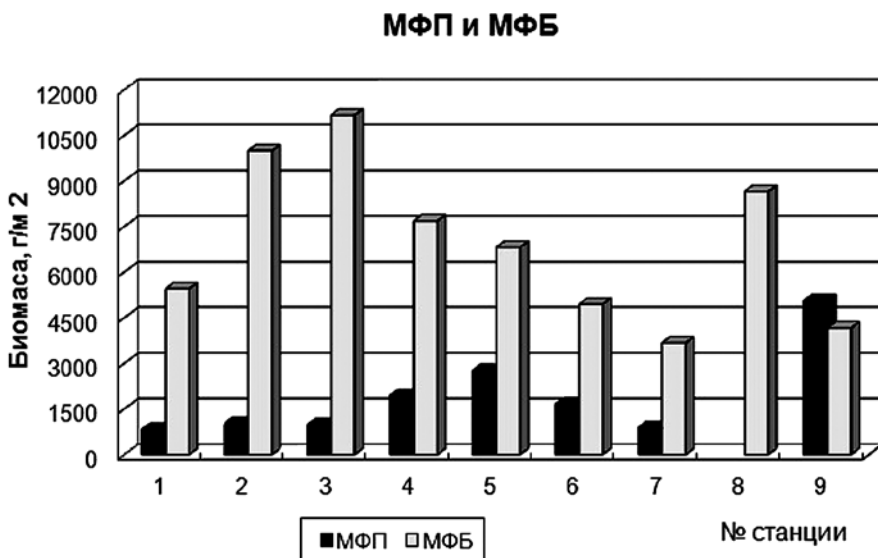


Рис. 4. Фитомасса альгоценозов твёрдых субстратов побережья Феодосийского залива
 Fig. 4. Phytomass of algalenoses from hard substrates in coastal zone of Feodosiya

На долю Rh приходится от 2 до 70 % общей фитомассы МФП. Высокое развитие водоросли отдела получают на станциях 5 и 9, менее подверженных антропогенной нагрузке. Пространственная изменчивость фитомассы видов Rh, как у Ph, является «аномально» высокой. Основными продуцентами среди красных водорослей выступают *L. lenormandii* и *C. secundatum*.

Подытоживая вышесказанное, можно утверждать, что виды Ch играют существенную роль в процессе формирования фитомассы МФП на экологически неблагоприятных участках, тогда как в противоположных условиях возрастает значение видов Rh.

Для МФБ прилегающей к волнорезам акватории характерны более высокие лимиты, размах (примерно вдвое) и среднее значение (почти в 4 раза) общей фитомассы, чем у МФП. Тем не менее степень пространственных изменений анализируемого показателя у обоих ценозов одинаковая («верхняя» норма). Выявлено несовпадение зон максимумов и минимумов общей фитомассы МФБ и МФП. При этом между изменениями показателя у двух альгоценозов существует средняя по силе ($r = -0,4$) и, в отличие от числа видов, обратная связь. У Ch МФБ степень вариаций показателя можно охарактеризовать как «очень большая», у Rh и особенно у Ph эти изменения происходят не так интенсивно, как в перифитоне.

Оба сообщества отличаются таксономической принадлежностью лидеров-продуцентов: вместо видов Ch в МФБ так функционируют виды Ph. Кроме того, в МФБ доля фитомассы Ch и Ph соответственно ниже и выше, чем в МФП. Абсолютная фитомасса видов этих отделов в несколько раз выше, чем в МФП, у Rh такое превышение составляет лишь 20 %. В МФБ основная часть фитомассы Ch сформирована за счет *U. rigida*, Ph – *C. barbata*, Rh – *C. secundatum* и *C. diaphanum*. Среди названных видов позицию лидера сообщества занимает *C. barbata*. В МФП вид-доминант выделить трудно, поскольку наиболее существенная фитомасса присуща сразу нескольким видам (*U. rigida*, оба вида цистоциры). Содоминантами на станциях выступают четыре вида Ch: *E. linza*, *E. intestinalis*, *U. rigida* и *Cladophoropsis membranacea*. Учитывая вышесказанное, среди доминантов МФП только три вида являются облигатными (оба вида цистоциры и *L. lenormandii*). В МФБ список доминирующих компонентов сокращен до *C. barbata* и *E. intestinalis*, поэтому коэффициент их видового сходства у обоих альгоценозов составляет лишь 17 %. Качественное тождество видов группы содоминантов МФБ и МФП выше, но и оно касается лишь трети видов. Для этой группы водорослей характерно несовпадение видовых пропорций отделов.

Результаты оценки роли видов каждого типа альгоценозов залива по пятибалльной шкале доминирования по фитомассе (% общей биомассы), представленные в табл. 3, убедительно свидетельствуют о превалировании в МФБ и МФП категории малозначимых видов, – соответственно 62 и 72 % общего состава в каждом альгоценозе. Совпадающим для МФП и МФБ является малый вклад второстепенных видов (18 и 16 %). Отличие альгоценозов проявляется в отсутствии среди перифитонных видов таких категорий, как доминант, абсолютный доминант и присутствие их в МФБ. К доминантам относится *U. rigida*, к абсолютным доминантам – *C. barbata*.

Для повышения объективности оценки степени доминирования иногда полезно учитывать уровень встречаемости видов и их биомассу. В таком случае к доминантам МФП следует причислить не только *U. rigida*, но и *E. linza* и *E. intestinalis*, у которых ID составляет 37 – 42. В МФБ к этой категории относятся эти же виды энтероморфы, а также *C. barbata* и *C. diaphanum* (ID = 43 – 76).

Табл. 3. Доминантный состав макроводорослей побережья Феодосийского залива
Table 3. Dominant composition of macroalgae in coastal zone of Feodosiya bay

Границы фитомассы, %	Степень доминирования	МФП	МФБ
		число видов, ед. / %	
0 – 1	малозначимый	21/62	23/72
1 – 6	второстепенный	6/18	5/16
6 – 22	субдоминант	7/20 <i>E. intestinalis</i> , <i>E. linza</i> , <i>U. rigida</i> , <i>C. barbata</i> , <i>C. crinita</i> , <i>L. lenormandii</i> , <i>C. secundatum</i>	2/6 <i>E. intestinalis</i> , <i>E. linza</i>
22 – 50	доминант	–	1/3 <i>U. rigida</i>
50 – 100	абсолютный доминант	–	1/3 <i>C. barbata</i>

Заключение. Летом в обрастании твёрдых субстратов рекреационной зоны Феодосийского залива развиваются макроводоросли 47 видов из 27 родов, 19 семейств, 15 порядков, 3 отделов. Высокая доля этих таксонов в фитобентосе залива 1980-х годов свидетельствует о сохранности существовавшего таксономического разнообразия в первую декаду текущего столетия.

Фитоперифитон волнорезов включает около 80% общего числа видов, среди которых преобладают Ch. Фитобентос прилегающей к ним акватории по числу и соотношению таксонов мало отличается от фитоперифитона. Видовой состав ценозов совпадает на 60%.

С учётом встречаемости постоянными обитателями твёрдых субстратов рекреации залива являются *E. intestinalis*, *E. linza*, *U. rigida*, *C. corymbosum*, *C. secundatum* и *C. diaphanum*.

Видовая структура исследованных альгоценозов пространственно изменчива, что в большей степени проявляется у фитоперифитона, а среди отделов – у Rh.

В летней альгофлоре побережья залива нет пресноводно-солонатоводных и солонатоводных видов, а базовыми являются ведущие, однолетние, олигосапробные и морские виды. Экоспектры двух типов альгоценозов проявляют большое сходство.

Видовой состав экогрупп перифитона вдоль берега меняется по типам «верхненормальный», «значительный» и «большой» с зоной максимума в районе пос. Приморский. Минимум видового разнообразия многих групп приходится на побережье базы отдыха «Ай-Петри». Состав экогрупп бентоса в меньшей степени зависит от местоположения станций.

Основными продуцентами в обрастании волнорезов являются *E. linza*, *U. rigida*, *C. barbata*, *C. crinita*, *L. lenormandii* и *C. secundatum*. Изменчивость фитомассы перифитона ниже, чем у его видового состава. В процессе формирования фитомассы перифитона на экологически неблагоприятных участках залива существенную роль играют виды Ch, в противоположных условиях возрастает значение видов Rh.

Фитомасса бентоса прилегающей акватории имеет более высокие лимиты, размах и среднее значение, однако степень пространственных изменений та же, что и у перифитона. Ключевыми бентосными продуцентами являются *C. barbata* и *E. intestinalis*. Зоны максимумов и минимумов фитомассы обоих сообществ территориально не совпадают.

В обрастании твёрдых субстратов залива преобладают малозначимые виды, слабо представлены второстепенные. В фитоперифитоне нет доминантов, характерных для фитобентоса залива.

Литература

Губанов В.И., Болтачёв А.Р., Копытов Ю.П. Состояние загрязнения донных отложений Феодосийского залива нефтяными углеводородами и тяжёлыми металлами // Экология моря. – 2008. – Вып. 75. – С. 89 – 73.

Губанов В.И., Копытов Ю.П., Бобко Н.И. Оценка состояния загрязнения донных осадков тяжёлыми металлами в прибрежных районах Крыма (Чёрное море) // Морск. экол. журн. – 2010. – 9, № 4, – С. 38 – 46.

Долотов В.В., Иванов В.А. Повышение рекреационного потенциала Украины: Кадастровая оценка пляжей Крыма / Морской гидрофизический институт НАН Украины. – Севастополь, 2007. – 194 с.

Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М: Наука, 1990. – 296 с.

Зинова А.Д. Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – М.–Л.: Наука. – 1967. – 397 с.

Дажо Р. Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975. – 245 с.

Калугина А.А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. – М.: Наука, 1969. – С. 105 – 113.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.

Калугина-Гутник А.А., Костенко Н.С. Донная растительность Феодосийского залива // Экология моря. – 1981. – Вып. 7. – С. 10 – 25.

Костенко Н.С. Сравнительная характеристика фитобентоса Феодосийского залива в 1974 и 1985 г. // Проблемы современной биологии. Тр. 18 науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ, Москва, 20 – 24 апреля 1987 г. – М.: МГУ, 1987. – Ч. I. – С. 13 – 17. Деп. в ВИНТИ 14.09.87. № 6652 – В 87.

Костенко Н.С. Сезонная и многолетняя динамика фитобентоса юго-восточной части крымского побережья Чёрного моря: автореф. дисс. кан. биол. наук. – Севастополь, 1990. – 24 с.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Алексеева С.П. Фитобентос юго-восточной части Крымского побережья Чёрного моря // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской биологической станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 66 – 84.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецкий А.А. и др. Донная растительность Феодосийского залива и её изменения с 1985 по 2005 гг. // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана / Тематический сб. научн. тр. – 2006. – Вып. 16. – С. 169 – 174.

Розенберг Г.С. Количественные методы экологии и гидробиологии / Сб. научн. трудов, посвященный памяти А.И. Баканова. – Тольятти: СамНИЦРАН, 2005. – 220 с.

Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. V. 1. Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, Rhodophyta / Ed. Petro M. Tsarenko, Solomon P. Wasser, Eviatar Nevo. – Ruggel: Gatner Verlag, 2006. – 716 p.

Cheney D.T. R + C/P – a new and improved ratio for comparing seaweed floras // J. Phycol. – 1977. – 13, № 2. – P. 12.

Wilhm I. Use of biomass units in shannons formula. // Ecology, 1968. – 49, №1. – P. 153 – 156.

Algocenoses of artificial and natural substrates in coastal zone of Feodosiya bay (Black Sea) I.K. Evstigneeva, I.N. Tankovskaya. The results of investigations of macrophytobenthos and macrophytoperifiton of Feodosiya bay in summer period are presented. 47 species belonging to three types of macroalgae were identified. The structure-production features of algocenoses of both vital forms were analysed and the tendencies of their spatial dynamics were revealed.

Key words: Macroalgae, Phytobenthos, Phytoperifiton, Ecological-Taxonomic Structure, Abundance, Phytomass, Similarity, Variability, Black Sea, Feodosiya bay.

Н.А. Мильчакова¹, канд. биол. наук, зав. лаб.
**СОСТОЯНИЕ МАКРОФИТОБЕНТОСА КАРАДАГСКОГО
ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ
ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ (КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

Приведены данные о современном состоянии макрофитобентоса особо охраняемых природных территорий (ООПТ), расположенных в Юго-Восточной части Крыма (Карадагский природный заповедник, региональный ландшафтный парк «Тихая бухта», памятник природы «Полуостров Меганом»). Описаны особенности пространственного распределения цистозировых фитоценозов, количественных показателей видов-доминантов и ценоэлементов, межгодовой динамики ценопопуляций некоторых макроводорослей, внесённых в Красную книгу РФ (2005), другие охраняемые списки для бассейна Чёрного моря (ККЧМ, 1999; Червона... 2009). Установлено, что максимальные продукционные показатели макрофитобентоса характерны для верхней сублиторальной зоны (глубина 0,5 – 1 м), тогда как на глубинах свыше 7 – 10 м донная растительность практически отсутствует. Обсуждаются проблемы охраны особо охраняемых морских акваторий, предложены научно обоснованные рекомендации по сохранению их биологического и ландшафтного разнообразия.

Ключевые слова: макрофитобентос, особо охраняемые природные территории и акватории, Юго-Восточный Крым, Чёрное море.

За последние десятилетия экосистема Чёрного моря претерпела существенные изменения, особенно в прибрежной зоне, где основным продукционным звеном являются сообщества макрофитобентоса. Среди экологических факторов, влияющих на трансформацию донных фитоценозов, большинство исследователей указывают эвтрофикацию, снижение прозрачности и освещённости, разрушение биотопов, увеличение рекреационной нагрузки и транспортных потоков, промысел гидробионтов (Болтачев, Мильчакова, 2004; Дикий, 2007; Загородняя и др., 2009; Костенко и др., 2005, 2006б; Мильчакова, 2001, 2003; Мильчакова и др., 2011; Zaitsev, Mamaev, 1997). В настоящее время элементы антропогенной сукцессии макрофитобентоса в бассейне Чёрного моря регистрируются почти повсеместно, в том числе у берегов Крыма, как в антропогенно нагруженных, так и заповедных акваториях (Костенко и др., 2005, 2006 а,б, 2007, 2008; Мильчакова, 2001, 2003, 2008, 2010; Мильчакова, Миронова, 1999; Мильчакова и др., 2008, 2011; Milchakova, 2011). При этом зафиксировано изменение видового разнообразия, структуры и продукционных показателей фитоценозов, снижение репродуктивного потенциала макрофитов и сокращение их ареалов, в том числе ключевых видов цистозир и филлофоры, которые имеют высокий охраняемый статус в Европе (Бухарестская конвенция, 1992; Habitats Directive 92/43/ЕЕС; Natura, 2000), внесены в Красную книгу РФ (2005), Красную книгу Чёрного моря (The Black Sea Red Data Book, 1999).

Выявленные негативные изменения биологической компоненты экосистемы Чёрного моря способствовали интенсификации исследований в области охраны окружающей природной среды, создания новых особо охраняемых территорий и акваторий для сохранения биологического и ландшафтного разнообразия,

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

это в полной мере относится и к Крымскому п-ову. Известно, что наибольшей соэкологической значимостью характеризуется прибрежная экосистема Юго-Восточного Крыма, где сосредоточено значительное количество охраняемых объектов разного статуса, категории и площади (Milchakova, 2011). Крупнейшим из них является Карадагский природный заповедник (КаПриЗ), отличающийся высоким биологическим и ландшафтным разнообразием. Сведения о флоре макрофитов заповедника, многолетней и межгодовой динамике фитобентоса достаточно полно обобщены (Дикий, 2007; Калугина-Гутник, 1975, 1976, 1984; Костенко и др., 2004, 2005, 2006а, б, 2007, 2008; Мильчакова, 2012; Мильчакова и др., 2008), тем не менее, данные о структуре и ценоэлементах ключевых донных фитоценозов, соотношении литофитов и эпифитов, роли видов-эдификаторов и состоянии популяций охраняемых видов (ККЧМ, 1999; ККРФ, 2005; Червона... 2009) мало численны. Это относится и к другим особо охраняемым природным территориям и акваториям Юго-Восточного Крыма, в том числе прилегающим к границам КаПриЗ. В условиях возрастающей антропогенной и рекреационной нагрузки на прибрежные экосистемы, изучение макрофитобентоса как основы первичной продукции и макрофитов как возобновляемого ресурса имеет научное и практическое значение для рационального природопользования приморских регионов Крыма (Мильчакова, 2001, 2003, Мильчакова и др., 2011).

Цель работы заключалась в оценке современного состояния макрофитобентоса КаПриЗ и прилегающих особо охраняемых природных акваторий, выявлении состава и структуры ключевых фитоценозов, особенностей их распределения по глубинам, в том числе продукционных показателей охраняемых видов. Результаты исследования имеют значение для выработки научно обоснованных рекомендаций по сохранению ключевых биотопов прибрежной экосистемы Крыма, улучшению качества среды и оптимизации сети заповедных объектов.

Материал и методы. Изучение макрофитобентоса проводили в охраняемых акваториях Юго-Восточного Крыма: Карадагский природный заповедник – у м. Биостанция, Кузьмичёва камня, в б. Пограничная и б. Сердоликовая (средняя часть); региональный ландшафтный парк (РЛП) «Тихая бухта» – у входных мысов Киик-Атлама и Лагерный, памятник природы (ПП) «Полуостров Меганом» – у м. Меганом и м. Толстый (табл. 1). Материалом послужили данные гидробиологических съёмов, выполненных в летний период 2006 и 2011 гг. в границах цистозирового (*Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata*) и цистозирово-филлофорового (*Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Phyllophora crispa*) фитоценозов, что позволило сопоставить данные из экологически сходных биотопов. Отбор проб проводили по стандартной фитоценологической методике (Калугина-Гутник, 1975) с применением легководолазного снаряжения на глубинах 0,5; 1; 3; 5 и 10 м, а также на границе фитали (13 – 15 м). Всего на 12 разрезах и 42 станциях собрано и обработано 164 количественные пробы макрофитобентоса, при их обработке учитывали общую биомассу фитоценозов, биомассу литофитов и эпифитов, видов цистозире (*Cystoseira barbata* С. Ag. и *C. crinita* (Desf.) Vory) и филлофоры (*Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon = *Ph. nervosa* (De Candolle) Greville), размерно-массовый состав ценопопуляций ключевых видов и охраняемых макроводорослей (КК РФ, 2005; ККЧМ, 1999; Червона... 2009). Для оценки состояния фитоценозов рассчитывали вклад литофитов и эпифитов в биомассу фитоценозов, а цистозире и филлофоры – в биомассу литофитов. Для цистозирового и цистозирово-филлофорового фитоценозов, видов цистозире и филлофоры, литофитов и эпифитов, а также охраняемых макроводорослей выявляли особенности распределения по глубинам в верхней (0,5 – 1 м), средней (3 – 5 м) и нижней сублиторальной зонах (5 – 15 м), а также

пространственного распространения. Видовая принадлежность макроводорослей указана в соответствии с современными номенклатурными изменениями (Milchakova, 2011).

Табл. 1. Данные о материалах по макрофитобентосу заповедных и прилегающих к ним акваторий юго-восточного Крыма (июль 2011 г.)

Район	Координаты	Диапазон глубин, м	Количество проб	Фитоценоз
Карадагский природный заповедник				
м. Биостанции	44° 54' 40" с.ш. 35° 12' 7" в.д.	0,5 – 5	16	Цистозировый, цистозирово-филлофоровый
Кузьмичёв камень	44° 54' 40" с.ш. 35° 12' 47" в.д.	0,5 – 10	20	Цистозировый, цистозирово-филлофоровый
б. Пограничная	44° 54' 55" с.ш. 35° 13' 48" в.д.	0,5 – 10	20	Цистозировый
б. Сердоликовая (средняя часть)	44° 55' 30" с.ш. 35° 14' 42" в.д.	0,5 – 10	20	Цистозировый
Региональный ландшафтный парк «Тихая бухта»				
м. Лагерный	44° 57' 46" с.ш. 35° 17' 44" в.д.	0,5 – 7	20	Цистозировый
м. Киик-Атлама	44° 57' 21" с.ш. 35° 21' 35,7" в.д.	0,5 – 7	20	Цистозировый
Памятник природы «Полуостров Меганом»				
м. Меганом	44° 47' 33" с.ш. 35° 05' 56" в.д.	0,5 – 15	24	Цистозировый, цистозирово-филлофоровый
м. Толстый	44° 49' 23" с.ш. 35° 7' 46" в.д.	0,5 – 13,8	24	Цистозировый, цистозирово-филлофоровый

Результаты. Особенности состава, структуры и распределения макрофитобентоса.

Карадагский природный заповедник (КаПриЗ). Донная растительность характеризуется доминированием цистозирового фитоценоза (*Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata*) в диапазоне глубин от 0,5 до 5 м, его видовой состав изменяется по глубинам и районам незначительно. Максимальное количество макрофитов обнаружено у Кузьмичёва камня (50 видов), их количество на других участках сходно и варьирует от 42 до 46. Соотношение представителей разных отделов также сопоставимо по районам, при этом вклад Rhodophyta более чем вдвое выше, чем Ochrophyta и Chlorophyta. Наибольшее разнообразие красных водорослей отмечено в фитоценозах б. Сердоликовая и у Кузьмичёва камня (57 и 56% общего количества видов соответственно), бурых и зелёных – у м. Биостанции и в б. Пограничная (22 – 26%). Высокая встречаемость родов, помимо слагающих фитоценоз, отмечена у *Ceramium*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Laurencia*, *Polysiphonia* и других.

Наибольшее фиторазнообразие зафиксировано вблизи нижней границы фитали на глубине от 5 до 8 м, где количество зелёных водорослей у Кузьмичёва камня, в б. Пограничная и б. Сердоликовая варьирует от 7 до 10 видов. Для этих участков значительно также видовое богатство бурых водорослей на глубинах 0,5 и 7,5 м, где встречается 10 и 9 видов соответственно. Красные водоросли преобладают в б. Сердоликовая и у Кузьмичёва камня на глубине от 3 до 10 м, здесь произрастает от 16 до 18 видов. В целом, вклад зелёных и красных водорослей в β-разнообразие фитоценозов повсеместно повышается с глубиной, у бурых водорослей незначительное увеличение обнаружено лишь у м. Биостанции и в б. Сердоликовая.

Сравнительный анализ структуры цистозировых фитоценозов выявил существенную вариабельность их количественных показателей (от 2002 до 9244 г·м⁻²) при наибольших значениях в верхней сублиторальной зоне на глубине от 0,5 до 1 м. В этой зоне максимум биомассы фитоценозов зафиксирован у м. Биостанции и в б. Пограничная (табл. 2). В средней сублиторальной зоне на глубине от 3 до 5 м биомасса фитоценоза снижается в 1,4 – 1,8 раза по сравнению с верхней сублиторалью, с выраженным варьированием у м. Биостанции и в б. Пограничной. Такие изменения не выявлены у Кузьмичёва камня и в б. Сердоликовая, где биомасса фитоценоза сопоставима по глубинам или незначительно повышается в диапазоне от 1 до 5 м. В нижней сублиторальной зоне (глубина 5 – 10 м) отмечена смена цистозирового фитоценоза на цистозирово-филлофоровый с биомассой от 112 до 169 г·м⁻² (табл. 2). Среднее значение биомассы фитоценоза изменяется от 2797 до 6739 г·м⁻², у м. Биостанции оно в 1,5 – 2,4 раза больше, чем на других участках (табл. 3).

Показательно, что нижняя граница произрастания макроводорослей на исследуемых участках акватории КаПриЗ в 2006 г. не превышала 7,5 – 8 м, а в 2011 г. зафиксирована на глубине 9 – 10 м. При этом на глубинах свыше 8 м в составе цистозирового и цистозирово-филлофорового фитоценозов помимо эдификаторов стали встречаться типичные виды глубоководные альгофлоры – *Zanardinia typus*, *Dictyota fasciola var. repens*, *Stilophora tenella*, *Laurencia obtusa*, *Osmundea pinnatifida*, которые несколько лет назад здесь практически отсутствовали.

Рассмотрим подробнее соотношение ценоэлементов в структуре цистозировых фитоценозов. Изменение биомассы литофитов сходно с таковым для фитоценоза в целом, наибольшие значения отмечены в верхней сублиторальной зоне у Кузьмичёва камня и в б. Сердоликовая, где на долю литофитов приходится 97 – 98% биомассы фитоценоза. В направлении к средней сублиторальной зоне биомасса литофитов снижается в 3 – 4,4 раза у м. Биостанции и в 2,3 – 4,5 раза в б. Пограничная. Уменьшение этого показателя менее выражено у Кузьмичёва камня, в б. Сердоликовая его значения в исследуемом диапазоне глубин постоянны (табл. 2). Независимо от участка вклад литофитов максимален в верхней сублиторальной зоне, где варьирует от 47,2 до 72,5%.

Табл. 2. Изменение биомассы (г·м⁻²) цистозировых фитоценозов, литофитов и эпифитов по глубинам в акватории КаПриЗ (июль 2011 г.)

Глубина, м	м. Биостанции		Кузьмичёв камень		б. Пограничная		б. Сердоликовая	
	Биомасса							
	фитоценоз	литофиты, эпифиты	фитоценоз	литофиты, эпифиты	фитоценоз	литофиты, эпифиты	фитоценоз	литофиты, эпифиты
0,5	9243,6	<u>8073,1/87,3*</u> 1170,5/12,7	4751,0	<u>4606,6/97,0</u> 144,4/3,0	2072,9	<u>1854,4/89,5</u> 218,5/10,5	4237,3	<u>4143,2/97,8</u> 94,1/2,2
1	8845,8	<u>7889,6/89,2</u> 956,2/10,8	2383,3	<u>2265,6/95,1</u> 117,7/4,9	8199,2	<u>6986,6/85,2</u> 1212,7/14,8	2499,1	<u>2193,7/87,8</u> 305,4/12,2
3	5104,0	<u>2655,1/52,0</u> 2448,9/48,0	2051,5	<u>1276,6/62,2</u> 774,8/37,8	4711,6	<u>3018,7/64,1</u> 1692,9/35,9	3455,5	<u>2316,9/67,0</u> 1138,6/33,0
5	3764,3	<u>1776,4/47,2</u> 1987,9/52,8	2002,0	<u>1450,6/72,5</u> 551,3/27,5	2659,8	<u>1553,3/58,4</u> 1106,5/41,6	3782,3	<u>2160,0/57,1</u> 1622,2/42,9
10	-	-	169,4	<u>163,1/96,3</u> 6,2/3,7	111,5	<u>102,2/91,7</u> 9,3/8,3	160,2	<u>92,7/57,9</u> 67,5/42,1

Примечание: * в числителе – биомасса литофитов, знаменателе – биомасса эпифитов, за чертой – их вклад (%) в биомассу фитоценоза, прочерк – отсутствие данных.

Табл. 3. Изменение средних значений биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) цистозирового фитоценоза, литофитов и эпифитов на глубине от 0,5 до 5 м в акватории КаПриЗ (июль 2011 г.)

Район	Средняя биомасса фитоценоза	Средняя биомасса литофитов	Средняя биомасса эпифитов
м. Биостанции	6739,4	5098,5/76,0*	1640,9/24,0
Кузьмичёв камень	2796,9	2399,8/85,8	397,0/14,2
б. Пограничная	4410,9	3353,2/76,0	1057,6/24,0
б. Сердоликовая	3493,5	2703,4/77,4	790,1/22,6

Примечание: * за чертой вклад в % средней биомассы фитоценоза.

В нижней сублиторальной зоне при смене цистозирового фитоценоза на цистозирово-филлофоровый и повышении α -разнообразия глубоководной альгофлоры вклад литофитов значительно возрастает по сравнению со средней сублиторалью. В б. Пограничная и у Кузьмичёва камня этот показатель увеличивается до 92 – 96% биомассы фитоценоза, но в б. Сердоликовая повышается незначительно (табл. 2). Значения средней биомассы литофитов существенно варьируют, у м. Биостанции они в 1,5 – 2 раза выше по сравнению с другими участками. Среднее значение вклада литофитов в биомассу фитоценозов (табл. 3) слабо колеблется (76 – 77%), достигая максимума у Кузьмичёва камня (86%).

О существенной трансформации или деградации донных фитоценозов, направлениях их сукцессии на конкретном участке или в регионе, можно судить по данным о динамике видов-доминантов, формирующих основу донной растительности, учитывая при этом сходство или различие экологических условий. Установлено, что вклад цистозире в биомассу фитоценоза максимален у Кузьмичёва камня и в б. Сердоликовая на глубине 0,5 м, а также у м. Биостанции на глубине 1 м, где достигает 95 – 97% (табл. 4). В направлении от верхней к средней сублиторальной зоне её доля в биомассе фитоценоза уменьшается вдвое в б. Сердоликовая, б. Пограничная и у м. Биостанции, а у Кузьмичёва камня – в 1,6 – 1,7 раза. Пока не ясны причины существенного снижения биомассы и доли цистозире в средней сублиторальной зоне (глубина от 3 до 5 м), где ранее находился её эколого-фитоценотический оптимум (Калугина-Гутник, 1975). Однако очевидно, что выявленные изменения свидетельствуют о трансформации цистозировых фитоценозов и антропогенной сукцессии донной растительности на разных участках акватории КаПриЗ.

Табл. 4. Изменение биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) видов *Cystoseira* и их вклада (%) в биомассу цистозировых фитоценозов и литофитов по глубинам в акватории КаПриЗ (июль 2011 г.)

Глубина, м	м. Биостанции	Кузьмичёв камень	б. Пограничная	б. Сердоликовая
0,5	8047,3/87,1*/99,7	4594,8/96,7/99,7	1806,1/87,1/97,4	4075,2/96,2/98,3
1	7421,8/95,2/94,1	2261,2/94,9/99,8	6906,6/84,2/98,8	2078,7/83,2/94,8
3	2560,5/50,2/96,4	1199,7/58,5/94,0	2442,4/51,8/80,9	1034,4/29,9/44,6
5	1687,0/44,8/96,7	1130,6/56,5/77,9	1303,9/49,0/83,9	1687,3/44,6/78,1
10	-	18,3/10,8/11,2	9,9/8,8/9,6	2,2/17,0/29,3

Примечание: * за чертой – вклад в % биомассы фитоценоза и биомассы литофитов.

Для выяснения причин и направлений негативных изменений мы впервые попытались проанализировать изменение вклада цистозире в биомассу литофитов по глубинам и районам. Обнаружено, что этот показатель существенно варьирует, его максимум (95 – 100%) выявлен повсеместно в верхней сублиторальной зоне, что объясняется высокой плотностью цистозире (табл. 4). Хотя в средней сублиторальной зоне биомасса цистозире снижается в 2 – 5 раз по

сравнению с мелководной зоной, но её доля в биомассе литофитов остаётся достаточно высокой (45 – 97%), с максимумом у м. Биостанции и минимумом в б. Сердоликовая.

Анализ структуры цистозировых фитоценозов, изменения их количественных показателей по глубинам, в том числе видов-эдификаторов, позволил выявить ряд особенностей развития сопутствующих видов-литофитов 2-го и 3-го ярусов и эпифитных синузий. Для всех участков заповедной акватории характерно обильное развитие эпифитов на обоих видах цистозире, их доля в биомассе фитоценоза существенно варьирует – от 2,2 до 52,8%. Вклад эпифитов наиболее высок у м. Биостанции на глубине 5 м, а минимален в б. Сердоликовая на глубине 0,5 м (табл. 2). Незначительное развитие эпифитов отмечено лишь в верхней сублиторальной зоне: у Кузьмичёва камня их вклад в биомассу фитоценоза не превышает 3 – 5%, в б. Сердоликовая колеблется от 2,2 до 12,2%, а на других участках составляет 10 – 15%. Роль эпифитной синузии в сложении фитоценоза существенно возрастает в средней сублиторальной зоне по сравнению с верхней сублиторалью, на отдельных участках более чем на порядок. Например, у м. Биостанции доля эпифитов достигает 48 – 53%, а на остальных участках колеблется от 27 до 43% (табл. 2).

Показательно, что развитие эпифитов слабо выражено в нижней сублиторальной зоне на глубине 10 м, где у Кузьмичёва камня и в б. Пограничной на их долю приходится не более 3,7 – 8,3% биомассы фитоценоза и только в б. Сердоликовая составляет 42,1%. Возможно, что здесь вблизи границы фитали при смене цистозирового фитоценоза на цистозирово-филлофоровый, происходит развитие эпифитов не только на цистозире и филлофоре, но и других видах глубоководной альгофлоры – *Cladostephus spongiosus*, *Dictyota fasciola var. repens*, *Stilophora tenella*, *Osmundea pinnatifida* и т.д. На участках, где в нижней сублиторальной зоне вместо типичных фитоценозов преобладают мозаичные микрогруппировки, эпифитные синузии слабо выражены.

В целом, средняя биомасса эпифитов варьирует незначительно (табл. 3), их вклад наиболее высок у м. Биостанции и в б. Сердоликовая в диапазоне глубин от 3 до 10 м, где достигает 33 – 53% биомассы фитоценоза (табл. 2). Более трёх десятилетий назад этот показатель для цистозировых и филлофоровых фитоценозов прибрежной зоны Крыма не превышал 2 – 15% (Калугина-Гутник, 1975). Показано, что при увеличении вклада эпифитов свыше 20% повсеместно зафиксированы элементы антропогенной сукцессии и деградация донных фитоценозов (Мильчакова, 2001, 2003, Мильчакова и др., 2011).

Таким образом, выявленные особенности структуры и продукционных показателей цистозировых фитоценозов акватории КаПриЗ, в том числе видов-доминантов, соотношения литофитов и эпифитов, позволяют охарактеризовать элементы и направления антропогенной сукцессии. На участках с высоким вкладом цистозире в биомассу литофитов и значительным развитием эпифитной синузии в цистозировых фитоценозах происходит декумбация или выпадение ярусов, что наблюдается, например, у м. Биостанции. Здесь типичные виды 2-го и 3-го ярусов, такие как *Cladostephus spongiosus*, *Elissolandia elongata* и *Jania virgata* практически отсутствуют или их биомасса ничтожно мала (22,2 – 79,9 и 13,7 – 33,6 г·м⁻² соответственно). Такая же перестройка цистозировых фитоценозов и декумбация ярусов выявлены в б. Пограничная, где доля цистозире в биомассе литофитов достигает 81 – 99%, а эпифитов в верхней сублиторальной зоне изменяется от 10 до 15% (табл. 2, 4). Лишь на участках, где цистозира не является единственным доминантом среди литофитов и роль эпифитной синузии невели-

ка, сохраняется полночленная структура цистозирового фитоценоза. Это наблюдается, например, в б. Сердоликовая в средней сублиторальной зоне, где вклад цистозир в биомассу литофитов варьирует от 45 до 78%, а развитие эпифитов ниже, чем в б. Пограничная и у м. Биостанции (табл. 4). При этом в б. Сердоликовая отмечено развитие литофитов нижних ярусов, таких как *Cladostephus spongiosus*, *Jania virgata*, *Gelidium spinosum*, *Laurencia coronopus*, биомасса которых составляет соответственно 472,2 – 882,5; 67,3; 7,0 и 4,6 г·м⁻². Очевидно, что причины такой пространственной вариабельности структуры цистозировых фитоценозов, соотношения ценоэлементов, развития литофитов и их эпифитирования на относительно однородном участке заповедной акватории Карадага еще предстоит выяснить, как и для других акваторий, в том числе особо охраняемых.

Учитывая выявленную трансформацию сообществ макрофитобентоса у берегов Карадага, особое природоохранное значение представляет анализ динамики количественных показателей макроводорослей, имеющих охранный статус в бассейне Чёрного моря (ККРФ, 2005; ККЧМ, 1999; Червона... 2009). Согласно современным методологическим подходам, наиболее важными зоологическими критериями для охраняемых видов являются данные об их биомассе, численности, обилии, особенностях жизненного состояния, распространения и распределения (Мильчакова, 2010, 2012; Основы... 2008). Известно, что черноморские макроводоросли внесены во многие охранные списки, их количество, например, в последней редакции Красной книги Украины (Червона... 2009) возросло с 7 до 34 видов по сравнению с предыдущим изданием (Мильчакова, 2012).

В заповедной акватории КаПриЗ наиболее высокая встречаемость и наибольшее развитие, по сравнению с другими краснокнижными видами, отмечены у *Cladophoropsis membranaceae*, *Cladostephus spongiosus* f. *verticillatus*, *Ectocarpus siliculosus*, *Laurencia coronopus*, *Osmundea pinnatifida* и *Phyllophora crispa* (Мильчакова, 2012). При этом за последние 5 лет (табл. 5) биомасса бурой водоросли *C. spongiosus*, формирующей второй ярус цистозировых фитоценозов, возросла в 2 – 11 раз на глубинах от 1 до 3 м и в десятки раз в диапазоне глубин от 5 до 10 м (Кузьмичёв камень, б. Сердоликовая). Сходные изменения выявлены для красных водорослей *O. pinnatifida* и *L. coronopus*, их биомасса увеличилась более чем втрое (табл. 5). Показательно, что *L. coronopus* и *O. pinnatifida* стали доминировать в составе эпифитных синузид цистозир и кладостефуса. Наряду с этим выявлено снижение биомассы зелёной водоросли *C. membranaceae*, придание которой охранный статус (Червона... 2009) является, очевидно, непродуманным и ошибочным шагом (Мильчакова, 2012). Обычно развитие этого вида под пологом цистозир и других литофитов наблюдается в загрязнённых акваториях, поэтому снижение биомассы кладофоропсиса отражает не только улучшение экологических условий, но и тенденцию к восстановлению полночленной ярусной структуры цистозировых фитоценозов, что наблюдается, например, в б. Сердоликовая и у Кузьмичёва камня. Такое заключение подтверждается также соотношением видов-литофитов и эпифитов в структуре фитоценозов на этих участках заповедной акватории. В качестве ещё одного примера непродуманного придания статуса охраняемого вида можно привести бурую водоросль *Ectocarpus siliculosus*, повышение в б. Сердоликовая её биомассы способно оказать негативное воздействие на состояние цистозир и литофитов 2-го и 3-го ярусов, на которых этот вид эпифитирует, а следовательно при-

вести к перестройке цистозировых фитоценозов и нарушению их нормального функционирования. По нашему мнению (Мильчакова, 2012), включение эктокарпуса и многих видов с коротким жизненным циклом, преимущественно эпифитов и растущих в загрязнённых акваториях, в Красную книгу Украины (Червона... 2009) является спорным и не соответствует международным критериям (ККЧМ, 1999; Natura 2000). При этом ключевые, многолетние виды черноморской экосистемы, ареалы которых катастрофически сократились в последние десятилетия, внесены в КК ЧМ (1999) и КК РФ (2005), среди них *Cystoseira barbata*, *C. crinita* и *Phyllophora crispa*, но отсутствуют в ККУ (2009).

Табл. 5. Межгодовая динамика биомассы (г·м⁻²) охраняемых видов макроводорослей в акватории КаПриЗ (2006 – 2011 гг.)

Район, диапазон глубин, м	<i>Cladophoropsis membranaceae</i>		<i>Cladostephus spongiosus f. verticillatus</i>		<i>Ectocarpus siliculosus</i>		<i>Laurencia coronopus</i>		<i>Osmundea pinnatifida</i>	
	2006	2011	2006	2011	2006	2011	2006	2011	2006	2011
Кузьмичёв камень										
1–3	–	0–0,6	30,4–162,6	8,9–59,7	0–0,04	–	16,9–8,9	0–1,4	0–0,7	0–12,2
3–5	–	0,6–0	162,6–322,1	59,7–203,9	0,04–0	0–0,4	8,9–15,6	1,4–132,1	0,7–0,5	12,2–20,6
5–10	–	–	322,1–154,9	203,9–62,8	0–0,5	0,4–2,7	15,6–0,6	132,1–0	0,5–0,7	20,6–0,2
б. Сердоликовая										
1–3	0–5,0	0,03–4,7	49,1–79,9	98,5–903,0	–	16,0–0	0–13,4	4,6–1,6	0–0,9	0–13,5
3–5	5,0–13,1	4,7–4,4	79,9–16,4	903,0–473,4	–	0–3,5	13,4–18,2	1,6–5,6	0,9–0,4	13,5–10,0
5–10	13,1–2,8	4,4–0	16,4–0	473,4–38,2	–	3,5–0	18,2–2,2	5,6–0	0,4–1,4	10,0–2,6

Примечание: прочерк означает отсутствие вида, нуль – биомасса менее 0,001 г·м⁻².

РЛШ «Тихая бухта». Донная растительность у м. Киик-Атлама и м. Лагерный формируется в диапазоне глубин от 0,5 до 7 м, в её составе доминирует цистозировый фитоценоз. Вблизи нижней границы фитали у м. Лагерный произрастает цистозирово-филлофоровый фитоценоз. Продукционные показатели обоих фитоценозов наиболее высоки в верхней сублиторальной зоне, где выражен цистозировый пояс, почти повсеместно с увеличением глубины преобладают разреженные мозаичные группировки цистозир и филлофоры.

Общая биомасса цистозирового фитоценоза варьирует от 1569 до 8667 г·м⁻², с максимумом и минимумом у м. Лагерный на глубине 0,5 м и 5 м соответственно (табл. 6). В средней сублиторальной зоне этот показатель снижается в 1,6 – 5,5 раза по сравнению с верхней сублиторалью, а в нижней уменьшается в 2 – 3 раза у м. Киик-Атлама и в десятки раз у м. Лагерный (табл. 6). У обоих мысов среднее значение биомассы фитоценоза сходно и сопоставимо с таковым на близлежащих участках акватории Карадага в бухтах Сердоликовая и Пограничная (табл. 3, 7).

Вклад ценоэлементов в структуру фитоценозов существенно варьирует по глубинам. Так, в мелководной зоне на долю литофитов приходится от 67 до 98%, а в средней сублиторали она не превышает 38 – 51%. В целом, у м. Лагерный биомасса литофитов больше в 1,3 раза, а эпифитов вдвое меньше по сравнению с этими показателями у м. Киик-Атлама (табл. 6).

Табл. 6. Изменение биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) фитоценозов, литофитов и эпифитов по глубинам в заповедных акваториях Юго-Восточного Крыма (июль 2011 г.)

Глубина, м	РЛП «Тихая бухта»				ПП «Полуостров Меганом»			
	м. Киик-Атлама		м. Лагерный (Хамелеон)		м. Толстый		м. Меганом	
	Биомасса							
	фитоценоз	литофиты, эпифиты, %	фитоценоз	литофиты, эпифиты, %	фитоценоз	литофиты, эпифиты, %	фитоценоз	литофиты, эпифиты, %
0,5	7804,8	<u>6664,8/85,4*</u> 1139,9/14,6	8666,6	<u>8515,6/98,3</u> 151,1/1,7	7348,4	<u>7251,2/99,5</u> 97,2/0,5	9131,4	<u>8947,8/98,0</u> 183,5/2,0
1	5390,7	<u>3614,8/67,1</u> 1775,9/32,9	7444,2	<u>7018,7/94,3</u> 425,5/5,7	4489,5	<u>4394,8/97,9</u> 94,7/2,1	9209,7	<u>9134,4/99,2</u> 75,3/0,8
3	4816,8	<u>2447,7/50,8</u> 2369,1/49,2	4900,0	<u>2485,3/50,7</u> 2414,7/49,3	4666,0	<u>3033,8/65,0</u> 1632,2/35,0	1240,9	<u>1137,9/91,7</u> 102,8/8,3
5	2149,0	<u>825,4/38,4</u> 1323,6/61,6	1569,2	<u>696,9/44,4</u> 872,4/55,6	2969,6	<u>1832,0/61,7</u> 1137,6/38,3	1596,3	<u>1116,2/69,9</u> 480,1/30,1
7	2484,4	<u>1023,2/41,2</u> 1461,2/58,8	119,7	<u>95,3/79,6</u> 24,4/20,4	–	–	–	–
10	–	–	–	–	578,1	<u>280,0/48,4</u> 298,1/51,6	226,3	<u>211,8/93,6</u> 14,4/6,4
13,8	–	–	–	–	148,7	<u>142,6/96,0</u> 6,1/4,0	–	–
15	–	–	–	–	–	–	20,2	<u>20,2/100</u> –

Примечание: * в числителе – биомасса литофитов, в знаменателе – биомасса эпифитов, за чертой – их вклад (%) в биомассу фитоценоза, прочерк – отсутствие данных.

Анализ показателей видов-доминантов в цистозировых фитоценозах подтвердил различия в их структуре, что также свидетельствует об антропогенной сукцессии. Наибольшая биомасса цистозирры зафиксирована в верхней сублиторальной зоне у м. Лагерный, при этом литофиты 2-го и 3-го ярусов не обнаружены (табл. 8). Вклад цистозирры в биомассу фитоценоза варьирует от 38 до 98 %, он максимален в верхней сублиторальной зоне и снижается вдвое с увеличением глубины до 5 м (табл. 8).

Табл. 7. Изменение средних значений биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) цистозирового фитоценоза, литофитов и эпифитов в диапазоне глубин от 0,5 до 10 м в заповедных акваториях Юго-Восточного Крыма (июль 2011 г.)

Район	Средняя биомасса фитоценоза	Средняя биомасса литофитов	Средняя биомасса эпифитов
м. Киик-Атлама	4529,1	2915,2/64,4*	1613,95/35,6
м. Лагерный (Хамелеон)	4539,9	3762,3/82,9	777,59/17,1
м. Толстый	4010,3	3358,4/83,7	651,95/16,3
м. Меганом	4280,9	4109,6/96,0	171,25/4,0

Примечание: *за чертой доля (%) средней биомассы фитоценоза.

Показательно, что с увеличением глубины от 0,5 до 5 м и снижением роли цистозирры наблюдается обильное развитие эпифитной синусии (табл. 6), доля которой в биомассе фитоценоза возрастает в несколько раз (от 14,6 до 61,6%) у м. Киик-Атлама и в десятки раз (с 1,7 до 55,6%) у м. Лагерный. При этом наибольшее эпифитирование отмечено у м. Киик-Атлама в нижней сублиторальной зоне, а у м. Лагерный – в средней, где вклад эпифитов достигает 49 – 62 % (табл. 6).

Такие значения, свидетельствующие о чрезвычайно высокой роли эпифитной синузии в структуре цистозирового фитоценоза, являются максимальными для донной растительности и впервые зарегистрированы в бассейне Чёрного моря (Костенко и др., 2006б; Мильчакова, 2003; Мильчакова и др., 2011; Сабурин, 2004; Теюбова, Мильчакова, 2011).

Табл. 8. Изменение биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) видов *Cystoseira* и их вклада (%) в биомассу цистозировых фитоценозов по глубинам в заповедных акваториях Юго-Восточного Крыма (июль 2011 г.)

Глубина, м	РЛП «Тихая бухта»		ПП «Полуостров Меганом»	
	м. Киик-Атлама	м. Лагерный	м. Толстый	м. Меганом
0,5	6660,3/85,3*/100	8458,7/97,6/99,3	6893,5/93,8/95,1	8922,6/97,7/99,7
1	3516,4/65,2/97,3	7018,7/94,3/100	4227,7/94,2/96,2	9065,6/98,4/99,2
3	2400,5/49,8/98,1	2455,0/50,1/98,8	2432,1/52,2/80,2	921,3/74,2/81,0
5	816,7/38,0/98,9	683,4/43,5/98,1	1683,5/56,7/91,9	923,2/57,8/82,7
7	958,6/38,6/93,7	18,1/15,1/18,9	–	–
10	–	–	208,1/36,0/74,3	17,5/7,7/8,3
13,8	–	–	31,4/21,1/22,0	–
15	–	–	–	0,2/1,0/1,0

Примечание: *за чертой – вклад (%) в биомассу фитоценоза и биомассу литофитов, прочерк – отсутствие данных.

Выявленные особенности не только отражают антропогенную сукцессию цистозировых фитоценозов вблизи входных мысов в б. Тихая, но и свидетельствуют о деградации макрофитобентоса на отдельных участках. К элементам сукцессии цистозировых фитоценозов относятся, прежде всего, изменения их ярусной и синузальной структуры. При этом декумбация ярусов и слабое развитие литофитов в нижних ярусах связаны, очевидно, с резким снижением освещённости из-за высокой плотности цистозире в верхней сублиторальной зоне и нетипичным обилием эпифитов в средней и нижней сублиторали (табл. 6, 8). Это подтверждается также чрезвычайно низкими значениями биомассы кладостефуса, кораллины и филлофоры ($0,1 - 26,3 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$), которые формируют 2-й ярус у м. Лагерный, их доля составляет доли процента или не превышает 1 – 4 % биомассы цистозирового фитоценоза. Сходные негативные изменения макрофитобентоса выявлены также у м. Киик-Атлама, где антропогенная сукцессия и деградация донных фитоценозов в средней и нижней сублиторальной зонах ещё более выражены по сравнению с м. Лагерный.

Сопоставление результатов наших исследований с ранее опубликованными данными (Костенко и др., 2004, 2006б, 2007) показало, что за последние 5 лет биомасса цистозировых фитоценозов, в том числе средняя по разрезу, возросла почти вдвое у м. Лагерный на глубине от 0,5 до 3 м. Максимальная биомасса фитоценоза, по-прежнему, характерна для верхней сублиторальной зоны, где она увеличилась с $3,9$ до $7,4 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$, а её среднее значение достигло $4,5 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$ (табл. 6, 7).

Таким образом, состояние донной растительности вблизи входных мысов в б. Тихая существенно отличается по сравнению с акваторией КаПриЗ. Если у м. Лагерный в верхней сублиторальной зоне показатели развития цистозировых фитоценозов достаточно высоки и сопоставимы с заповедной акваторией Карадага, то у м. Киик-Атлама они существенно ниже, в их структуре помимо декумбации ярусов выявлено нетипичное обилие эпифитирующих макроводорослей. В целом, макрофитобентос характеризуется достаточно высокими продукционными показателями в прибрежной мелководной зоне у м. Лагерный по сравне-

нию с таковой у м. Киик-Атлама и на некоторых участках КаПриЗ. Однако в нижней сублиторальной зоне зафиксировано обилие разреженных микрогруппировок видов глубоководной альгофлоры с низкими количественными показателями: биомасса *Osmundea pinnatifida*, *Cladostephus spongiosus* и *Dictyota fasciola var. repens* не превышают 0,63; 5,11 и 46,7 г·м⁻² соответственно. В этой зоне цистозирово-филлофоровый и филлофоровый фитоценозы не обнаружены.

ПП «Полуостров Меганом». Макрофитобентос у м. Меганом и м. Толстый представлен преимущественно тремя фитоценозами: цистозировым (0,5 – 5 м), цистозирово-филлофоровым и филлофоровым (5 – 14 м); нижняя граница фитали зафиксирована на глубине 10 – 15 м.

Общая биомасса цистозирового фитоценоза варьирует с 1241 до 9210 г·м⁻², её максимум и минимум обнаружены у м. Меганом на глубине 1 и 3 м соответственно. В направлении от верхней к средней сублиторальной зоне биомасса фитоценоза снижается до 7 раз, тем не менее, её средние значения у м. Меганом и м. Толстый составляют 4 – 4,3 кг·м⁻² (табл. 7). Количественные показатели цистозирово-филлофорового и филлофорового фитоценозов значительно ниже (20 – 578 г·м⁻²), их особенностью является слабое развитие или отсутствие эпифитных синузий (табл. 6).

В структуре цистозирового фитоценоза выявлена высокая роль видов-доминантов, вклад цистозеры в его биомассу и биомассу литофитов достигает 100% для верхней сублиторальной зоны (табл. 8). С увеличением глубины эти показатели снижаются соответственно до 58 – 74% и 81 – 83%. Структура цистозирового фитоценоза в средней сублиторальной зоне отличается полноценным составом, под пологом цистозеры произрастают литофиты 2-го и 3-го ярусов, такие как *Cladostephus spongiosus*, *Jania virgata*, *Ellisolandia elongata*, *Gelidium spinosum*, *Laurencia coronopus* и *Cladophora albida*, биомасса которых варьирует от 4,3 до 126,1 г·м⁻², а вклад в биомассу литофитов достигает 1 – 10%.

Соотношение ценоэлементов в цистозировых фитоценозах верхней сублиторальной зоны у м. Меганом существенно отличается по сравнению с другими заповедными акваториями Юго-Восточного Крыма. Здесь, помимо преобладания литофитов, отмечено слабое развитие эпифитов, на долю которых приходится не более 2% биомассы фитоценоза. В средней сублиторальной зоне вклад литофитов варьирует от 62 до 92%, а эпифитов повышается до 8 – 38%. Снижение биомассы фитоценозов в направлении от верхней к нижней сублиторали не приводит к существенному возрастанию эпифитирования, как это показано, например, для фитоценозов у входных мысов б. Тихая. В целом, показатели биомассы цистозирового фитоценоза, вклада литофитов и цистозеры, рассчитанные для верхней сублиторальной зоны у м. Меганом, являются одними из наиболее высоких для Юго-Восточного Крыма и сопоставимы с таковыми в акватории КаПриЗ (см. табл. 2, 4, 6, 8).

Сходные особенности пространственного распределения макрофитобентоса и структуры фитоценозов зафиксированы у м. Толстый, где биомасса цистозирового фитоценоза варьирует от 2970 до 7348 г·м⁻² с максимумом и минимумом на глубине 1 и 5 м соответственно. По направлению от верхней к средней сублиторальной зоне биомасса цистозирового фитоценоза снижается более чем в полтора раза, в нижней сублиторальной зоне на глубине свыше 10 м он сменяется на цистозирово-филлофоровый с биомассой от 149 до 578 г·м⁻² (табл. 6). Соотношение ценоэлементов в структуре фитоценозов существенно отличается: средняя биомасса литофитов в 1,2 раза ниже, а эпифитов в 3,8 раза выше по сравнению с этими показателями у м. Меганом. При этом доля цистозеры в составе литофитов цистозирового фитоценоза колеблется от 80 до 96%, а в

цистозирово-филлофоровом не превышает 22 %. Вклад эпифитов в структуру этих фитоценозов составляет 0,5 – 38 % и 4 % соответственно (табл. 6). Хотя в нижней сублиторальной зоне у обоих мысов развитие эпифитных синузий в основном слабо выражено, или они отсутствуют, однако их доля в биомассе фитоценоза у м. Толстый на глубине 10 м достигает 52 % (табл. 6). Причины такого эпифитирования объяснить трудно, возможно они связаны с локальными экологическими условиями или негативным воздействием какого-либо фактора.

Таким образом, прибрежная акватория у ПП «Полуостров Меганом» характеризуется высокой степенью сохранности макрофитобентоса. Сопоставление результатов исследования с опубликованными для этого района данными (Костенко и др., 2006б, 2007) показало, что за последние пять лет максимальные значения биомассы цистозировых фитоценозов увеличились в 2,4 раза – с 3,9 до 9,2 г·м⁻².

Обсуждение. Анализ современного состояния макрофитобентоса особо охраняемых акваторий Юго-Восточного Крыма свидетельствует о значительном сужении границы фитали на многих участках за последние десятилетия. Хотя в прибрежной мелководной зоне КаПриЗ, РЛП «Тихая бухта» и ПП «Полуостров Меганом» существенно возросли биомасса цистозировых фитоценозов и плотность цистозир, в составе её ценопопуляций стали доминировать растения с низким репродукционным потенциалом, возраст которых не превышает 3 – 5 лет (Мильчакова и др., 2008). К настоящему времени эколого-фитоценологический оптимум цистозир зафиксирован в верхней сублиторальной зоне на глубине от 0,5 до 1 м, тогда как ранее он находился в средней сублиторали в диапазоне 3 – 5 м (Калугина-Гутник, 1975). Почти повсеместно в прибрежной зоне заповедных объектов отмечено обильное развитие эпифитов, на некоторых участках на их долю приходится свыше половины биомассы цистозировых фитоценозов. Если до 1975 г. в акватории Карадага вклад сопутствующих видов и эпифитов не превышал 11,5% (Калугина-Гутник, 1975, 1976, 1984), то в настоящее время этот показатель на глубине 3 м только для эпифитирующих видов составляет 33 – 48,8% (табл. 2). В 1975 г. на разных участках черноморского шельфа в диапазоне глубин от 1 до 10 м на долю сопутствующих видов приходилось 8 – 26% биомассы цистозировых фитоценозов (Калугина-Гутник, 1975), в 2011 г. диапазон варьирования этого показателя в районе Карадага составил 4,9 – 52,8% и 0,8 – 61,6% в других заповедных акваториях Юго-Восточного Крыма (табл. 2, 6).

Результаты проведённых исследований свидетельствуют о том, что в верхней сублиторальной зоне особо охраняемых природных акваторий наблюдаются элементы восстановительной сукцессии цистозировых фитоценозов, среди которых увеличение их биомассы более чем вдвое по сравнению с 1975 г., доминирование вида-эдификатора, слабое развитие или отсутствие эпифитной синузии. В средней сублиторальной зоне, где ранее был определён эколого-фитоценологический оптимум цистозир (Калугина-Гутник, 1975), зафиксировано значительное снижение биомассы фитоценозов наряду с экстремально высоким развитием эпифитных синузий и декумбацией ярусов (табл. 2, 6). В нижней сублиторальной зоне практически отсутствуют ранее типичные для неё филлофоровые фитоценозы, а преобладают разреженные мозаичные микрогруппировки видов глубоководной альгофлоры с низкими количественными показателями. При этом встречаемость филлофоры и её продукционные характеристики существенно повысились в мелководной зоне (глубина 0,5 – 1 м), что характерно для многих участков крымского побережья (Костенко и др., 2007, 2008; Мильчакова, 2001, 2003, Мильчакова др., 2011). Показательно, что описанная трансформация макрофитобентоса зафиксирована также для охраняемых акваторий у берегов Крыма.

Анализируя современное состояние макрофитобентоса исследуемых акваторий Юго-Восточного Крыма, можно заключить, что наиболее высокая степень сохранности донных фитоценозов и ценозообразующих видов, слабое развитие их эпифитных синузий и значительная ширина фитали характерны для акватории ПП «Полуостров Меганом», что, вероятно, связано с низким уровнем антропогенного воздействия и рекреационной нагрузки. Количественные показатели фитоценозов у м. Меганом существенно выше, чем в б. Тихая и на многих участках акватории КаПриЗ. При этом нижняя граница их произрастания находится на глубине около 15 м, что почти вдвое больше, чем в акватории КаПриЗ и РЛП «Тихая бухта», где нижняя граница фитали не превышает 7 – 10 м. Помимо этого, на участке от м. Меганом до м. Толстый выявлены типичные филофоровые фитоценозы, которые отсутствуют в других заповедных акваториях региона.

Высокие показатели развития цистозировых фитоценозов обнаружены также в верхней сублиторальной зоне акватории КаПриЗ. Так, у м. Биостанции значения их биомассы являются максимальными для всего юго-восточного региона (табл. 2), помимо этого здесь наблюдается доминирование видов-эдификаторов, что в совокупности отражает восстановительную сукцессию. Однако на этом участке макроводоросли отсутствуют на глубинах свыше 7 м, хотя ранее граница фитали находилась на глубине 20 – 25 м (Калугина-Гутник, 1975, 1976, 1984). Если более трёх десятилетий назад в б. Пограничная обширные заросли макроводорослей были сосредоточены на глубине до 15 м, а нижняя граница их произрастания находилась на глубине 30 – 40 м (Калугина-Гутник, 1975, 1976, 1984), то в настоящее время даже единичные талломы не обнаружены на этих глубинах. Хотя за последние десятилетия биомасса цистозировых фитоценозов существенно возросла у м. Биостанции и в б. Пограничная на глубине 1 м, тем не менее у Кузьмичёва камня она снизилась почти втрое (Костенко и др., 2008, табл. 2). Многие исследователи связывают это с последствиями сильных штормов последних лет (Костенко и др., 2009), однако влияние других экологических факторов ещё предстоит оценить.

Анализ структуры макрофитобентоса показал, что нижние ярусы цистозировых фитоценозов отсутствуют в верхней и средней сублиторальной зонах (табл. 2, 4), тогда как их развитие было отмечено ранее (Дикий, 2007; Костенко и др., 2005, 2006 а, 2008). Вероятно, это связано с высокой плотностью цистозирь, что препятствует развитию литофитов 2-го и 3-го ярусов, во всяком случае, не с дефицитом солнечной энергии в прибрежной зоне, особенно на глубине 1 – 3 м.

Описанные негативные изменения характерны также для средней и нижней сублиторальной зоны и наблюдаются на многих участках акватории КаПриЗ, где зафиксировано существенное снижение биомассы донных фитоценозов, декумбация ярусов, уменьшение почти вдвое доли цистозирь и повышение во столько же вклада эпифитов. Отличительной особенностью является резкое снижение обилия *Ulva rigida* и *Cladophora albida* в нижней сублиторальной зоне, хотя эти виды регистрировались повсеместно (Дикий, 2007; Костенко и др., 2006 а, 2008). Возможно, это обусловлено не снижением освещённости, а уменьшением концентрации биогенов в приглубой зоне, что косвенно может свидетельствовать об улучшении экологических условий и положительном сдвиге в структуре макрофитобентоса Карадага. Это подтверждается также увеличением количественных показателей охраняемых видов (табл. 5), что в целом отражает относительную сохранность донных фитоценозов, особенно в верхней сублиторальной зоне, и эффективность проводимых природоохранных мероприятий.

Надо признать, что осуществление таких мероприятий для особо охраняемых акваторий Юго-Восточного Крыма затруднено, что обусловлено значительной рекреационной нагрузкой в летний период, интенсивной застройкой прилегающих участков береговой зоны, разрушением биотопов, сбросом неочищенных или частично очищенных хозяйственно-бытовых стоков, слабо регулируемой добычей биологических и минеральных ресурсов, воздействием других негативных факторов. Это приводит к существенному снижению биологического и ландшафтного разнообразия, продукционных показателей макрофитобентоса, особенно при эвтрофикации и заиливании донных осадков. Следует учитывать также и тот факт, что в настоящее время наиболее высокие продукционные показатели донных фитоценозов приходится на мелководную зону, которая совпадает с зоной наибольшей рекреационной нагрузки (например, в посёлках Курортное и Коктебель) и интенсивного строительства, в том числе в 500-метровой охранной зоне. По-видимому, комплексное воздействие указанных негативных факторов привело к деградации донных фитоценозов вблизи входных мысов б. Тихая, а опосредованное их влияние – к негативной трансформации макрофитобентоса в нижней сублиторальной зоне акватории Карадага.

Очевидно, что сохранение и восстановление трофических звеньев прибрежной экосистемы Юго-Восточного Крыма, включая особо охраняемые акватории, невозможно без снижения негативного, в основном, антропогенного воздействия. Это, в свою очередь, требует решения существующих проблем по развитию и организации заповедного дела у берегов Крыма и на шельфе России в бассейне Чёрного моря. По современным оценкам (Milchakova, 2011) общая площадь охраняемых акваторий у берегов Крыма составляет 414,21 км² (табл. 9), из них действенный охранный режим осуществляется лишь в природных заповедниках (Карадагский, Опукский, Мыс Мартьян, Лебяжьи острова). Охранный статус и категория многих охраняемых акваторий невысоки, на долю заповедников приходится лишь 25,5% общей площади охраняемых акваторий. Зачастую состояние макрофитобентоса этих акваторий близко к критическому, несмотря на проводимые охранные мероприятия (Мильчакова, 2008, 2010).

Табл. 9. Сведения об особо охраняемых акваториях у черноморских берегов Крыма (по Milchakova, 2011)

Объект	Количество	Охраняемая площадь, км ² (общая/акватория)	Доля, % общей площади
Заповедник	4	143,18/105,54	25,5
Заказник	3	290,77/279,94	67,6
Региональный ландшафтный парк	3	46,21/9,38	2,3
Памятник природы (ПАК)*	16	23,8/19,35	4,7
Всего	26	503,96/414,21	

Примечание: за чертой – доля в % общей площади;

* ПАК – прибрежно-аквальный комплекс.

В последние годы разработаны предложения по оптимизации и расширению охраняемых объектов в прибрежной зоне Крыма, созданию экологической сети морских охраняемых акваторий (Мильчакова, 2003, 2008, 2010, 2012; Мильчакова и др., 2011). Их реализация затруднена из-за неточности природоохранного законодательства, отсутствия у большинства существующих объектов управления и планов развития, что препятствует проведению эффективных мероприятий, особенно в прибрежной зоне. Ограничена также и реализация меро-

приятий по охране ключевых донных фитоценозов Чёрного моря (EUNIS, Natura 2000,) и охраняемых видов, внесённых во многие охранные списки (КК РФ, 2005; The Black... 1999). По данным многолетнего мониторинга состояния черноморского макрофитобентоса нами ещё в 2001 г. было рекомендовано исключить цистозиру, филлофору и зостеру из промысловых видов и ввести запрет на их квотирование и добычу из-за катастрофического истощения ресурсов (Мильчакова, 2001, 2003; Мильчакова и др., 2011).

Суммируя, можно заключить, что состав и структура макрофитобентоса у черноморских берегов Крыма претерпели существенные изменения в результате выраженной антропогенной сукцессии и комплексного воздействия негативных факторов. Следствием этого стали сокращение ширины фитали в 2 – 10 раз, подъём нижней границы произрастания многих макрофитов, резкое снижение продукционных показателей ключевых фитоценозов, особенно в зоне их эколо-фитоценотического оптимума (Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2001, 2003, 2009; Мильчакова и др., 2011). К наиболее выраженным элементам антропогенной сукцессии отнесены: снижение видового разнообразия и биомассы фитоценозов, декумбация ярусов, сокращение размерно-массового и возрастного спектров цепопопуляций многолетних видов, их замена группировками эфемероидных водорослей, зачастую неприкреплённых форм, обильное развитие/вспышка эпифитных синузий и сопутствующих видов, которые ранее играли второстепенную роль (Мильчакова, 2001, 2003, 2010; Мильчакова и др., 2011). Вспышки развития сопутствующих и эфемероидных видов ранее уже были отмечены на многих участках крымского и кавказского шельфа, акватории которых считались условно чистыми или заповедными (Болтачёв, Мильчакова, 2004; Максимова, Лучина, 2002).

В сложившихся условиях стала ясна необходимость проведения эффективных природоохранных мероприятий не только у берегов Крыма, но и на других участках шельфа России, в бассейне Чёрного моря, способствующих сохранению, восстановлению и рациональному использованию биологических ресурсов и фиторесурсов как их важнейшей составной части. Необходимость такого подхода отражена в Декларациях ООН (Йоханнесбург, 2002; Нагойя, 2010), UNEP (1992, 2000), в Европейских директивах об особо ценных морских природных комплексах (Habitats Directive, 92/43/ЕЕС, Annex 1; Natura 2000).

Важной альгосозологической задачей, по нашему мнению, является также включение ключевых сообществ морских макрофитов и их местообитаний в Красные книги Крыма и Севастополя, Красную книгу местообитаний Европы (Red List Habitats), в которой они должны быть представлены. Не менее значимой является выработка стратегии развития морского заповедного дела в Крыму, соответствующих нормативных документов и менеджмент планов, регулирующих не только нагрузку, но и соответствующий режим охраны особо охраняемых акваторий, которые отсутствуют почти для всех объектов, за исключением заповедников и некоторых заказников. Возможно, что расширение сети морских охраняемых акваторий и повышение их статуса позволит решить многие природоохранные проблемы, осуществить выполнение комплекса мероприятий, направленных на сохранение и восстановление биологического и ландшафтного разнообразия прибрежной экосистемы Крыма и её юго-восточного сектора, как одного из эталонных участков с обилием заповедных объектов.

Выводы. 1. Охарактеризованы состав и структура макрофитобентоса особо охраняемых акваторий у берегов Юго-Восточного Крыма – Карадагского природного заповедника (м. Биостанции, Кузьмичёв камень, б. Пограничная и б. Сердоликовая), регионального ландшафтного парка «Тихая бухта» (входные м. Лагерный и м. Киик-Атлама) и памятника природы «Полуостров Меганом»

(м. Меганом и м. Толстый). **2.** Донная растительность исследуемых объектов характеризуется доминированием цистозирового фитоценоза с максимальными продукционными показателями в верхней сублиторальной зоне (0,5 – 1 м), в направлении к нижней сублиторали (5 – 10 м) их значения уменьшаются в 2 – 6 раз. **3.** Нижняя граница фитали, где преобладают мозаичные разреженные группировки филлофоры и других видов глубоководной альгофлоры, зафиксирована на глубинах от 7 до 14 м, тогда как более трёх десятилетий назад она находилась на глубине 30 – 40 м. **4.** С увеличением глубины произрастания вклад видов-эдификаторов в биомассу фитоценозов снижается почти вдвое, а эпифитной синузии возрастает в десятки раз. На многих участках заповедных акваторий, особенно в средней сублиторальной зоне (3 – 5 м), обнаружены чрезвычайно развитие эпифитных синузий цистозиреры и декумбация ярусов цистозировых фитоценозов, что отражает их антропогенную сукцессию. **5.** Степень сохранности макрофитобентоса КаПриЗ и ПП «Полуостров Меганом» значительно выше по сравнению с РЛП «Тихая бухта», где зафиксирована катастрофическая деградация цистозировых фитоценозов, особенно в средней сублиторальной зоне, при аномально высоком развитии эпифитирующих водорослей, на долю которых приходится 49 – 62% биомассы фитоценоза. **6.** За период с 2006 по 2011 гг. в акватории КаПриЗ отмечено повышение количественных показателей охраняемых видов, что опосредованно свидетельствует об улучшении качества среды и эффективности проводимых природоохранных мероприятий. **7.** Для прибрежной экосистемы Юго-Восточного Крыма особую значимость имеет реализация разработанных научно-обоснованных рекомендаций по охране окружающей среды, биологического и ландшафтного разнообразия, среди которых повышение категории особо охраняемых акваторий. Учитывая высокую степень сохранности макрофитобентоса памятника природы «Полуостров Меганом», рекомендовано повышение его категории до природного заказника.

Благодарность. Выражаю глубокую признательность коллективу лаборатории фиторесурсов ИМБИ РАН за совместные многолетние экспедиционные исследования макрофитобентоса шельфа Крыма. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке 7-й рамочной программы Европейского Союза, проект CoCoNet “Towards COast to COast NETworks of marine protected areas (from the shore to the high and deep sea), coupled with sea-based wind energy potential” (No. 287844).

Литература

Дикий Е.О. Сукцесії донної рослинності шельфу Південно-Східного Криму: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Київ, 2007. – 25 с.

Болтачёв А.Р., Мильчакова Н.А. О причинах и возможных последствиях вспышки обилия зелёной водоросли кладофоры (*Cladophora sericea*) на шельфе Юго-Западного Крыма весной 2004 г. // Рыбное хозяйство Украины. – 2004. – №5. – С. 4 – 7.

Загородняя Ю.А., Сергеева Н.Г., Болтачёв А.Р., Финенко З.З., Еремеев В.Н., Мильчакова Н.А., Гаевская А.В., Гришин А.Н., Зуев Г.В., Шульман Г.Е., Миронов О.Г. Современное состояние промысловых биоресурсов Чёрного моря // Морской экологический журнал. – 2009. – 8, №4. – С. 5 – 23.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.

Калугина-Гутник А.А. Донная растительность района Карадага Чёрного моря и ее изменения за последние 20 лет // Биология моря. – 1976. – вып. 36. – С. 3 – 17.

Калугина-Гутник А.А. Изменения в донной растительности района Карадага за период 1970 – 1980 гг. // Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Чёрного моря / Сб. науч. тр. – Краснодар: КГУ, 1984. – С. 85 – 96.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Алексеева С.П. Фитобентос Юго-Восточной части Крымского побережья Чёрного моря // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Симферополь: СО-НАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 66 – 84.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А. Просторовий розподіл та зміни донної рослинності Карадазького природного заповідника // Український ботанічний журнал. – 2006а. – 63, № 2. – С. 243 – 251.

Костенко Н.С., Дикий Е.О., Заклецький О.А. Сучасний стан макрофітобентосу шельфових зон Чорного моря (Південно-Східний Крим) // Гидробиологический журнал. – 2006б. – 42, № 2. – С. 48 – 54.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А. Тенденции многолетних изменений фитоценозов «цистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2008. – 7, №3. – С. 25 – 36.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А., Марченко В.С. Многолетние изменения в сообществах макрофитобентоса района Карадага (Крым, Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2005. – 4, Отд. вып. 1. – С. 48 – 60.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А., Марченко В.С. Донная растительность приоритетных акваторий Юго-Восточного Крыма: современное состояние и необходимые меры по сохранению // Заповедники Крыма – 2007 / Материалы IV междунауч. конф., посвящ. 10-летию проведения междунар. семинара «Оценка потребностей сохранения биоразнообразия Крыма (Гурзуф, 1997)». – Симферополь, 2007. – Ч. 1. – С. 63 – 68.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецький А.А., Марченко В.С. Воздействие экстремальных штормов на прибрежную донную растительность Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова // Карадаг – 2009 / Сб. науч. тр., посвящ. 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 327 – 343.

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы) / сост. Т.В. Абрамова и др.; гл. ред. Ю.П. Трутнев и др.; отв. ред. Р.В. Камелин, В.С. Новиков. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 885 с.

Максимова О.В., Лучина Н.П. Современное состояние макрофитобентоса у побережья северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря. – М.: Наука, 2002. – С. 297 – 308.

Мильчакова Н.А. Ресурсы макрофитов Чёрного моря: проблемы охраны и рационального использования // Экология моря. – Киев, 2001. – Вып. 57. – С. 7 – 12.

Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152 – 208.

Мильчакова Н.А. Роль охраняемых морских акваторий в сохранении биоразнообразия Азово-Черноморского региона // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона / Материалы 4 междунар. конф., 8–9 окт., 2008 г., Керчь, ЮгНИРО. – Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 2008. – С. 162 – 168.

Мильчакова Н.А. Охраняемые морские макрофиты на шельфе Украины. Миф или реальность? // Биоразнообразие и устойчивое развитие: тез. междунар. науч.-практ. конф. (Симферополь, 19–22 мая 2010 г.). – Симферополь, 2010. – С. 212 – 215.

Мильчакова Н.А. Динамика ценопопуляций и проблемы охраны макрофитов на черноморском шельфе Украины / ред. Я.П. Дидух // Растительный мир в Красной книге Украины: реализация глобальной стратегии сохранения растений / Материалы II междунар. конф. (9–12 октября 2012 г. Умань, Черкасская область). – Киев: Паливода А.В., 2012. – С. 209 – 212.

Мильчакова Н.А., Миронова Н.В. Многолетние сукцессии цистозировых фитоценозов нижней сублиторали Чёрного моря в условиях антропогенного воздействия // Альгология. – 1999. – 9, №2. – С. 87 – 88.

Мильчакова Н.А., Миронова Н.В., Рябогина В.Г. Морские растительные ресурсы / Ред. В.Н. Еремеев и др. // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 117 – 139.

Мильчакова Н.А., Миронова Н.В., Чернышёва Е.Б., Бондарева Л.В., Александров В.В., Рябогина В.Г. Трансформация сообществ макрофитобентоса в акватории Карадагского

природного заповедника (Чёрное море) // Живые объекты в условиях антропогенного пресса / Материалы X междунауч.-практ. эколог. конф., г. Белгород, 15–18 сент. 2008 г. – Белгород: ИПЦ «ПОЛИТЕРРА», 2008. – С. 132–133.

Основы альгосозологии / отв. ред. Н.В. Кондратьева, П.М. Царенко. – Киев, 2008. – 480 с.

Сабурин М.Ю. Фитоценозы черноморской цистозеры: структура, восстановление и перспективы использования: автореф. дисс.... канд. биол. наук. – М., 2004. – 22 с.

Теубова В.Ф., Мильчакова Н.А. Эколого-фитоценологическая структура макрофитобентоса открытого побережья Чёрного моря (от м. Панагия до м. Видный) // Состояние экосистем шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия / Сб. ст., посвящ. 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. профессора В.М. Арнольди. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2011. – С. 165–178.

Червона книга України. Рослинний світ / ред. Я.П. Дідух. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.

Black Sea Red Data Book / Ed. H.J. Dumont. – New York: United Nations Office for Project Services, 1999. – 413 p. (www.grid.unep.ch/bsein/redbook).

European Commission. Interpretation Manual of European Union Habitats. Eur 27. Council of Europe Publications. – Strasbourg, 2007. – 142 p.

Milchakova N.A. Marine plants of the Black Sea. An illustrated field guide. – Sevastopol: Digit Print, 2011. – 144 p.

Zaitsev Yu., Mamaev V. Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline // *Black Sea Environ. Ser.*, 3. – New York: Unit. Nat. Publ., 1997. – 208 p.

Current state of macrophytobenthos in Karadag Nature Reserve and adjacent objects of the marine protected area (Crimea, the Black Sea). N.A. Milchakova. The data on the modern state of macrophytobenthos of the marine protected area, located in the south-eastern part of Crimea (Karadag Nature Reserve, the Regional Landscape Park “Tikhaya Bukhta”, natural monument of local importance “Meganom Peninsula”) are presented. The features of the spatial distribution *Cystoseira* phytocenoses, biomass of lithophytes and epiphytes, key species and interannual dynamics of macroalgae are described. It was shown that the highest production of phytocenoses is typical for the upper sublittoral zone (at 0,5 – 1 m depth), bottom vegetation is virtually absent near the low boundaries of distribution (at 7 – 15 m depth). On the basis of ecological analysis of macrophytobenthos was offered the evidence-based recommendations for the conservation of phytodiversity in existing protected areas.

Keywords: Macrophytobenthos, Structure, Marine Protected Area, Red Book, Crimea, the Black Sea.

Н.В. Миронова¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.
**РЕСУРСЫ МАКРОФИТОВ ПРИБРЕЖЬЯ ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА
(ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

Дана оценка современного состояния ресурсов макрофитов и их распределения в границах фитали в прибрежной зоне Карадага (КаПриЗ) и участка м. Меганом – м. Толстый. Запасы макрофитов на участке КаПриЗ составляют около 4 тыс. т, из которых 69 % приходится на виды цистозиры и около 0,1 % – на филлофору. На 1 га исследуемого побережья сосредоточено в среднем 31,9 т водорослей, в том числе 21,9 т цистозиры и 0,04 т филлофоры. Запасы макрофитов на участке от м. Толстый до м. Меганом оцениваются в 13,4 тыс. т, из них 78 % доля видов цистозиры и 0,2 % – филлофоры. На 1 га зафиксировано в среднем 22,7 т водорослей (17,7 т цистозиры и 0,04 т филлофоры).

Ключевые слова: ресурсы макрофитов, запас фитомассы, цистозира, филлофора, Юго-Восточный Крым, Чёрное море

В настоящее время в Чёрном море почти повсеместно регистрируется деградация донной растительности, которая наиболее выражена в нижней сублиторальной зоне. Эти негативные процессы также отмечены в морских охраняемых акваториях, что связано с изменением экологических условий в шельфовой зоне (Калугина-Гутник, 1994; Мильчакова, 2001, Мильчакова и др., 2006 б, в). В связи с этим, определение современного состояния ресурсов макрофитов и распределения их запасов в границах фитали приобретает высокую научно-практическую и экологическую значимость, лежит в основе рационального природопользования. Актуальность исследования запасов макрофитобентоса объектов природно-заповедного фонда (ПЗФ) у берегов Восточного Крыма обусловлена возрастающей антропогенной нагрузкой на прибрежные экосистемы.

Материал и методы. Общие запасы донной растительности, включая ключевые виды цистозиры (*Cystoseira barbata* C. Ag. и *C. crinita* (Desf.) Bory) и филлофоры (*Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon = *Ph. nervosa* (De Candolle) Greville), рассчитаны по материалам береговых экспедиций, проведенных в прибрежной зоне Юго-Восточного Крыма в летний период 2011 г. Было выделено два участка: Карадагский природный заповедник (КаПриЗ) и от м. Толстый до м. Меганом (рис. 1). Всего на исследуемых участках выполнено шесть гидроботанических разрезов. Количественные пробы макрофитов отобраны водолазными специалистами по стандартной методике, используемой в морских фиточенологических исследованиях (Калугина-Гутник, 1975). Станции на разрезах были приурочены к цистозировому и филлофоровому поясам, которые формируют донную растительность акватории, и располагались на глубинах 0,5, 1, 3, 5, 10, 15 м. Всего на 32 станциях собрано и обработано 128 количественных проб макрофитобентоса. Видовая принадлежность макрофитов указана по последним ревизионным сводкам (Мильчакова и др., 2006 а).

Современные запасы макроводорослей (т, сырая масса) рассчитаны для 4-х участков, из них 3 – в акватории КаПриЗ (б. Сердоликовая – б. Пограничная, б. Пограничная – Кузьмичев камень, Кузьмичев камень – м. Биостанции)

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

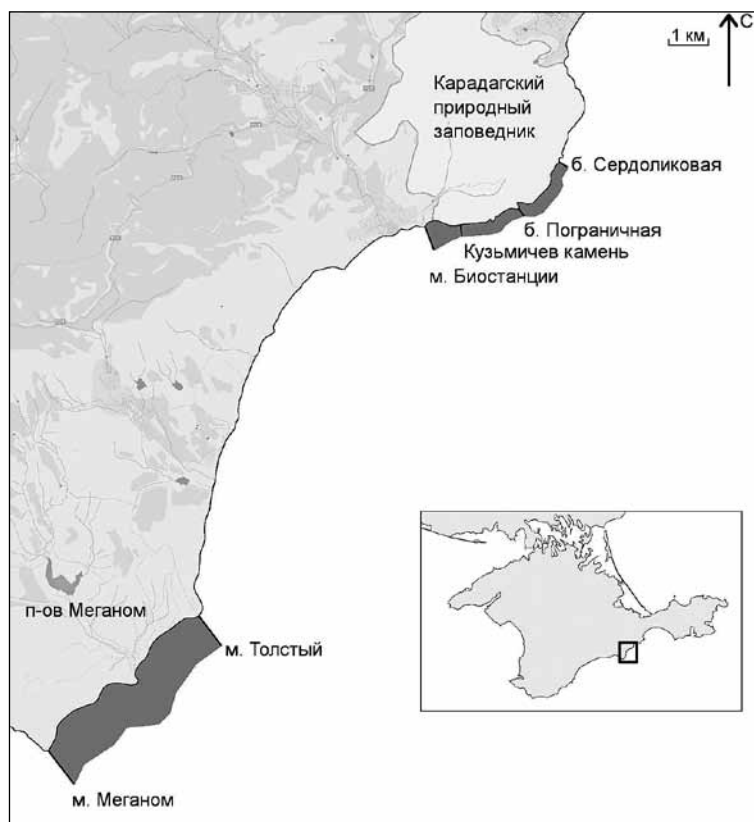


Рис. 1. Схема расположения гидробоотанических разрезов в прибрежной зоне Юго-Восточного Крыма
 Fig. 1. Scheme of the location of hydrobotanical transects in the southeastern coast of the Crimea

и от м. Толстый до м. Меганом, по методике, модифицированной для морских исследований (Вилкова, 2005). Прибрежная зона всех исследованных районов относится к открытым участкам моря.

Результаты. Район Карадага (КаПриЗ). Протяженность береговой линии – 4,25 км, ширина зарослей водорослей варьирует от 200 (б. Сердоликовая – б. Пограничная) до 650 м (Кузьмичев камень – м. Биостанции). Занимаемая донной растительностью площадь достигает 125,3 га. Общие запасы макрофитов – 3999,5 т (табл. 1). С увеличением глубины от 0,5 до 3 м их величина возрастает вдвое и достигает максимума (1791,9 т). В направлении от верхней к средней сублиторальной зоне запасы снижаются втрое, а их минимум отмечен на глубине 3 – 5 м. На 1 га произрастает в среднем 31,9 т макрофитов, запас их фитомассы в диапазоне глубин 0,5 – 5 м сокращается в полтора раза – от 47,6 до 32,1 т·га⁻¹, а вблизи границы фитали составляет 14,5 т·га⁻¹.

Запасы обоих видов цистозир (*Cystoseira crinita*, *C. barbata*) оцениваются в 2749,5 т (68,7 % общих запасов макрофитов), почти половина из них сосредоточена на глубине 1 – 3 м. В направлении от верхней к средней сублиторальной зоне они снижаются почти в 5 раз – с 1293,3 до 282,6 т (табл. 1). Доля цистозир в запасах макрофитов с глубиной уменьшается почти вдвое – с 88,6 до 47,6 %, а запас её фитомассы – более чем в 6 раз (от 42,1 до 6,9 т·га⁻¹). В среднем, запас фитомассы цистозир достигает 21,9 т·га⁻¹ (табл. 1).

Запасы *Ph. crisper* невелики – 5,5 т (0,1 % общих запасов макрофитов), из них 80 % приурочено к глубине от 5 до 10 м. В диапазоне глубин 0,5 – 1 м фил-

лофора не встречается, а в интервале глубин 1 – 10 м запас её фитомассы возрастает в 9 раз – с 0,01 до 0,09 т·га⁻¹ (табл.1). Средняя величина этого показателя не превышает 0,8 т·га⁻¹.

Район от м. Толстый до м. Меганом. Длина береговой линии – 5,8 км, ширина фитали достигает 1050 м, занимаемая донной растительностью площадь – около 589 га. Общие запасы макрофитов оцениваются в 13372,4 т, их величина в направлении от верхней к средней сублиторальной зоне снижается более чем в 4 раза и варьирует от 5088,4 до 1175,4 т. С увеличением глубины от 5 до 10 м запасы макрофитов возрастают вдвое, а вблизи границы фитали составляют 473,3 т. На 1 га сосредоточено в среднем 22,7 т макрофитов. С увеличением глубины запас их фитомассы снижается в десятки раз, его наибольшая величина зарегистрирована на глубине 0,5 – 1 м (75,4 т·га⁻¹), а наименьшая – от 10 до 15 м (2,4 т·га⁻¹) (табл. 2).

Табл. 1. Запасы и запас фитомассы макрофитов, цистозеры и филлофоры, их доли в общие запасы по глубинам в акватории КаПриЗ в летний период 2011 г.

Table 1. Stock and phytomass stock of all macroalgae species, and of *Cystoseira* and *Phyllophora* and their contribution to the total stock at different depths at the Karadag Nature Reserve in summer 2011

Глубина, м	Площадь, га	Запасы макрофитов, т	Доля эпифитов в запасах, %	Запас фитомассы макрофитов, т·га ⁻¹	Цистозера			Филлофора		
					запасы, т	доля в запасах, %	запас фитомассы, т·га ⁻¹	запасы, т	доля в запасах, %	запас фитомассы, т·га ⁻¹
0,5 – 1	20,0	951,5	8,9	47,6	842,8	88,6	42,1	-	-	-
1 – 3	39,8	1791,9	24,7	45,0	1293,3	72,2	32,5	0,2	0,04	0,01
3 – 5	17,5	561,4	39,9	32,1	282,6	50,3	16,1	0,8	0,15	0,05
5 – 10	48,0	694,6	31,3	14,5	330,8	47,6	6,9	4,4	0,6	0,09
0,5 – 10	125,3	3999,5	26,2	31,9	2749,5	68,7	21,5	5,5	0,1	0,04

Примечание: прочерк – отсутствие вида
Note: dash means absence of the species

Табл. 2. Запасы и запас фитомассы макрофитов, цистозеры и филлофоры, их доли в общие запасы по глубинам в акватории м. Меганом – м. Толстый в летний период 2011 г.

Table 2. Stock and phytomass stock of all macroalgae species, and of *Cystoseira* and *Phyllophora* and their contribution to the total stock at different depths at the area between the capes Meganom and Tolsty in summer 2011

Глубина, м	Площадь, га	Запасы макрофитов, т	Доля эпифитов в запасах, %	Запас фитомассы макрофитов, т·га ⁻¹	Цистозера			Филлофора		
					запасы, т	доля в запасах, %	запас фитомассы, т·га ⁻¹	запасы, т	доля в запасах, %	запас фитомассы, т·га ⁻¹
0,5 – 1	53,8	4061,8	1,3	75,4	3963,6	97,6	73,6	-	-	-
1 – 3	103,8	5088,4	11,5	49,0	4320,4	84,9	41,6	-	-	-
3 – 5	44,9	1175,4	27,9	26,2	668,9	56,9	14,9	-	-	-
5 – 10	191,7	2573,5	31,6	13,4	1357,3	52,7	7,1	10,2	0,4	0,05
10 – 15	194,5	473,3	15,5	2,4	125,0	26,4	0,6	15,6	3,3	0,08
0,5 – 10	588,7	13372,4	17,6	22,7	10435,2	78,0	17,7	25,8	0,2	0,04

Примечание: прочерк – отсутствие вида
Note: dash means absence of the species

Запасы цистозеры определены в 10435,2 т (78 % общих запасов макрофитов), их величина изменяется по глубинам более чем в 30 раз – от 125 до 4320,4 т.

Наибольшие запасы сосредоточены на глубине 1 – 3 м, на глубине 0,5 – 1 м они сопоставимы, а на глубине 3 – 5 м снижаются более чем в 6 раз, наименьшие запасы цистозиры зарегистрированы на глубине от 10 до 15 м. Доля цистозиры в запасах макрофитов с увеличением глубины уменьшается почти в 4 раза (от 97,6 до 26,4 %). Средняя величина запаса фитомассы цистозиры составляет 17,7 т·га⁻¹, максимальная величина этого показателя приурочена к глубине 0,5 – 1 м (73,6 т·га⁻¹), в диапазоне глубин от 1 до 15 м он снижается в 65 раз – от 41,6 до 0,6 т·га⁻¹ (табл. 2).

Запасы филлофоры не превышают 25,8 т (0,2 % общих запасов макрофитов), они сосредоточены преимущественно в нижней сублиторальной зоне (глубина 5 – 15 м). Вклад филлофоры в запасы макрофитов в этом интервале глубин возрастает более чем в 8 раз – от 0,4 до 3,3 %, а запас её фитомассы – почти вдвое – от 0,05 до 0,08 т·га⁻¹ (табл. 2).

Хотя исследования выполнены в сообществах цистозирового и филлофорового поясов, в структуре запасов макрофитов выявлен значительный вклад сопутствующих видов, особенно высокий в средней и нижней сублиторальной зоне. Максимальное обилие эпифитов отмечено в акватории КаПриЗ на глубине 3 – 5 м, где на их долю приходится 40 % запасов макрофитов. Наименьший вклад эпифитирующих водорослей зарегистрирован на участке от м. Толстый до м. Меганом на глубине 0,5 – 1 м, где он не превышает 1,4 % запасов макрофитов (табл. 1, 2).

Обсуждение. Оценка современного состояния ресурсов донной растительности в прибрежной зоне Юго-Восточного Крыма была проведена на участках, имеющих различный природоохранный статус (Карадагский природный заповедник и памятник природы местного значения «Полуостров Меганом»). Однако, несмотря на то, что акватория Карадага предполагает жесткое ограничение в посещении этого района, состояние цистозиры по обилию произрастающей на ней эпифитов оценивается как угнетенное. Так, наибольший запас фитомассы цистозиры в диапазоне глубин 0,5 – 10 м сосредоточен на участке от м. Толстый до м. Меганом (26,1 т·га⁻¹), что в 1,2 раза выше, чем в акватории КаПриЗ, тогда как общий запас фитомассы макрофитов в этом же интервале глубин на обоих участках соизмерим. Показательно также, что в акватории м. Толстый – м. Меганом донная растительность встречается до глубины 15 – 20 м, тогда как граница нижней фитали на Карадаге проходит на глубине около 10 м. Это объясняется, вероятно, тем, что в районе КаПриЗ более высокий уровень эвтрофирования, который связан с существенной антропогенной нагрузкой в районе Коктебеля с одной стороны и влиянием стоков р. Отузка – с другой, тогда как на участке м. Толстый – м. Меганом, который отличается труднодоступностью, значительные источники загрязнения среды отсутствуют.

Сравнительный анализ распределения ресурсов макрофитов в границах фитали в акватории Юго-Восточного Крыма показал, что, независимо от района, максимальная величина общих запасов макрофитов (1791,9 – 5088,4 т) и запасов цистозиры (1293,3 – 4320,4 т) выявлена в диапазоне глубин 1 – 3 м, а минимальная – от 3 до 5 м (561,4 – 1175,4 и 282,6 – 668,9 т соответственно). По-видимому, на такое распределение ресурсов влияют особенности литологии дна изученного региона, где между выходами скальных пород и крупными валунами находятся обширные песчаные участки, почти лишенные растительности. Встречаемость наиболее густых зарослей цистозиры на этих глубинах свидетельствует о смещении эколого-фитоценотического оптимума водоросли в верхнюю сублиторальную зону, хотя ранее он находился в средней сублиторальной зоне (Калу-

гина-Гутник, 1975). Показательно, что в последнее десятилетие эти особенности трансформации донной растительности зафиксированы повсеместно у берегов Крыма, где выявлены элементы восстановительной сукцессии цистозировых фитоценозов (Еремеев и др., 2009, Мильчакова, 2001, Мильчакова и др., 2006 б, Миронова и др., 2007). Расчётные данные по фитомассе макрофитов и цистозирры подтверждают эти предположения. Так, наибольшие значения этих величин зарегистрированы в верхней сублиторальной зоне.

Независимо от района и участка, максимальный запас фитомассы макрофитов и цистозирры (в среднем на 1 га) сосредоточен на глубине 0,5 – 1 м, при этом в акватории от м. Толстый до м. Меганом они почти вдвое выше, чем на Карадаге. Самые разреженные скопления макрофитов и цистозирры выявлены на нижней границе фиталя.

Следует отметить, что на исследуемых участках Юго-Восточного Крыма наиболее высокий вклад цистозирры в структуру запасов макрофитов отмечен на глубине 0,5 – 3 м, где он колеблется от 68 до 98 % с максимумом на участке м. Толстый – м. Меганом. В нижней сублиторальной зоне (глубина 5 – 15 м) доля цистозирры снижается в 1,5 – 2 раза (до 26 – 53 %).

Ресурсы филофоры в акватории исследованных участков очень незначительны, что, по-видимому, объясняется отсутствием типичных филофоровых фитоценозов в нижней сублиторальной зоне (глубина 5 – 15 м) и небольшой шириной фиталя. Это подтверждается низкими значениями фитомассы филофоры на обоих участках, которая не превышает 0,04 т га⁻¹, а её доля в общих запасах макрофитов составляет 0,1 – 0,2 %. Наиболее значительные скопления филофоры обнаружены в акватории от м. Толстый до м. Меганом на глубине от 10 до 15 м, где вклад вида в запасы макрофитов достигает 3,3 %, а минимальные (0,1 %) – в районе Карадага на глубине 3 – 5 м.

Выводы. 1. В двух районах прибрежной зоны Юго-Восточного Крыма, имеющих различный природоохранный статус (Карадагский природный заповедник и памятник природы местного значения «Полуостров Меганом»), общие запасы макрофитов на участке КаПриЗ (от б. Сердоликовой до м. Биостанции) составляют около 4 тыс. т, из которых 69 % приходится на виды цистозирры и около 0,1 % – на филофору. На 1 га исследуемого побережья сосредоточено в среднем 31,9 т водорослей, в том числе 21,9 т цистозирры и 0,04 т филофоры. Общие запасы макрофитов на участке от м. Толстый до м. Меганом оцениваются в 13,4 тыс. т, из них 78 % доля видов цистозирры и 0,2 % – филофоры. На 1 га зафиксировано в среднем 22,7 т водорослей, 17,7 т цистозирры и 0,04 т филофоры. **2.** Общий запас фитомассы макрофитов на обоих участках в диапазоне глубин 0,5 – 10 м сопоставим, тогда как наибольший запас фитомассы цистозирры в этом же интервале глубин сосредоточен на участке от м. Толстый до м. Меганом (26,1 т·га⁻¹), который в 1,2 раза выше, чем на КаПриЗ. что, по-видимому, объясняется отсутствием значительных источников загрязнения среды в акватории м. Меганом. **3.** Независимо от участка, наибольшие запасы цистозирры выявлены в диапазоне глубин от 0,5 до 3 м, где на них приходится 68 – 98 % общих запасов макрофитов. В нижней сублиторальной зоне (глубина 5 – 15 м) доля цистозирры снижается в 1,5 – 2 раза (до 26 – 53 %). **4.** Запас фитомассы филофоры на обоих участках невелик и составляет 0,04 т·га⁻¹, а её доля в запасах макрофитов не превышает 0,1 – 0,2 %.

Благодарности. Исследования выполнены при финансовой поддержке проекта 7-й рамочной программы Европейского Союза (FP7/2007 – 2013), проект COCONET “Towards COast to COast NETworks of marine protected areas

(from the shore to the high and deep sea), coupled with sea-based wind energy potential" (No. 287844).

Выражаю искреннюю благодарность к.б.н. В.В.Александрову (ИнБЮМ) за помощь в оформлении статьи.

Литература

Вилкова О.Ю. Геолого-геоморфологический подход к оптимизации расчёта запасов водных биологических ресурсов (на примере Чёрного, Японского и Баренцева морей) // Труды ВНИРО. – М., 2005. – 144. – С. 62 – 77.

Еремеев В.Н., Болтачев А.Р., Гаевская А.В., и др. Современное состояние промысловых биоресурсов Чёрного моря // Морск. экол. журн. – 2009. – 8, №4. – С. 5 – 23.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря – К.: Наук. думка, 1975. – 248 с.

Калугина-Гутник А.А. Растительные ресурсы украинского побережья Чёрного моря // Перший з'їзд гідроекол. товариства України: Тез. доп. (Київ, 16 – 19 лист. 1993 р.). – Київ, 1994. – С. 27.

Мильчакова Н.А. Ресурсы макрофитов Чёрного моря: проблемы охраны и рационального использования // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 7 – 12.

Мильчакова Н.А., Айзель В., Эрдуган Х. Систематический состав и распространение красных водорослей (Rhodophyceae excl. Ceramiales) Чёрного моря // Альгология. – 2006 а. – 16, № 2. – С. 227 – 245.

Мильчакова Н.А., Миронова Н.В., Рябогина В.Г. Ресурсы макрофитов черноморского шельфа Украины: состояние и проблемы рационального использования // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований / Мат. Междунар. науч. конф. (Херсон, 24 – 27 июля 2006 г.). – Херсон, 2006 б. – С. 124 – 128.

Миронова Н.В., Мильчакова Н.А., Рябогина В.Г. Ресурсы макрофитов побережья Герраклеевского полуострова и особенности их многолетней динамики (Крым, Чёрное море) // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел – М.: Изд-во ВНИРО, 2007. – 147. – С. 381 – 396.

The macrophyte stock in the southeastern coast of the Crimea (Black Sea). N.V. Mironova. The current status of macrophyte resources and distribution within the boundaries of phytal zone in the coastal zone of Karadag Nature Reserve and the area between the capes Meganom and Tolsty was assessed. The macrophyte stocks near Karadag amount to 4,000 tons, the share of *Cystoseira* species in which is 69 % and the share of *Phyllophora* is about 0.1 %. Stock of macroalgae phytomass was estimated to be on average 31.9 tons ha⁻¹ on the coasts surveyed, including 21.9 tons ha⁻¹ of *Cystoseira* and 0.04 tons ha⁻¹ of *Phyllophora*. The macrophyte stocks between the Meganom and Tolsty capes were determined to be 13,400 tons of algae with 78 % of *Cystoseira* species and 0.2 % of *Phyllophora*. Stock of macroalgae phytomass amounts to on average 22.7 tons ha⁻¹, including 17.7 tons ha⁻¹ of *Cystoseira* and 0.04 tons ha⁻¹ of *Phyllophora*.

Keywords: the Macrophyte Stock, Phytomass, *Cystoseira*, *Phyllophora*, Southeastern Coast of Crimea, Black Sea.

Н.А. Болтачева¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., М.А. Ковалёва¹, мл. науч. сотр.,
М.В. Макаров¹, канд. биол. наук, науч. сотр., Л.В. Бондаренко¹, мл. науч. сотр.

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАКРОФАУНЫ СКАЛ В ЗОНЕ ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ У КАРАДАГА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

Приведены данные о количественном и качественном составе макрофауны на скалах акватории Карадага (юго-восточное побережье Крыма, Чёрное море) в 2009 – 2012 гг. Проведён сравнительный анализ развития макрозообентоса в этом биотопе в периоды 1938 – 1940, 1976 – 1978 и 2009 – 2012 гг. Показано, что происходившая в течение последних семидесяти лет трансформация сообщества макрозообентоса данного биотопа сопровождалась перестройкой видовой и трофической структуры, снижением уровня разнообразия, исчезновением ряда видов, уменьшением численности фитофильных видов, особенно, ракообразных. Наибольшее обеднение обнаружено в комплексе видов макрозообентоса, обитающем в зоне уреза воды. Произшедшие изменения могут быть связаны с трансформацией фитоценозов макрофитов в биотопе скал и повышением общего уровня загрязнения среды.

Ключевые слова: сообщество скал, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus*, многолетняя динамика, биоразнообразие, Чёрное море, Карадаг.

Бентосные организмы очень разнообразны по таксономическому составу, представляют собой одно из важнейших звеньев трофических цепей в море и заселяют практически все донные поверхности. В Чёрном море большую часть шельфа занимают биотопы рыхлых грунтов, каменные жёсткие субстраты распространены в меньшей мере. Отчасти с этим связана меньшая изученность донных сообществ твёрдых субстратов, по сравнению с сообществами рыхлых грунтов, которым посвящено значительное количество исследований. С другой стороны, причиной недостаточной изученности сообществ являлись трудности в сборе материала и ведении количественного учета в этом биотопе. Первое детальное исследование бентоса на жёстких субстратах в Чёрном море проведено на Карадагской биостанции в 1938 – 1940 гг. группой исследователей под руководством И. В. Шаронова (Шаронов, 1952). В результате было не только дано полное описание видового состава сообщества биотопа скал и каменистых россыпей, но и проведён количественный учёт бентоса на глубине 0 – 2 м. Последователем И. В. Шаронова в изучении обрастаний скал стал И.А.Синегуб, который в 1976 – 1978 гг. повторил эту съёмку, используя ту же методику (Синегуб, 2004). Результаты этого исследования показали, что за прошедшие после работ группы И. В. Шаронова 40 лет в сообществе скал Карадага произошли весьма значительные изменения.

Цель нашей работы – изучить современное состояние сообщества макрозообентоса естественных твёрдых субстратов в акватории Карадагского природного заповедника и провести анализ многолетних изменений состава, количественного развития и разнообразия бентоса в этом биотопе.

Материал и методы. В 2009, 2011 и 2012 гг. в летние сезоны на естественных твёрдых субстратах (скалах) акватории Карадагского природного заповедника водолазами отобраны количественные пробы макрозообентоса. Материал

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

собирали в тех же местах, где были отобраны пробы в 1938 – 1940 гг.: на скалах Кузьмичёв камень, Иван-разбойник, Маяк, Золотые ворота, Лев, а также в бухтах Сердоликовая, Пуццолановая, Барахты, Львиная. Всего собрано 55 проб, в том числе на глубине 0 м – 22 пробы; 1 м – 12; 2 м – 17; 2,5 – 3 м – 4. Для отбора материала использовали бентосные рамки площадью 0,04 и 0,06 м², обшитые мельничным газом с диаметром ячеи 0,5 мм. Затем осуществляли промывку проб и их фиксацию 4 % раствором формальдегида. В камеральных условиях материал разбирали по крупным таксономическим группам и идентифицировали. Для каждого вида определяли среднюю численность – N, экз./м², среднюю биомассу – B, г/м² и встречаемость – P, %. При выделении трофических групп использовали литературные данные (Грезе, 1977; Киселёва М.И., 1981, 2004; Маккавеева, 1979; Чухчин, 1984). Сообщества выделяли по доминирующему по биомассе виду (Воробьёв, 1949).

Представителей Bivalvia и Polyplacophora идентифицировала М.А.Ковалёва, Gastropoda – М.В.Макаров, Annelida – Н.А.Болтачева, Arthropoda – Л.В.Бондаренко, Decapoda в качественных пробах определял В.А.Тимофеев. Для сопоставления полученных данных с литературными мы объединили материалы в одну интегральную пробу.

Для сравнения плотности видов на единицу площади и выравнивания относительного распределения особей среди видов в сообществе строили кривые доминирования – разнообразия, где ось абсцисс – ранжированный ряд от наиболее многочисленного вида к наименее многочисленному, а ось ординат – накопленный процент численности видов (Одум, 1986). Во все периоды фауна изучена по одинаковой методике, поэтому мы сочли возможным применить метод сравнения плотности видов с помощью к-доминантных кривых (Warwick, 1986).

При анализе видового разнообразия широко применяется индексный подход. Доминирование изучали с помощью индекса Симпсона (Одум, 1986), биоразнообразие – по индексу Шеннона, рассчитанному на основании численности, видовое богатство – по индексу Маргалефа (Одум, 1986), выравниженность – с помощью индекса Пиелу (Одум, 1986), сходство фаун – по Чекановскому – Сёрренсену:

$$i = \frac{2a}{b + c},$$

где: a – число общих видов, b и c – число видов в сравниваемых списках.

Для выявления сходства серии описаний использовали индекс биотической дисперсии:

$$Jd = 100 \cdot (T - S) / (n - 1) \cdot T,$$

где: T – сумма видов в списках ($S_1 + S_2 + S_3 + \dots + S_n$); S – общее число видов; n – число списков видов (Koch, 1957, цит. по: Сёмкин, Горшков, 2010). В случае $n=2$ формула превращается в коэффициент сходства Жаккара.

Полученные материалы сравнивали с количественными данными 1938 – 1940 гг. (Шаронов, 1952) и 1976 – 1978 гг. (Синегуб, 2004). В работе 1952 г. автор не привёл полного списка видов, однако этот список имеется в черновом варианте статьи, сохранённом в рукописном отделе библиотеки Карадагского природного заповедника (Шаронов, рукопись). Именно эти данные И.В.Шаронова (средние для 43 количественных проб) использованы нами для сравнительного анализа количественного распределения фауны в разные периоды исследований (табл. 1).

Табл. 1. Видовой состав и количественные показатели (N – средняя численность, экз./м², B – средняя биомасса, г/м², P – встречаемость, %) макрозообентоса на скалах Карадага в разные периоды исследований

Таксоны*	1938–1940 гг. (Шаронов, рукопись)			1978–1980 гг. (Синегуб, 2004)			2009–2012 гг. (наши данные)		
	N	B	P	N	B	P	N	B	P
SPONGIA									
<i>Dysidea fragilis</i> (Montagu, 1818)		20,71	27						
<i>Haliclona implexa</i> (Schmidt, 1868)					0,648	3,7			
<i>Oceanapia ascidia</i> (Schmidt, 1870) (<i>Haliclona ascidia</i> (Schmidt, 1870))					27,71	55,6			
<i>Sycon setosum</i> Schmidt, 1862					10,086	29,8			
CNIDARIA					0,509	3,7			
<i>Actinothoe clavata</i> (Ilmoni, 1830)				2	0,053	11,1			
<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1758)	0,9	0,8	6						
<i>Campanularia joinstoni</i> (Alder, 1856)				1	0,006	3,7			
Hydrozoa g. sp.									11
<i>Lucernaria camapnula</i> (Lamouroux, 1815)	0,4	0,001	3	1	0,004	7,4			
<i>Sagartia elegans</i> (Dalyell, 1848)							1	0,002	3
PLATYHELMINTES (Turbellaria) g.sp.	7,4	0,023	16	9	0,065	33,3	5	0,04	8
NEMERTEA g.sp.							13	0,04	40
ANNELIDA									
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)				4	0,089	14,8			
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)							7	0,02	6
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	4,4	0,032	11,9				13	0,04	26
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843), (<i>Eulalia sanguinea</i> (Oersted))	0,7	0,002	4,5				23	0,05	46
<i>Eunereis longissima</i> Johnston, 1840							<1	0,004	3
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)				4	0,003	11,1			
Hesionidae g. sp.							<1	0,001	3
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)				9	0,075	22,5	7	3	3
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	26,6	0,018	8,9	82	0,228	85,2	17	0,03	43
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & Milne-Edwards, 1833				2	0,003	7,4	5	0,1	20
<i>Micronephthys stammeri</i> (Augener, 1932)							<1	0,001	3
<i>Myrta picta</i> (Quatrefages, 1866), (<i>Eteone picta</i> Quatrefages)	28,4	0,021	10,4	2	0,015	18,5			
<i>Naineris laevigata</i> (Grube, 1855)	0,7	0,002	3						
<i>Neanthes ficata</i> (Savigny in Lamarck, 1818)				1	0,007	11,1			
Nereidae g. sp.							20	0,02	11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Nereiphylla paretii</i> Blainville, 1828				9	0,036	37			
<i>Nereis</i> sp.							1	0,01	27
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	1037,1	1,216	83,5	1288	4,768	100	618	6	91
<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)							1	0,001	3
<i>Perinereis cultrifera</i> Grube, 1840	0,9	0,011	3	237	0,527	66,7	4	1	14
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839				24	0,011	44,4	16	0,01	40
<i>Pisiole remota</i> (Southern, 1914)				<1	0,001	3,7			
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	245,2	0,823	80,6	186	1,181	96,3	90	2	77
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1869	0,7	0,003	1,5						
<i>Polycirrus</i> sp.							<1	0,002	3
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883							4	0,004	9
<i>Proceraea aurantiaca</i> (Claparède, 1868)				1	0,001	7,4			
<i>Pterocirrus limbatus</i> (Claparède, 1868)				2	0,002	11,1			
<i>Pterocirrus macroeros</i> (Grube, 1860)				8	0,016	25,9			
<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837), (<i>Sabellaria spinulosa</i>)	0,7	0,003	9				<1	0,01	3
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)							2	0,001	6
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914							2	0,001	6
<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776)				<1	0,001	3,7			
<i>Spirobranchus triquetus</i> (Linnaeus, 1758)				6	0,039	29,6	7	0,02	20
<i>Spirorbis corrugatus</i> (Montagu, 1803)				88	0,035	14,8	1	0,001	3
<i>Spirorbis pusilla</i> Rathke, 1837				30	0,015	14,8			
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	28,5	0,013	13,5	17	0,018	44,4	77	0,5	69
<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863							10	0,01	37
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	5,2	0,027	19,4	38	0,072	48,2	40	0,1	51
<i>Syllis variegata</i> Grube, 1860	0,8	0,001	3	38	0,03	55,6			
OLIGOCHAETA g.sp.	12,1	0,092	9,5				9	0,01	25
MOLLUSCA									
POLYPLACOPHORA (Loricata)									
<i>Lepidochitona (Lepidochitona) cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	12,9	0,315	18,5	5	0,096	37	4	0,1	17
<i>Acanthochitona fascicularis</i> (Linnaeus, 1767)							9	0,5	31
BIVALVIA									
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarek, 1819	24,4	136,32	48,1	2640	9050,219	100	335	1270	90
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791), (<i>Brachyodontes lineatus v.pontica</i> (Mil.)+v.zernov. (Mil.))	5058	691,258	100	3314	593,917	92,6	11830	1700	100

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ostrea edulis</i> Linnaeus, 1758				1	2,5	7,4			
GASTROPODA									
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1778)	61,5	0,603	33,3	11	0,099	33,3	51	0,2	40
<i>Cerithiopsis minima</i> (Brusina, 1865)				4	0,014	18,5			
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu, 1803)				2	0,008	11,1			
<i>Chrysallida interstincta</i> (J. Adams, 1797)							1	0,001	3
<i>Cyclope donovani</i> (Risso, 1826)							1	0,2	6
<i>C. neritea</i> (Ostroumoff, 1893)							<1	0,03	3
<i>Gibbula adriatica</i> (Linnaeus, 1758) (<i>Gibbula euxinica</i> Andr.)	0,7	0,167	3,6	1	0,083	7,4	2	0,3	9
<i>Gibbula divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	37,7	7,55	7,4						
<i>Pseudopaludina leneumicra</i> (Bourguignat, 1876)				<1	0,023	3,7			
<i>Iravadia quadrasi</i> (O. Boettger, 1893)							<1	0,001	3
<i>Marshallora adversa</i> (Montagu, 1803)				9	0,049	22,5			
<i>Melarhaphe neritoides</i> (Linnaeus, 1758), (<i>Littorina neritoides</i> (L.))	135,9	9,4	44,4						
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)				<1	0,004	3,3			
<i>Odostomia eulimoides</i> (Hanley, 1844)				10	0,023	11,1	5	0,004	14
<i>Patella caerulea</i> Linnaeus, 1758, (<i>Patella pontica</i> Mil.)	14,8	115	14,8	6	11,747	29,6			
<i>Parthenina indistincta</i> (Montagu, 1808)							8	0,01	11
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)							<1	0,05	3
<i>Rissoa parva</i> (Da Costa, 1779)							11	0,06	11
<i>Rissoa splendida</i> (Eichwald, 1830)	491,5	11,624	59,2	13	0,316	29,6	93	0,5	37
<i>Setia turriculata</i> (Monterosato, 1884)				16	0,007	11,1			
<i>Tricolia pulus</i> (Linnaeus, 1758), (<i>Tricolia pontica</i> Mil.)	35,5	10,887	22	62	4,175	44,4	109	3	63
<i>Dotto coronata</i> (Gmelin, 1791)				3	0,006	11,1			
ARTHROPODA									
Acarina g.sp.							1	0,00004	6
PANTOPODA									
<i>Achelia echinata</i> Hodge, 1864							<1	0,001	3
<i>Tamystylum controstre</i> (Dohri, 1881)							53	0,02	49
CRUSTACEA									
Amphipoda									
<i>Amphithoe helleri</i> G. Karaman, 1975							16	0,01	26
<i>Amphithoe ramondi</i> Audouin, 1826, (<i>Amphithoe vaillanti</i> Lueas)	1369,5	0,544	47,8	599	0,4	88,9	345	0,2	89
<i>Amphithoe gammaroides</i> (Bate, 1856), (<i>Pleonexes gammaroides</i> Bate)	306,3	0,084	47,8						

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	4,5	0,002	4,5	24	0,034	40,7	72	0,03	54
<i>Apothale prevostii</i> (Milne-Edwards, 1830), (<i>Hyale nilssoni</i> Rathke)	918	1,921	81,8				63	0,06	29
<i>Atylus guttatus</i> (Costa, 1851)							4	0,002	3
<i>Atylus massiliensis</i> Bellan-Santini, 1975							3	0,001	9
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893, (<i>Biancolina cuniculus</i> (Stebb.))	32,7	0,006	13,6				2	0,001	6
<i>Caprella acanthifera ferax</i> (Czernjavski, 1868)	312	0,158	60				533	0,07	80
<i>Caprella danilevskii</i> Czernjavskii, 1868	610,8	0,198	64						
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	77,6	0,042	24						
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	108,4	0,064	28				19	0,004	17
<i>Caprella</i> sp.				632	0,3	92,6	6	0,001	11
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853), (<i>Grubia crassicornis</i> (A. Costa))	675,4	0,39	22,7						
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)							1	0,001	3
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)				16	0,014	25,9	125	0,06	77
<i>Echinogammarus olivii</i> (Milne-Edwards, 1830), (<i>Marinogammarus olivii</i> M.-Edwards)				17	0,034	25,9	3	0,002	6
<i>Erichthonius difformis</i> M.-Edwards, 1830	1485,4	0,516	27,2	75	0,1	48,2	30	0,006	29
<i>Gammarellus carcinatus</i> (Rathke, 1837)	470	3,34	27,2						
<i>Hyale perieri</i> (Lucas, 1846)				43	0,086	29,6	27	0,02	14
<i>Hyale pontica</i> (Rathke, 1837)	1377	2,882	81,8	1	0,001	11,1	47	0,04	49
<i>Hyale schmidtii</i> (Heller, 1866)				531	0,659	70,4	241	0,2	60
<i>Hyale</i> sp.							46	0,01	46
<i>Jassa ocia</i> (Bate, 1862)	125	0,047	27,2				91	0,02	40
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)				6	0,028	18,5	13	0,01	26
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853				7	0,004	11,1	97	0,03	49
<i>Microdeutopus</i> sp.							24	0,003	29
<i>Perioculodes longimanus longimanus</i> (Bate & Westwood, 1868)							1	0,001	3
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	11,4	0,002	18	3688	0,586	96,3	428	0,04	86
Decapoda									
<i>Athanas nitescens</i> Leach, 1814	4,2	0,126	10,5	87	0,757	63	6	0,1	17
<i>Brachynotus sexdentatus</i> Risso, 1827							1	0,01	3
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829), (<i>Diogenes varians</i> (Costa))	0,5	0,019	6	<1	0,006	3,7			
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	0,5	0,054	6						
<i>Eriphia verrucosa</i> (Forskål, 1775), (<i>Eriphia spinifrons</i> (Herbst.))	7,4	6,499	31,5	5	0,146	18,5			
<i>Eualus gaimardii gaimardii</i> (H. Milne Edwards, 1837 [in Milne Edwards, 1834-1840]), (<i>Hippolyte gracilis</i> (Hell.))	13,1	0,413	31,5						

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Hippolyte longirostris</i> (Czerniavsky, 1868)					0,023	14,8			
<i>Macropodia longirostris</i> (Fabricius, 1775), (<i>Macropodia aegyptia</i> (M.Edw.))	1	0,094	6						
<i>Macropodia rostrata</i> (Linnaeus, 1761)				<1	0,007	3,7			
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1793)	2,1	2,824	15	12	0,24	22,5	1	0,005	3
<i>Palaeon elegans</i> Rathke, 1837, (<i>Leander squilla</i> (L.))	7,9	5,11	10,5	3	0,032	14,8			
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1758)	1	0,042	6	42	6,377	74,1	30	1,6	60
<i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767), (<i>Porcellana longicornis</i> (Pen.))	4,2	0,061	15						
<i>Pisidia longimana</i> (Risso, 1815)				196	5,236	85,2	29	0,7	34
<i>Xantho hydrophilus</i> (Herbst, 1790)	2,1	2,294	10,5						
<i>Xantho poressa</i> (Olivi, 1792)				<1	0,083	3,7			
Tanaidacea (Anisopoda)									
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842), (<i>Paratanais savignyi</i> Krog.)	1	0,0005	5,2	35	0,015	55,6	43	0,01	37
Cumacea									
<i>Nannastacus euxinicus</i> Bacescu, 1951							1	0,001	6
<i>Cumella</i> (<i>Cumella</i>) <i>limicola</i> G.O.Sars, 1879				<1	0,001	3,7	1	0,001	9
Isopoda									
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800), (<i>Naesa bidentata</i> (Adams))	25,8	0,025	26,3	231	0,291	85,2	15	0,005	40
<i>Idotea balthica basteri</i> (Pallas, 1772), (<i>Idotea balthica</i> (Pallas))	83,1	0,368	42,1	2	0,008	11,1			
<i>Gnathia oxyuræ</i> (Lilljeborg, 1855)				3	0,002	7,4			
<i>Stenosoma acuminatum</i> Leach, 1814, (<i>Idotea acuminata</i> White)	20,5	0,049	21						
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1837)				9	0,047	29,6	3	0,005	17
<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)	7,9	0,011	21						
Mysidacea									
<i>Sirietta jaltensis</i> Czerniavsky, 1868				2	0,005	3,7			
<i>Leptomysis lingyura</i> (Sars G.O., 1866)				<1	0,001	3,7			
Cirripedia									
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854), (<i>Balanus improvisus</i> Darwin)	10	0,37	55,5	158	11,595	63	6	0,1	20
<i>Chthamalus stellatus</i> (Poli, 1791)	28	0,78	74						
CHIRONOMIDAE LAR., g.sp.	75,9	0,011	18				1	0,001	8
INSECTA LAR., g.sp.							1	0,004	8
BRYOZOA									
<i>Coporeum seurati</i> (Canu, 1928)					24,7	88,9			

в графе «Таксоны» указаны современные названия видов, рядом в скобках названия, которые приведены И. В. Шароновым (Ша-ронов, рукопись)

Результаты и обсуждение. В пробах 2009 – 2012 гг. обнаружено 87 видов гидробионтов. Наиболее полно представлены Crustacea – 35 видов (42,5 % общего количества видов), Polychaeta – 26 видов (31 %), Mollusca – 16 видов (18 %). Представители Hydrozoa, Nemertea, Turbellaria, Oligochaeta, Acarina, Insecta до вида не идентифицированы (табл. 1).

Среди Artropoda идентифицированы 38 видов, относящихся к 2 подтипам: Crustacea (35 видов), Chelicerata (Pantopoda – 2 вида и Acarina – 1). Класс Malacostraca представлен пятью отрядами: Amphipoda, Decapoda, Isopoda, Tanaidacea и Cumacea. В акватории бухты Львиной на глубине 1 м найден 1 экз. пантоподы *Achelia echinata*. Этот мелководный вид, обитающий на скалах, ранее только однажды найден В. Чернявским (Определитель, 1972) в районе Ялты.

Ранжированный ряд встречаемости представителей отрядов Malacostraca возглавляют Amphipoda (97 %), далее следуют Decapoda (65 %), Isopoda (43 %), Tanaidacea (37 %) и Cumacea (11 %). Мизиды в наших пробах не обнаружены. Наиболее многочисленным по количеству видов является отряд амфипод, на долю которого приходится 70 % отмеченных в исследуемом районе видов высших ракообразных. Виды бокоплавов, относящиеся к основным, – *A. ramondi* (встречаемость 89 %), *S. monoculoides* (86 %), *C. acanthifera ferox* (80 %), *H. schmidtii* (60 %) и *D. spinosa* (77 %), *A. bispinosa* (54 %). Видовой состав десятиногих раков в наших пробах не столь богат (пять видов). Высокой встречаемостью обладал лишь *P. hirtellus* – 60 %. Это, видимо, объясняется тем, что представители Decapoda очень подвижны и редко попадают в сборы, проводимые с помощью бентосных рамок. Дополнительную информацию об этих животных дали визуальные наблюдения, в результате которых список Decapoda можно пополнить семью видами: *Clibanarius erythropius* (Latreille, 1818), *Diogenes pugilator* Roux, 1828, *Eriphia verrucosa* Forscal, 1775, *Carcinus aetuarii* Nordo, 1847, *Liocarcinus vernalis* Risso, 1816, *Rhithropanopeus harrisii tridentatus* Maitland, 1874. Все идентифицированные виды ракообразных либо обитают преимущественно в зарослях макрофитов, либо населяют разные грунты.

Полихеты представлены в основном относительно крупными эррантными формами. Наибольшим количеством видов отличаются семейства Nereidae и Syllidae. Часто встречающимися и многочисленными были *N. zonata* (встречаемость – 91 %), *P. dumerilii* (77 %), *S. gracilis* (69 %), *S. prolifera* (51 %). К характерным видам (встречаемость – 25 – 50 %) можно отнести *E. sanguinea*, *H. reticulata*, *Ph. inornata*, *E. viridis*. Из видов, приуроченных к скальным субстратам, обнаружены *L. ninetta* и *S. triqueter*.

Группу руководящих видов возглавляют двустворчатые моллюски *M. lineatus* и *M. galloprovincialis* (встречаемость соответственно 100 и 90 %), к характерным относятся два вида гастропод – *B. reticulatum* (40 %) и *R. splendida* (37 %). Среди Mollusca интересно отметить представителей семейства Pyramidellidae – *Ch. interstincta*, *P. indistincta* и *O. eulimoides*. Это малоизученные виды, которые редко встречаются на других субстратах.

Впервые в акватории Карадагского природного заповедника отмечен недавний вселенец в Чёрное море – актиния *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848). В черноморском бассейне этот вид был обнаружен только в Одесском заливе и в некоторых карстовых пещерах в прибрежье западного Крыма (Гребельный, Ковтун, 2013).

Отмечены виды, занесённые в Красную книгу Украины (Червона книга України, 2009): *Eriphia verrucosa*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Pilumnus hirtellus* и *Xantho poressa*.

Макрозообентос скал Карадага богатый не только в качественном, но и в количественном отношении. Так, средняя численность макробентоса на исследованном полигоне в 2009 – 2012 гг. – 15848 ± 250 экз./м², а биомасса – 2991 ± 47 г/м². По численности и биомассе преобладали моллюски, их количественные показатели – 12459 экз./м² и 2975 г/м², что объясняется обилием представителей митилид (97 % численности и 99,8 % биомассы всех моллюсков). При этом на долю мидии приходилось 2,7 % численности и 42,7 % биомассы всех Mollusca, а на долю митилястера – соответственно 95 % и 57,1 %.

В исследованный период по всем количественным показателям на изученном полигоне доминировал митилястер, что позволяет выделить в обрастании скал Карадага в период 2009 – 2012 гг. сообщество митилястера.

Сравнение основных показателей сообщества скал для трёх периодов исследования. При сравнении наших данных с литературными нужно отметить, что в 1930-е годы обнаружено большее количество видов макрозообентоса (144), чем в 1970-е (96) и в настоящее время (92). Однако И.В.Шаронов (1952) для характеристики фауны биотопа скал дополнительно к количественным пробам использовал материалы ещё 141 качественной пробы. Помимо этого, часть проб отбирали круглогодично, к тому же качественные пробы отбирали на глубинах и более 2 м. Если же учитывать лишь данные количественных сборов, то в 1930-е годы обнаружено 62 вида макрозообентоса, в 1970-е – 89 и в настоящее время – 87 видов (не идентифицированные таксоны рассматривали как один вид). По-видимому, меньшее количество видов, обнаруженных в 1938 – 1940 гг., можно объяснить несовершенством применяемых в то время методик количественного сбора. Практически все виды, фигурирующие в списках последующих съёмок (И.А.Синегуба и нашей), указаны И.В.Шароновым в материалах качественных сборов (Шаронов, рукопись).

Таксономический состав макрозообентоса биотопа скал в 1976 – 1978 и 2009 – 2012 гг. был весьма сходным (рис. 1).

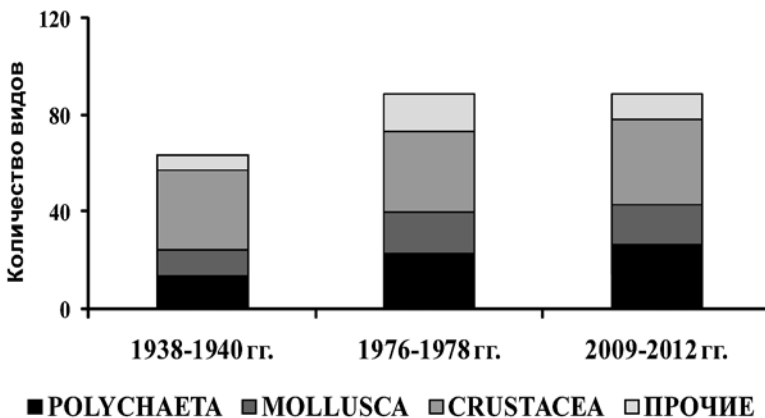


Рис. 1. Таксономический состав макрозообентоса на скалах Карадага в 1938 – 1940 гг., 1976 – 1978 гг. и 2009 – 2012 гг.

Предварительный анализ сравнимости фаун был проведён на основании индекса общности Чекановского-Сёренсена и индекса сходства Жаккара. Низкие значения этих индексов свидетельствуют о значительных различиях между сообществами в разные периоды исследований (табл. 2). Коэффициент общности видов для трёх сообществ составил 0,46.

Табл. 2. Матрица индексов сходства Жаккара (над **xxx**) и индексов общности Сёренсена (под **xxx**) для сообщества макробентоса скал Карадага в разные периоды исследований

	1938–1940 гг.	1976–1978 гг.	2009–2012 гг.
1938–1940 гг.	×	0,29	0,29
1976–1978 гг.	0,46	×	0,3
2009–2012 гг.	0,46	0,47	×

Так, на скальном субстрате акватории Карадага в период с 1930-х годов и до нашего времени обнаружено 59 видов Arthropoda. Качественный состав в 1930-е гг. представлен 33 видами, в 1970-е – 31, в 2009 – 2012 гг. – 36. Наиболее многочисленным является отряд амфипод, состав которого очень изменчив: из 27 выявленных видов только пять являются общими для всех периодов исследований (*A. ramondi*, *A. bispinosa*, *E. difformis*, *H. pontica* и *S. monoculoides*). Из 37 видов полихет, зарегистрированных на этом полигоне, только 6 видов – общие для трёх исследований (*H. reticulata*, *N. zonata*, *P. cultrifera*, *P. dumerilii*, *S. gracilis*, *S. prolifera*). Семь видов моллюсков (из 27) обнаружены в каждый период исследований (*M. galloprovincialis*, *M. lineatus*, *B. reticulatum*, *G. adriatica*, *R. splendida*, *T. pullus*, *L. cinerea*). Они, как правило, входят в группу руководящих или характерных видов. Наиболее изменчивым является состав группы редких видов, однако их количество оказалось достаточно постоянным во все периоды исследований. В целом по соотношению руководящих, характерных и редких видов структура сообщества 2009 – 2012 гг. более близка к таковой в 1938 – 1940 гг., чем в 1976 – 1978 гг. (рис. 2).

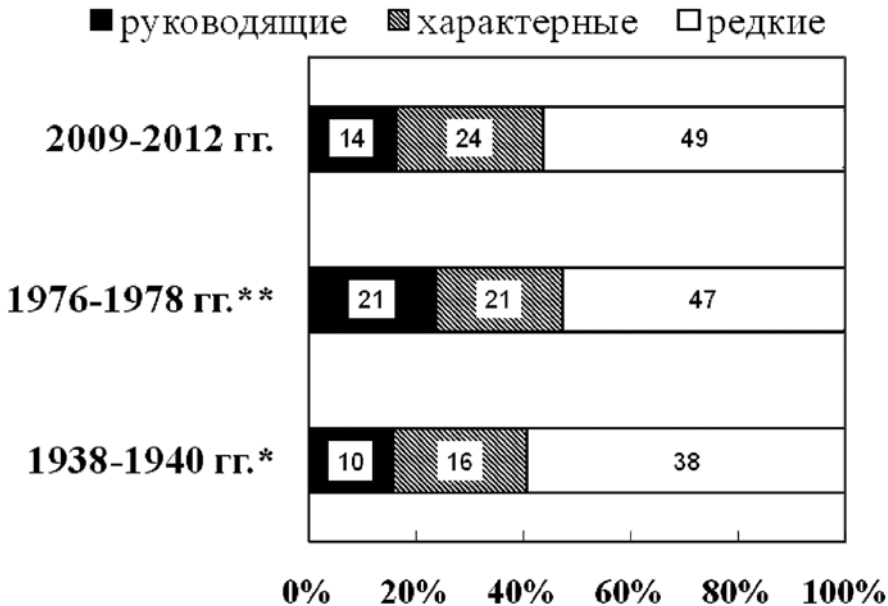


Рис. 2. Структура сравнительной встречаемости видов макробоентоса на скалах Карадага в 1938–1940 гг., 1976–1978 гг. и 2009–2012 гг. (* – по: Шаронов, 1952; ** – по: Синегуб, 2004)

При анализе количественного развития макробентоса в исследованные годы оказалось, что существенно отличались показатели средней биомассы бентоса, в то время как средняя численность оставалась на одном уровне (рис. 3).

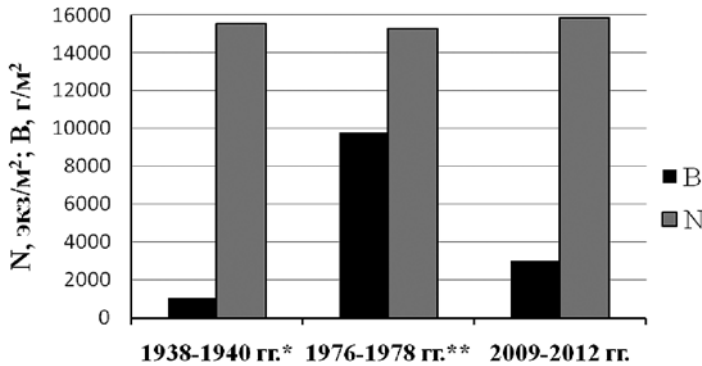


Рис. 3. Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, г/м²) макрозообентоса в сообществе скал Карадага в разные периоды исследования (* – по: Шаронов, 1952; ** – по: Синегуб, 2004)

Так, средняя численность бентоса в 2009 – 2012 гг. составила 15848 экз./м², биомасса 2991 г/м², в 1938 – 1940 гг. эти показатели были 15537 экз./м² и 1046,1 г/м², а в 1976 – 1978 гг. – 15289 экз./м² и 9761,5 г/м² соответственно. Таким образом, биомасса с конца 1940-х по 1970-е годы увеличилась более чем в 9 раз, а к 2012 г. уменьшилась в 3 раза по сравнению с 1976 – 1978 гг. По численности и биомассе во все сравниваемые периоды преобладали моллюски, а именно – митилиды. Биомасса митилястера в период с 1938 – 1940 гг. по 1976 – 1978 гг. изменялась в небольшом диапазоне (689 – 549 г/м²), а к 2009 – 2012 гг. увеличилась почти в 2,5 раза (1700 г/м²). Что касается биомассы мидий, то её колебания более существенны. По данным И. В. Шаронова (1952) средняя биомасса мидии была незначительна – 136 г/м², в 1976 – 1978 гг. она увеличилась в десятки раз (9050 г/м²), а максимальная достигала 15835,6 г/м² (Синегуб, 2004). И.В.Шаронов указывает, что *M. galloprovincialis* в 1938 – 1940 гг. «встречается в небольших количествах и сосредоточен в щелях скал или в густых зарослях *Cystoseira*, избегая открытых мест». В 1970 – 1980-х гг. скалы Карадага были покрыты сплошным покровом из мидий и на Золотых воротах их биомасса достигала 46 кг/м² (Зайка и др., 1990). В 2009 – 2012 гг. на Карадаге биомасса мидий составила в среднем 1270 г/м², уменьшившись по сравнению с предыдущим периодом в 7 раз (рис. 4).

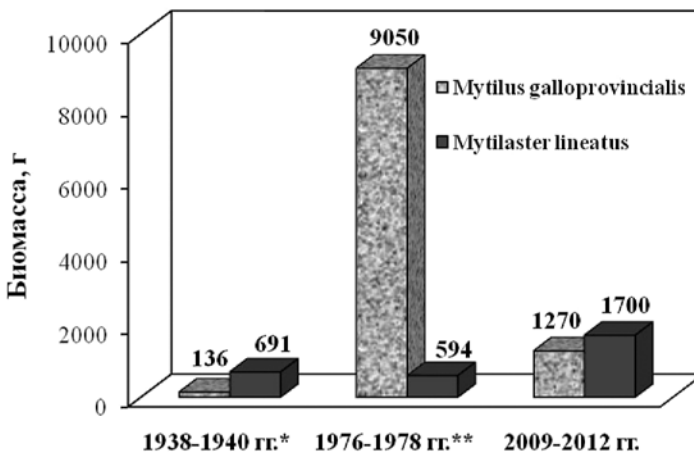


Рис. 4. Средняя биомасса *M. galloprovincialis* и *M. lineatus* в обрастаниях скал Карадага (г/м²) в разные периоды исследований (* – по: Шаронов, 1952; ** – по: Синегуб, 2004)

Низкие значения количественных показателей мидии в этом биотопе в последнее десятилетие, зафиксированные нами ранее (Ковалёва и др., 2012), теперь подтверждены на большем материале. Следовательно, на протяжении последних 70 лет в биотопе скал наблюдались значительные флуктуации обилия *M. galloprovincialis*, в отличие от *M. lineatus*, биомасса которого в течение этого периода колебалась в гораздо меньших пределах. Ранее было высказано предположение о том, что вспышка количественного развития скаловой мидии в 1970 – 1990 гг. была вызвана увеличением эвтрофикации и, соответственно, увеличением кормовой базы этого вида – фильтратора (Ковалёва и др., 2012).

Несмотря на то, что в разные периоды исследований зарегистрированы очень близкие значения средней плотности макробентоса, колебания численности представителей основных таксономических групп оказались значительными (рис. 5). В 2009 – 2012 гг. резко возросла численность моллюсков (в 2 раза по сравнению с предыдущими годами), что было обусловлено в основном увеличением плотности популяции митилястера. Средняя численность моллюсков в целом составляла 12462 экз./м², митилястера – 11830 экз./м².

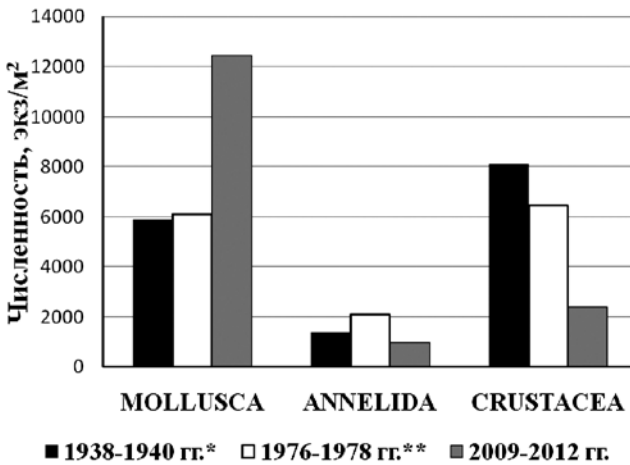


Рис. 5. Численность (экз./м²) представителей основных таксономических групп макрозообентоса в сообществе скал Карадага в разные периоды исследования (* – по: Шаронов, 1952; ** – по: Синегуб, 2004)

Численность полихет изменялась в небольших пределах: 1380 экз./м² в 1938 – 40 гг., 2078 экз./м² в 1976 – 78 гг. и 970 экз./м² в 2009 – 12 гг. Особенно заметно в этот период изменение обилия ракообразных. Их численность неуклонно уменьшалась с 8104 экз./м² в 1938 – 1940 гг. до 6431 экз./м² в 1976 – 1978 гг. и до 2373 экз./м² в 2009 – 2012 гг.

Представляет интерес проследить изменение количественных показателей видов, входивших в группу руководящих в сообществе 1938 – 1940 гг. И.В.Шаронов выделил группу основных видов комплекса скал, к которым, помимо 10 видов с встречаемостью более 50 %, добавил 2 вида с высокими показателями биомассы (мидия и морское блюдечко – пателла) и 2 вида – с высокой численностью (бокoplавы *A. ramondi* и *E. difformis*). Из десяти указанных руководящих видов в 1976 – 1978 гг. высокую встречаемость сохранили 7 видов, а в 2009 – 2012 гг. – 6 (табл. 3). Морское блюдечко *P. caerulea* отмечено в 1976 – 1978 гг., но его биомасса уменьшилась почти вдвое, а в 2009 – 2012 гг. вид не был обна-

ружен. Усоногий рак *Ch. stellatus* не зарегистрирован во время обеих последних съёмок. Важно отметить, что оба эти вида – хтамалус и пателла обитают исключительно возле уреза воды. Обитание в этом же биотопе характерно для брюхоногого моллюска *Melarhapha (Littorina) neritoides*. В 1938 – 1940 гг. его встречаемость на Карадаге была 44,4 %, численность – 136 экз./м², при последующих исследованиях этот вид не был обнаружен. Численность изоподы *Idotea balthica basteri* существенно снизилась в 1970-е годы по сравнению с первым исследованием (от 83 до 2 экз./м²). В наших пробах данный вид не обнаружен. Известно, что эта изопода предпочитает глубины до 1 м и обитает преимущественно у уреза воды (Маккавеева, 1979). Исчезновение видов – характерных обитателей самой верхней зоны сублиторали и даже супралиторали позволяет предположить, что именно в зоне уреза воды произошли наибольшие изменения условий существования для организмов макробентоса.

За прошедшие годы уменьшились встречаемость и численность гастроподы *R. splendida*, однако наибольшие изменения коснулись руководящих видов амфипод. По сравнению с 1930-ми годами на порядок снизилась численность *A. ramondi* (от 1369 до 345 экз./м²), *E. difformis* (от 1485 до 30 экз./м²), *H. pontica* (от 1377 до 47 экз./м²) и представителей рода *Caprella* (от 1142 – до 558 экз./м²). Данные виды являются постоянными компонентами цистозировых биоценозов, которые в течение последних десятилетий подвергаются значительной трансформации, а в ряде регионов черноморского шельфа полностью исчезли (Костенко и др., 2008). Аналогичное снижение численности *R. splendida* в последнее десятилетие наблюдали авторы, исследовавшие эпифитон цистозир (Киселёва и др., 2008; Макаров, 2007; Маккавеева, 1992).

Табл. 3. Сравнительная характеристика количественных показателей основных видов макрозообентоса скал Карадага в разные периоды времени: 1 – 1938 – 1940 гг. (Шаронов, 1952), 2 – 1976 – 1978 гг. (Синегуб, 2004), 3 – 2009 – 2012 гг.

Вид	Численность, экз./м ²			Биомасса, г/м ²			Встречаемость, %		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Nereis zonata</i>	1037	3314	618	1,2	4,8	6	83,5	100	91
<i>Platynereis dumerilii</i>	245	186	90	0,8	1,2	2	80,6	96,3	77
<i>Patella caerulea</i>	15	6	-	115	11,7	-	14,8	29,6	-
<i>Rissoa splendida</i>	492	13	93	11,6	0,3	0,5	59,2	29,6	37
<i>Mytilaster lineatus</i>	5057	3314	11830	688,8	593,9	1700	100	92,6	100
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	24	2640	335	136,3	9050,2	1270	48,1	100	90
<i>Amphibalanus improvisus</i>	10	158	6	0,4	11,6	0,1	55,5	63	20
<i>Chthamalus stellatus</i>	28	-	-	0,8	-	-	74	-	-
<i>Hyale pontica</i>	1377	1	47	2,9	0,1	0,04	81,8	11,1	49
<i>Apohyale prevostii</i>	918	-	63	1,9	-	0,06	81,8	-	29
<i>Ampithoe ramondi</i>	1369	599	345	0,5	0,4	0,2	47,8	88,9	89
<i>Erichthonius difformis</i>	1485	75	30	0,5	0,1	0,006	27,2	48,2	29
<i>Caprella</i> sp.	923	632	558	0,4	0,3	0,075	64	92,6	80

Бедным, по сравнению с прошлыми годами, оказался качественный состав декапод. Из 11 видов, обнаруженных в 1930-е и 1970-е годы, в современных пробах встретились лишь пять. Причём это были мелкие по размерам раки, крупные формы отсутствовали. Возросли показатели встречаемости и численности ранее редкого мелкого краба *P. hirtellus*. Этот вид населяет и, что важно, размножается преимущественно в зарослях филлофоры, в последние годы замещающей сообщество *Cystoseira* на небольших глубинах в акватории Карадага (Терентьев, 2002; Костенко и др., 2008). Возросли также встречаемость и численность ред-

ких в 1930-е годы ракообразных *A. bispinosa* и *L. savignyi*, являющихся обычными обитателями на бурых и красных водорослях и предпочитающих селиться на филлофоре (Маккавеева, 1979).

Трофическая структура сообщества в разные периоды исследований также отличается (табл. 4).

Табл. 4. Количественные показатели трофических групп в сообществе обрастаний скал Карадага в разные периоды исследования (* – по: Шаронов, 1952; ** – по: Синегуб, 2004): А – количество таксонов, N – численность, экз./м², В – биомасса, г/м²

Трофические группы	1938 – 1940 гг.*			1976 – 1978 гг.**			2009 – 2012 гг.		
	А	N	В	А	N	В	А	N	В
Сестонофаги	4	5104	854,58	11	6083	9685,7	8	12229	2970,1
Детритофаги	3	1039	1,23	7	3757	0,664	13	680	0,1
Фитофаги	13	4460	160,98	16	1551	17,957	18	817	4,9
Плотоядные	3	41	0,08	12	127	0,4	8	58	3,4
Эврифаги	27	3990	23,81	28	2988	31,589	17	1544	11,9
Прочие	13	842	2,53	10	104	24,887	23	520	1,1

В связи с преобладанием по биомассе митилид во все годы доминировали сестонофаги, однако в 1938 – 1940 гг. их доля среди всех трофических групп была несколько меньше (81,8 %), чем в последующие годы (99,2 – 99,3 %). При практически одинаковой средней плотности организмов во все периоды исследований средняя численность представителей разных трофических группировок в разные годы была различной (рис. 6).

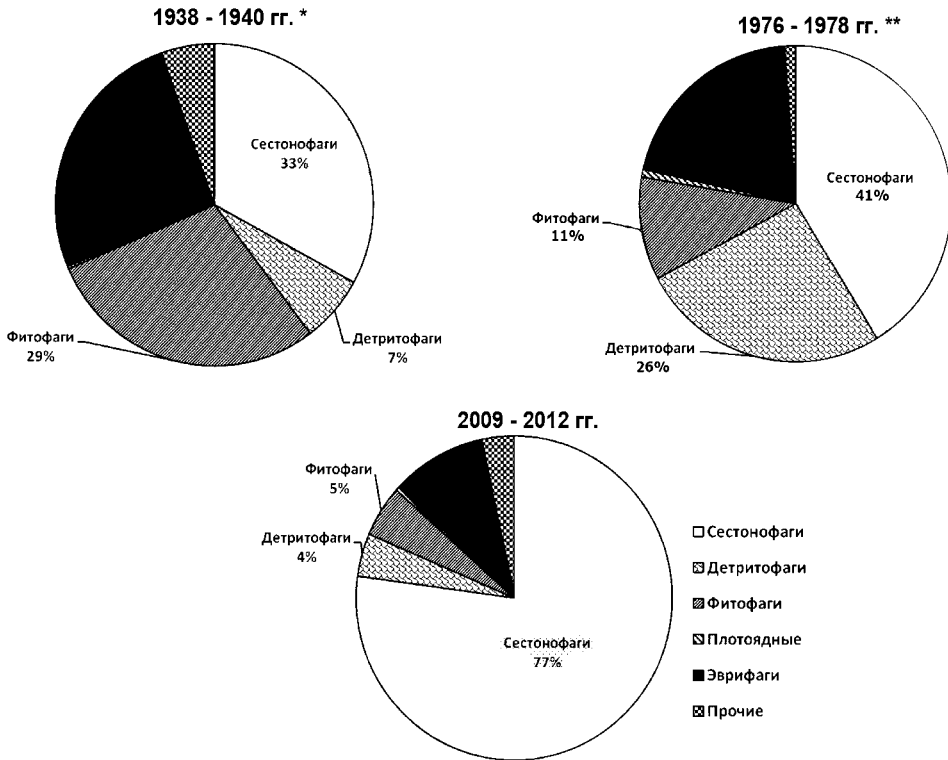


Рис. 6. Соотношение численности разных трофических групп в сообществе скал Карадага в разные периоды исследования (* – по: Шаронов, 1952; ** – по: Синегуб, 2004)

Доля доминирующей группы – сестонофагов – увеличилась с 33 % в 1938 – 1940 гг. до 41 % в 1976 – 1978 гг., и до 77 % – в 2009 – 2012 гг. При этом количество фитофагов неуклонно уменьшалось, составляя соответственно 29, 11 и 5 % общей численности сообщества. Представляет интерес резкое увеличение доли детритофагов в 1976 – 1978 гг. (26 %), по сравнению с 1938 – 1940 гг. (7 %), а затем уменьшение её до 4 % в 2009 – 2012 гг. Возможно, это было обусловлено чрезвычайно мощным развитием мидий в верхней сублиторали района Карадага в 1970 – 1980-е годы. Известно, что мидии в процессе жизнедеятельности производят большое количество фекалий, а при увеличении количества взвеси в воде, и псевдофекалий. И те, и другие в свою очередь являются пищей для многих мелких детритофагов (Заика и др., 1990). Снижение роли фитофагов в сообществе скал может быть связано с деградацией цистозировых фитоценозов на малых глубинах (1 – 2 м) и трансформацией их в фитоценозы с содоминированием бурых многолетников с зелёными и красными мезосапробными водорослями (Костенко и др., 2008).

Разнообразие сообществ изучали с помощью индексов биоразнообразия. Так как предварительный анализ выявил резкое доминирование одного вида в 2000-е годы, были проанализированы индексы доминирования (рис. 7), с использованием индекса Симпсона (D), который отражает концентрацию доминирования и измеряется от 0 до 1. В 1938 – 1940 гг. его показатель составил – 0,14, в 1976 – 1978 гг. – 0,16, а в 2009 – 2012 гг. – 0,5.

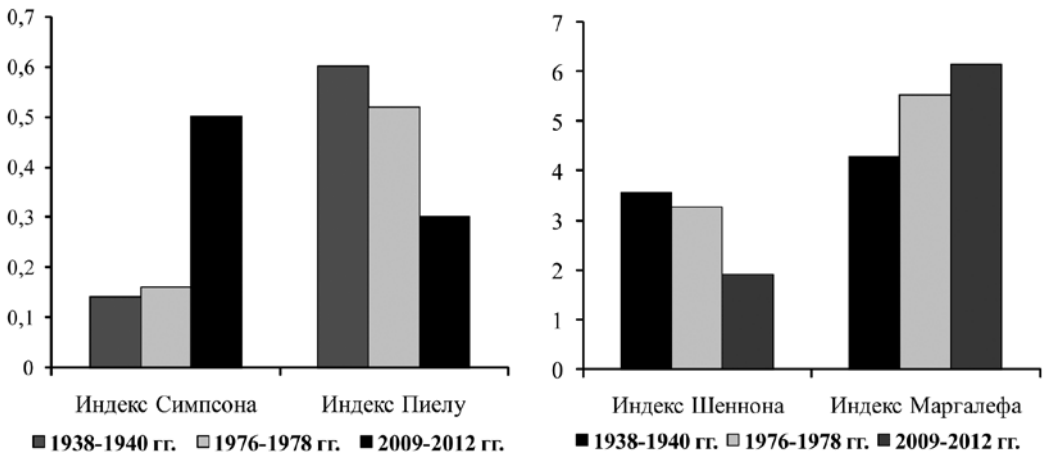


Рис. 7. Индексы доминирования Симпсона, выравненности Пиелу, разнообразия Шеннона и видового богатства Маргалефа в сообществах скал Карадага в сравниваемые периоды

Оказалось, что в 2000-е годы уровень доминирования выше, чем в предыдущие годы, а следовательно, меньше разнообразие (1–D). Разнообразие также анализировали по индексу Шеннона, придающему больший вес редким видам. В 1938 – 1940 гг. этот индекс равнялся 3,57, в 1976 – 1978 гг. – 3,3, а в 2009 – 2012 гг. – 1,9. Иными словами, разнообразие сообщества в эти периоды исследований постоянно снижалось. Выравненность считали с помощью индекса Пиелу. Чем ближе его значение к единице, тем выше этот показатель для сообщества. Выравненность также снижалась от 0,6 в 1938 – 1940 гг. до 0,52 в 1970-е и до 0,3 в 2000-е годы. Индекс Маргалефа, однако, был наиболее высоким в 2009 – 2012 гг. Этот индекс отражает биоразнообразие относительно видового богатства, а так как количество видов в количественных материалах в 1938 – 1940 гг. было ниже, чем в другие годы, то и значение данного индекса для этого периода самое низ-

кое. По результатам применённого индексного подхода можно констатировать, что разнообразие и выравненность сообщества скал постоянно уменьшались с 1938 – 1940 гг. до 2009 – 2012 гг., а уровень доминирования в нём повышался.

Для оценки выравненности видов построили также график доминирования – разнообразия макрозообентоса по его численности (рис. 8). В 1938–1940 гг. доминирует один вид – *M. lineatus* (39 % общей численности), содоминантами являются три вида ракообразных – *E. difformis*, *A. vaillanti*, *H. pontica* (по 11%). В 1976 – 1978 гг. среди представителей макрозообентоса скал можно выделить три вида заметно доминирующих по численности: амфипода – *S. monoculoides* (24% общей численности), а также два вида двустворчатых моллюсков – *M. lineatus* (21%) и *M. galloprovincialis* (17%) (Синегуб, 2004). В 2009 – 2012 гг. явно преобладал один вид – *M. lineatus* (75%). Остальные существенно уступают ему по обилию (на графике кривая резко падает, а затем выравнивается). Выравненность видов в целом низкая, а доминирование, соответственно, высокое. Протяжённость кривых доминирования – разнообразия для сообщества во все исследуемые периоды относительно велика, что говорит о большом количестве видов в составе сообщества. Однако присутствие нескольких видов-доминантов в 1938 – 1940 гг. и особенно в 1976 – 1978 гг. делает кривые для сообщества в эти годы более выравненными, чем у сообщества в 2009 – 2012 гг.

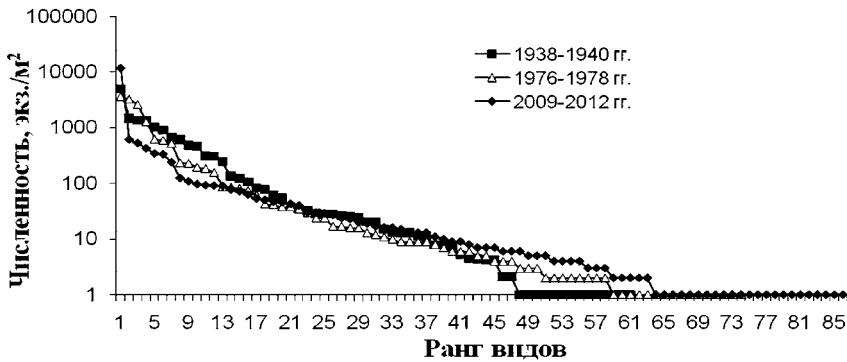


Рис. 8. Кривые рангового распределения видов макрозообентоса на скалах Карадага в разные годы исследований

Чем выше проходит кривая и чем более она уплощена, тем больше при данном числе видов общее разнообразие. В стрессовых ситуациях независимо от того, вызваны ли они естественными причинами или антропогенным воздействием, кривая становится более вогнутой. Отсюда мы можем заключить, что в 2009 – 2012 гг. сообщество на скалах находилось в менее благоприятных условиях, чем в предыдущие годы.

Для определения изменений, произошедших в биотопе под влиянием внешних воздействий, нами построены К-доминантные кривые пропорций численности и биомассы каждого вида в биотопе для всех периодов исследований (рис. 9).

По взаимному расположению этих кривых можно сделать выводы о наличии изменений во взаимоотношении К- и г-стратегов в сообществе. Графически наличие доминирующих К-стратегов (видов с относительно большой биомассой) в сообществе проявляется в том, что кривая биомассы располагается выше кривой численности. В первые два периода в сообществе не наблюдалось преобладания г-стратегов. Расположение графиков К-доминирования в эти периоды соответствует классической картине чистого биотопа. Однако расположение графиков в

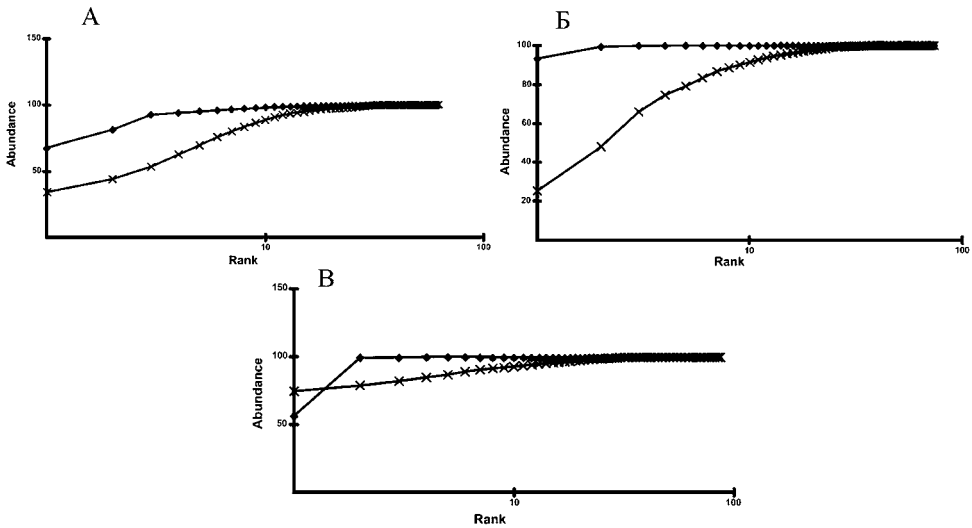


Рис. 9. Кривые К-доминирования численности (обозначено крестиком) и биомассы (обозначено ромбом) для сообщества скал в 1938–1940 гг. (А), 1976–1978 гг. (Б) и 2009–2012 гг. (В)

2009–2012 гг. соответствует переходным условиям, а в биотопе наблюдается состояние, характерное для среднего уровня загрязнения (Warwick, 1986). Можно предположить, что в это время в целом ухудшились условия обитания сообщества.

Заключение. В биотопе скал Карадага на глубине 0–2 м в 2009–2012 гг. обнаружено 87 видов гидробионтов (ракообразных – 35 видов, многощетинковых червей – 26, моллюсков – 16 и 10 таксонов других групп). Впервые в акватории Карадагского природного заповедника найдена актиния *Sagartia elegans* – недавний вселенец в Чёрное море. Из видов, занесённых в Красную книгу Украины, отмечены: *Eriphia verrucosa*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Pilumnus hirtellus* и *Xantho poressa*. Средняя численность макрозообентоса в пределах изученного биотопа – 15848 ± 250 экз./м², биомасса – 2991 ± 47 г/м². В исследованный период по всем количественным показателям на полигоне доминировал *Mytilaster lineatus* (75% общей численности, 56,8% – биомассы), что позволяет выделить в обрастающей скал Карадага в период 2009–2012 гг. сообщество митилястера.

Сравнительный анализ развития макрозообентоса на скалах Карадага в периоды 1938–1940 гг., 1976–1978 гг. и 2009–2012 гг. показал следующее.

1. Показатели средней биомассы бентоса в исследованные годы существенно отличались, в то время как общая численность оставалась на одном уровне. Средняя биомасса сообщества – 1046,1 г/м² в 1938–1940 гг., 9761,5 г/м² – в 1976–1978 гг. и 2991 г/м² – в 2009–2012 гг. Увеличение биомассы в 1976–1978 гг. было обусловлено вспышкой количественного развития скаловой мидии *Mytilus galloprovincialis*, предполагаемая причина которой – реакция на увеличение общего уровня эвтрофирования вод в это время.
2. В первый и последний периоды исследований в биотопе скал отмечено сообщество с преобладанием по биомассе *M. lineatus*, во второй период абсолютным доминантом была *M. galloprovincialis*.
3. В разные периоды исследований зарегистрированы очень близкие значения средней плотности макрозообентоса в целом, тогда как колебания численности основных таксономических групп были значительными. Численность ракообразных в этот период неуклонно уменьшалась с 8104 экз./м² в 1938–1940 гг. до 6431 экз./м² в 1976–1978 гг. и до 2373 экз./м² в 2009–2012 гг. По сравнению с 1930-ми годами в 2009–2012 гг. на порядок снизилась численность *Ampithoe*

ramondi, *Erichthonius difformis*, *Hyale pontica* и представителей рода *Caprella*. 4. Отмечено исчезновение ряда видов – характерных обитателей самой верхней зоны сублиторали и даже супралиторали. Это – морское блюдечко *Patella caerulea*, усконогий рак *Chthamalus stellatus*, брюхоногий моллюск *Melarhappe (Littorina) neritoides*, изопода *Idotea balthica basteri*. Данный факт позволяет предположить, что именно в зоне уреза воды произошли наиболее сильные изменения условий существования для организмов макробентоса. 5. Трофическая структура сообщества в разные периоды исследований также отличалась. Доля доминирующей группы – сестонофагов – увеличилась, а фитофагов уменьшалась. Снижение роли фитофагов в сообществе скал может быть связано с деградацией цистозировых фитоценозов на малых глубинах и трансформацией их в фитоценозы бурых многолетников с зелёными и красными водорослями. Именно с этим, вероятно, связано упомянутое снижение численности амфипод *A. ramondi*, *E. difformis*, *H. pontica* и представителей рода *Caprella*. В 2009 – 2012 гг. возросли показатели встречаемости и численности ранее редкого мелкого краба *Pilumnus hirtellus*, населяющего и, особенно, размножающегося преимущественно в зарослях филлофоры, а также ракообразных *Apherusa bispinosa* и *Leptochelia savignyi*, обычных видов на бурых и красных водорослях, предпочитающих селиться на филлофоре. Резкое увеличение доли детритофагов в 1976 – 1978 гг. (26 %), по сравнению с 1938 – 1940 гг. (7 %), а затем уменьшение её до 4 % в 2009 – 2012 гг., возможно, обусловлено мощным развитием мидий в верхней сублиторали района Карадага в 1970 – 1980 годах. 6. Разнообразие и выравненность сообщества скал района Карадага неуклонно снижались с 1938 – 1940 гг. до 2009 – 2012 гг., а уровень доминирования повышался. В 2009 – 2012 гг. сообщество на скалах находилось в менее благоприятных условиях, чем в предыдущие годы. Это же подтверждается анализом К-доминирования. Расположение графиков в первые два периода соответствует классической картине чистого биотопа, а в 2009 – 2012 гг. – условиям, когда в биотопе наблюдается состояние, характерное для среднего уровня загрязнения.

Таким образом, происходившая в течение последних семидесяти лет трансформация сообщества макрозообентоса скал акватории Карадага сопровождалась перестройкой видовой и трофической структуры, снижением уровня разнообразия, исчезновением ряда видов, уменьшением численности фитофильных видов, в особенности, ракообразных. Наибольшие изменения произошли в комплексе видов макрозообентоса, обитающем в зоне уреза воды.

Благодарности. Авторы благодарны В.А.Тимофееву и Т.П.Гетьману за помощь в сборе материала. Отдельно выражаем искреннюю признательность директору КаПриЗ А.Л.Морозовой и учёному секретарю Н.С.Костенко за помощь в организации работ и консультации, заведующей библиотекой КаПриЗ В.Ю.Лапченко за систематизацию рукописного отдела библиотеки и помощь в отыскании нужных нам материалов, а также всем сотрудникам биостанции, сохранившим архивные материалы довоенных бентосных съёмок на Карадаге с 1941 г. до наших дней.

Литература

Воробьёв В.П. Бентос Азовского моря // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – Симферополь: Крымиздат. – 1949. – Вып. 13. – С. 5 – 195.

Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1990. – 208 с.

Гребельный С.Д., Ковтун О.А. Новая для фауны Чёрного моря актиния *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) (Anthozoa: Sagartiidae), способная к клональному размножению // Биология моря. – 2013. – 39, № 1. – С. 17 – 23.

Грезе И.И. Амфиподы Чёрного моря и их биология. – К.: Наук. думка, 1977. – 156 с.

Киселёва М.И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1981. – 163 с.

Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. – Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2004. – 409 с.

Киселёва Г.А., Коновалов В., Куликова О., Атамановская М. Моллюски и полихеты в зарослях водорослей Карадагского природного заповедника // *Летопись природы*, Т. XXIII. 2006 год. – Симферополь: Н. Орианда, 2008. – С. 228 – 229.

Ковалёва М.А., Болтачёва Н.А., Костенко Н.С. Многолетняя динамика состояния поселений Mutilidae на скалах Карадага // *Мор. экол. журнал.* – 2012. – 11, № 2. – С. 39 – 44.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецкий А.А. Тенденции многолетних изменений фитocenozов «цистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Чёрное море) // *Мор. экол. журнал.* – 2008. – 7, № 3. – С. 25 – 36.

Макаров М.В. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) в эпифитоне и перифитоне акватории Карадагского природного заповедника: современное состояние и многолетние изменения // *Мат. межд. конф. Биология XXI столетия: теория, практика, викладання* (1 – 4 квітня 2007 р., Черкаси, Україна) – К.: Фітосоціоцентр, 2007. – С. 155 – 157.

Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1979. – 229 с.

Маккавеева Е.Б. Многолетние изменения эпифитона в районе Карадага // *Заика В.Е., Киселёва М.И., Михайлова Т.В. и др.* Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1992. – С. 83 – 84.

Одум Ю. Экология – М.: Мир, 1986. – 376 с.

Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / под. ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. – К.: Наукова думка, 1972. – Т. 3: свободноживущие беспозвоночные (членистоногие, кроме ракообразных, моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные и хордовые). – 339 с.

Сёмкин Б.И., Горшков М.В. Об оценке сходства и различия в серии флористических и фитоценологических описаний // *Комаровские чтения.* – 2010. – Вып. LVII. – С. 203 – 220.

Синегуб И.А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага // *Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 2.* – Симферополь: СО-НАТ. – 2004. – С. 121 – 133.

Терентьев А.С. Распределение крабов *Pilumnus hitrellus* (Decapoda, Xanthidae) на малом филлофорном поле в Каркинитском заливе Чёрного моря // *Vestnik zoologii.* – 2002. – 36, № 5. – С. 69 – 72.

Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І.А.Акімова – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.

Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. – К.: Наукова думка, 1983. – 176 с.

Шаронов И. В. Фауна скал и каменистых россыпей у Карадага // *Труды Карадагской биологической станции* – 1952. – Вып. 12. – С. 68 – 77.

Шаронов И.В. Население скал и каменистых россыпей открытых берегов Чёрного моря у Карадага // *Библиотека Карадагской биологической станции.* – Рукопись. – 24 с.

Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // *Mar. Biol.* – 1986. – 92 – P. 557 – 562.

Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities // *Science.* – 1965. – 147. – P. 250 – 260.

Macrofauna on the rocks long-term changes in the upper subtidal zone of Karadag (the Black Sea). N.A.Boltachova, M.A.Kovaleva, M.V.Makarov, L.V.Bondarenko. The data of the investigations of the qualitative and quantitative composition of the macrofauna during the period 2009 – 2012 for the Karadag (south-east coast of Crimea, Black Sea) are presented. The comparative analysis for the development of macrozoobenthos in this biotope for the period of 1938 – 1940, 1976 – 1978 and 2009 – 2012 has been made. We found, that during past period (70 years) the community of macrozoobenthos on the rocks of Karadag transformed significantly. The changes in species and trophic structure, decline in biodiversity, extinction of species, reduction in the number of phytophilic species, especially crustaceans, were documented. Significant changes in the complex of macrozoobenthos species inhabiting the area of the water's edge were found. Following our hypothesis, the reason for these changes may lay in the transformation for phytocenoses macrophytes in the biotope of rocks and increase the level of environmental pollution.

Key words: Community of rocks, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus*, Long-term changes, Biodiversity, the Black Sea, Karadag.

Н.К. Ревков¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Н.А. Болтачёва¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.,
И.П. Бондарев¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Л.В. Бондаренко¹, мл. науч. сотр.,
В.А. Тимофеев¹, канд. биол. наук, науч. сотр.

СОСТОЯНИЕ ЗООРЕСУРСОВ БЕНТАЛИ ГЛУБОКОВОДНОЙ ЗОНЫ ШЕЛЬФА КРЫМА ПОСЛЕ КРИЗИСА ЧЕРНОМОРСКОЙ ЭКОСИСТЕМЫ ВТОРОЙ ПОЛОВИНЫ XX ВЕКА (ПО ДАННЫМ ЭКСПЕДИЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ 2010 г. на НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ»)

В результате исследований макрозообентоса (М) у берегов Крыма, выполненных в 64 и 68 рейсах НИС «Профессор Водяницкий» в 2010 г., в диапазоне глубин 22 – 123 м зарегистрировано 120 видов М при средней встречаемости 20 ± 2 видов на станцию. Выделено два фаунистических комплекса зообентоса, соответствующих известным поясам бентали черноморского шельфа – мидии (22 – 58) и фазеолины (70 – 98 м). В зоне мидиевых илов отмечено снижение биомассы М с 640 – 671 (1960 – 1970 и 1980 – 2001 гг.) до $105 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (2010 г.). Одной из составляющих данного процесса является уменьшение среднепопуляционной массы мидии с ~ 6 (1970 – 1980-е гг.) до ~ 3 (1990-е гг.) и менее $1 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1}$ (2000 – 2010-е гг.). В зоне фазеолиновых илов средние значения количественных показателей М по биомассе в 2010 г. выше аналогичных параметров 1982 – 1999 гг. и приблизительно соответствуют таковым 1960 – 1970-х гг. Данные количественного развития М на глубине более 70 м, как и размерной структуры поселений руководящего вида комплекса фазеолины, свидетельствуют об относительно стабильных условиях развития донной фауны глубоководной части шельфа Крыма в первое десятилетие XXI века. Отмечено относительно слабое, в сравнении с другими черноморскими акваториями, освоение шельфовой зоны Крыма недавним черноморским вселенцем *Anadara kagoshimensis*.

Ключевые слова: макрозообентос, *Mytilus galloprovincialis*, *Modiolula phaseolina*, *Anadara kagoshimensis*, многолетние изменения, шельф Крыма, Чёрное море

В последние десятилетия XX века в бассейне Черного моря наблюдалось ухудшение экологической ситуации (Alexandrov, Zaitsev, 1998; Black Sea... 1998; Zaitsev, Mamaev, 1997), определившее существенные изменения структуры его биологических ресурсов. На обширных (северо-западный район моря) и локальных (побережье Крыма) участках шельфовой зоны отмечались процессы трансформации донных сообществ, сокращения их видового богатства, изменения структурно-популяционных характеристик и рост морфологических аномалий отдельных видов бентоса (Заика, 1990; Заика, Сергеева, 2001; Золотарев, 1994; Киселева и др., 1997; Макаров, Костылев, 2002; Маккавеева, 1992; Миرون и др., 2003; Петров, Заика, 1993; Повчун, 1992; Ревков и др., 1992, 1999а, 1999б; Сергеева, 1992; Alexandrov, Zaitsev, 1998; Bronfman et al., 1994 и др.). Всё это не могло не вызывать обоснованных опасений относительно перспектив изменения экосистемы бентали и диктовало необходимость более детального изучения и контроля динамики происходящих процессов. Однако на рубеже веков и в первое десятилетие XXI века в силу объективных причин экономического характера экспедиционные исследования северных участков черноморского шельфа с глубинами более 50 м резко сократились. Отсутствие регулярных данных грозило утратой контроля за состоянием глубоководной донной фауны региона и невозможностью оценки тенденций её развития в непростой для черноморской экосистемы период. Особое место среди работ этого периода занимает экспедиция 1999 г. (53 рейс НИС «Профессор Водяницкий»), по результатам которой был сделан вывод об относительно благополучном состоянии донных

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

экосистем у берегов Крыма; их существенной перестройки и тем более деградации обнаружено не было (Кирюхина, Губасарян, 2000; Ревков и др., 2002). Эти выводы соответствовали данным последних лет, всё более указывавшим на улучшение экологической ситуации в бассейне Чёрного моря (Oguz et al., 2008; Заика, 2011).

Фактическое возобновление наблюдений за состоянием бентоса глубоководного участка шельфа Крыма было осуществлено после 11-летнего перерыва в 64 и 68 экспедиционных рейсах НИС «Профессор Водяницкий» только в 2010 г. Их целью являлась мониторинговая комплексная оценка состояния пелагической и донной экосистем северного участка Чёрного моря. В данной работе представлены основные результаты этих экспедиций, полученные в ходе исследования бентоса глубоководной зоны шельфа Крыма.

Материал и методы. Материал собран в 64 (июль 2010 г.) и 68 (ноябрь 2010 г.) рейсах НИС «Профессор Водяницкий» с использованием дночерпателя «Океан 50» ($S = 0,25 \text{ м}^2$) на 28 станциях в диапазоне глубин 22 – 123 м (рис. 1, табл. 1). На каждой станции отбирали по 1 – 3 дночерпательные пробы. Их промывку вели через систему сит с минимальным диаметром ячеей фильтрации 1 мм. Фиксация материала выполнена в 4 % нейтрализованном формалине.

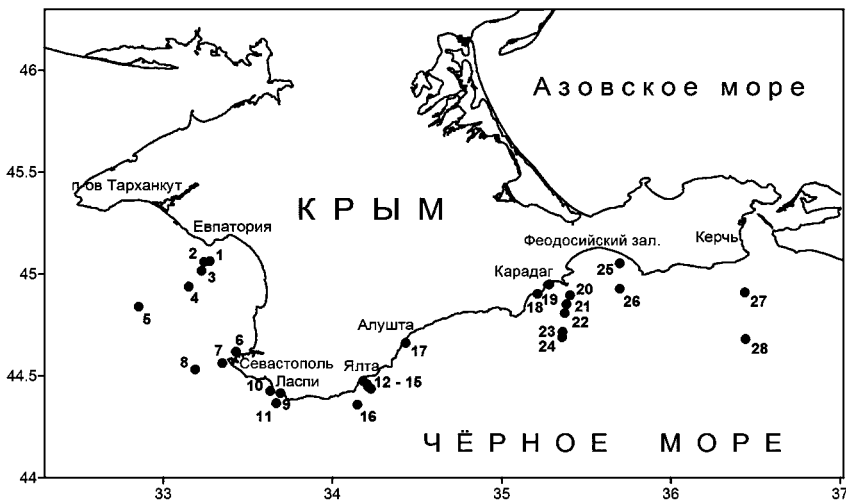


Рис. 1. Карта-схема станций, выполненных в 64 и 68 рейсах НИС «Профессор Водяницкий» у берегов Крыма

Fig. 1. Location of the benthic stations completed during expeditions 64 and 68 of R/V "Professor Vodyanitsky" near the Crimean shores

При описании количественного развития донной фауны использованы параметры численности, биомассы, индекса функционального обилия (ИФО) и индекса плотности (ИП) видов в выражениях:

$$\text{ИП} = \text{ИФО} \times p,$$

$$\text{ИФО} = N_i^{0.25} \times V_i^{0.75} \text{ (Мальцев, 1990),}$$

где: N_i и V_i – соответственно численность (экз. $\cdot \text{м}^{-2}$) и сырая биомасса ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$) таксона i ; p – встречаемость таксона i (от 0 до 1) в соответствующем биоценоотическом комплексе.

Двустворчатых моллюсков взвешивали после удаления из мантийной полости фиксирующего раствора. Измерение раковин двустворчатых моллюсков выполнено штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

Табл. 1. Реестр бентосных станций, выполненных в 64 и 68 рейсах
 НИС «Профессор Водяницкий» у берегов Крыма
 Table 1. Registry of benthic stations 64 and 68
 RV “Professor. Vodyanitsky” expeditions off the Crimea coast

Район	№ станции	Код станции*	Широта	Долгота	Глубина, м
Евпатория	1	64/16	45,06390°	33,27570°	30
	2	64/16b	45,06020°	33,24080°	46
	3	64/15	45,01640°	33,22650°	70
	4	64/14	44,93850°	33,15040°	93
	5	68/31	44,83947°	32,85600°	123
Севастополь	6	68/47	44,61941°	33,42868°	65
	7	64/10	44,56370°	33,34870°	87
	8	64/12	44,53110°	33,18950°	121
Ласпи	9	68/33	44,41463°	33,69413°	45
	10	64/9a	44,42598°	33,63260°	84
	11	64/8	44,36640°	33,66810°	86
Ялта	12	68/34	44,47434°	34,18147°	55
	13	64/7a	44,45920°	34,20450°	84
	14	64/7b	44,44640°	34,21140°	88
	15	64/6	44,43650°	34,22710°	93
	16	68/35	44,35925°	34,14737°	118
Алушта	17	68/44	44,66090°	34,43225°	42
Карадаг	18	68/39	44,90333°	35,21072°	22
	19	68/38	44,94794°	35,28213°	24
	20	64/1	44,89625°	35,40385°	48
	21	68/37	44,85270°	35,38371°	58
	22	64/2	44,80835°	35,37180°	72
	23	64/3	44,71700°	35,35980°	91
	24	68/36	44,68911°	35,35781°	98
	25	68/40	45,05336°	35,69653°	22
Феодосийский залив	26	68/41	44,92727°	35,69704°	34
	27	68/42	44,90993°	36,43627°	42
Керченское предпроливье	28	68/43	44,68100°	36,44062°	79

Примечание: * над чертой – номер рейса, под чертой – номер станции по судовому бентосному журналу

Note: * above the line – the expedition number, below the line – the station number on the ship’s log of benthic

При оценке структурной организации макрозообентоса использованы алгоритмы многомерной статистики. Обработка данных выполнена в пакете программ PRIMER (Cluster, MDS, SIMPER) (Bray, Curtis, 1957; Clarke, 1993; Clarke, Gorley, 2001). Выделение биоценологических комплексов (фаунистическая классификация) выполнено на основе трансформированной (присутствие/отсутствие видов) матрицы данных по станциям. В качестве меры сходства станций использована статистика Брэя-Куртиса. Определение руководящих видов выделенных пространственных группировок бентоса (комплексов) производилось на основе их вклада (по нетрансформированным значениям ИФО) во внутрикомплексное сходство. При обращении к более ранним (до 2010 г.) периодам исследования макрозообентоса у берегов Крыма использованы первичные материалы из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ РАН.

Результаты и обсуждение. Качественный состав. Из 574 видов макрозообентоса, обитающих у берегов Крыма (Revkov et al., 2008), в ходе выполненных исследований зарегистрировано 120. Наиболее многочисленны представители

Annelida – 42 вида, Arthropoda – 29, Mollusca – 30 (из них Bivalvia – 17, Gastropoda – 12, Loricata – 1 вид) и сборная группа прочих видов Varia (представители Porifera, Cnidaria, Nemertea, Bryozoa, Phoronida, Echinodermata и Chordata) ~ 19 видов (таксономические группы Oligochaeta, Porifera и Nemertea до вида не идентифицированы) (табл. 2). На отдельных станциях обнаружено от 6 (123 м, р-н Евпатории) до 44 видов (45 м, р-н Ласпи) при средней встречаемости 20 ± 2 вида на станции. Кроме этого, в пробах отмечено присутствие свежих пустых раковин Bivalvia – *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758), *Thracia papyracea* (Poli, 1791), *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789), *Kurtiella bidentata* (Montagu, 1803) и *Tellina donacina* Linnaeus, 1758; Gastropoda – *Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758), *Gibbula adriatica* (Philippi, 1844), *Vitreolina incurva* (B.D.D., 1883), *Cerithiopsis tubercularis* (Montagu, 1803), *Mangelia costata* Pennant, 1777, *Marshallora adversa* (Montagu, 1803), *Monophorus perversus* (Linnaeus, 1758), *Epitonium clathrus* (Linnaeus, 1758), *Chrysallida fenestrata* (Jeffreys, 1848), *Odostomia eulimoides* Hanley, 1844, *Turbonilla delicata* Monterosato, 1874 и *Rissoa parva* (Da Costa, 1778).

Наиболее распространёнными формами макрозообентоса (встречены на всех разрезах у берегов Крыма) оказались: представители Oligochaeta, Nemertea, полихеты *Heteromastus filiformis*, *Aricidea claudiae*, *Nephtys hombergii*, *Eunereis longissima* и двустворчатый моллюск *Papillicardium papillosum*.

Табл. 2. Состав и количественные показатели развития (над чертой – численность, экз. · м⁻², под чертой – биомасса, г · м⁻²) донной макрофауны у берегов Крыма с учётом её подразделения на биоценотические комплексы / кластеры (см. рис. 5)
Table 2. Composition and quantitative development (above the line – abundance, ind. · м⁻², below the line – biomass, g · м⁻²) benthic macrofauna off the coast of the Crimea, taking into account its subdivisions on biocenotic complexes / clusters (see fig. 5)

Таксон	Кластер 1 (Пояс мидий)	Кластер 2 (Пояс фазеолины)	Кластер 3	Кластер 4	Кластер 5
PORIFERA					
Porifera g. sp.	0,9/0,039	16,0/0,051	–	–	–
CNIDARIA					
<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1758)	0,2/0,066	–	–	–	–
<i>Actinothoe clavata</i> (Ilmoni, 1830)	0,4/0,038	–	–	–	–
<i>Podocoryna carnea</i> (M. Sars, 1846)	16,4/0,001	–	–	–	–
Hydrozoa g. sp.	7,5/0,004	0,7/0,001	–	–	–
<i>Laomedea exigua</i> M. Sars, 1857	0,2/0,002	–	–	–	–
<i>Pachycerianthus solitarius</i> (Rapp, 1829)	–	22,2/8,765	–	132/26,332	–
NEMERTEA					
Nemertini g. sp.	20,0/0,509	10,7/0,114	–	–	–
ANNELIDA					
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	0,5/0,028	–	–	2/0,04	–
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	0,2/0,012	–	–	–	–
<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern, 1914	3,6/0,007	39,3/0,071	–	–	196/0,438
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier, 1967	265,8/0,265	0,8/0,001	7/0,005	–	–
<i>Dipolydora quadrilobata</i> (Jacobi, 1883)	–	10,7/0,014	–	–	–
<i>Erinaceusyllis erinaceus</i> (Claparède, 1863)	0,4/0,0001	–	–	–	–
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	0,7/0,001	–	–	–	–
<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	1,6/0,147	–	–	–	16/0,144
<i>Eunereis longissima</i> (Johnston, 1840)	6,2/0,150	4,5/0,223	–	2/0,048	–
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	9,8/0,001	–	–	–	–
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)	0,9/0,0003	0,3/0,0001	–	–	–
<i>Galathowenia</i> sp.	0,7/0,0002	–	–	–	–

<i>Goniadella bobretzkii</i> (Annenkova, 1929)	1,5/0,003	–	–	–	410/1,764
<i>Glycera alba</i> (Müller, 1776)	0,2/0,010	–	–	–	–
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	2,5/0,037	–	–	–	46/0,184
<i>H. reticulata</i> (Claparède, 1870)	2,2/0,020	0,3/0,001	–	–	46/0,138
<i>Hediste diversicolor</i> (Müller, 1776)	0,4/0,003	–	–	–	–
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	356,2/0,662	10,0/0,019	6/0,007	–	–
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)	1,8/0,184	–	–	–	–
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	–	0,7/0,005	–	–	–
Maldanidae g. sp.	–	0,5/0,004	–	–	–
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	0,7/0,005	226,8/2,264	4/0,11	4/0,076	8/0,508
<i>Micronephthys stammeri</i> (Augener, 1932)	2,2/0,002	0,7/0,001	–	–	–
<i>Mysta picta</i> (Quatrefagues, 1865)	1,1/0,014	–	–	–	–
<i>Nephtys cirrosa</i> (Ehlers, 1868)	–	5,0/0,021	–	–	–
<i>N. hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	34,0/0,478	29,0/0,966	34/0,746	–	–
<i>Notomastus profundus</i> (Eisig, 1887)	–	21,2/0,616	–	–	–
<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)	4,4/0,002	1,3/0,001	–	–	–
Oligochaeta g. sp.	30,2/0,010	15,5/0,004	–	–	–
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	2,2/0,240	–	–	–	–
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	0,2/0,003	0,8/0,002	–	–	–
<i>Ph. mucosa</i> Örsted, 1843	0,5/0,005	39,5/0,172	4/0,008	–	–
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	14,9/0,030	0,3/0,001	–	–	98/0,064
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	–	–	–	2/0,016	–
<i>Polycirrus</i> sp.	–	31,0/0,103	–	–	–
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	0,2/0,0001	–	–	–	–
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	306,0/0,472	9,2/0,016	–	–	190/0,288
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	3,3/0,003	–	–	–	–
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	0,9/0,004	0,7/0,001	–	–	–
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	10,9/0,022	–	–	–	144/0,19
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914	10,2/0,001	–	–	–	–
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	9,1/0,020	–	–	–	–
<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776)	2,2/0,004	–	–	–	–
<i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835	87,1/3,293	78,2/3,679	–	–	–
ARTHROPODA					
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	10,4/0,005	12,2/0,012	–	–	–
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	13,3/0,224	–	–	–	–
<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (Kroyer, 1844)	0,4/0,0004	–	–	–	–
<i>Apohyale perieri</i> (Lucas, 1849)	0,2/3,6E–05	–	–	–	–
<i>A. prevostii</i> (Milne–Edwards, 1830)	0,2/0,0001	–	–	–	–
<i>Apeudopsis ostroumovi</i> Bacescu & Carausu, 1947	–	2,0/0,003	–	–	–
<i>Athanas nitescens</i> Leach, 1814	4,4/0,003	–	–	–	–
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	11,5/0,006	–	–	–	–
<i>Clibanarius erythropus</i> (Latreille, 1818)	2,4/0,007	–	–	–	–
<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758)	0,2/0,202	–	–	–	–
<i>Cumella pygmaea euxinica</i> Bacescu, 1950	1,1/0,0001	–	–	–	–
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	0,7/0,0001	–	–	–	–
<i>Diogenes pugilator</i> Roux, 1829	6,8/1,137	–	–	–	117/0,256
<i>Erichthonius difformis</i> Milne–Edwards, 1830	0,2/0,0001	–	–	–	–
<i>Eudorella truncatula</i> (Bate, 1856)	0,2/3,6E–05	2,2/0,001	1/0,0001	–	–
<i>Iphinoe elisae</i> Băcescu, 1950	4,9/0,003	5,3/0,006	–	–	–

<i>Medicorophium runcicorne</i> (Della Valle, 1893)	0,4/0,0001	0,7/0,0002	–	–	52/0,0005
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869	–	1,7/0,0003	–	–	–
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	5,1/0,012	–	–	–	–
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)	1,1/0,0002	1,3/0,001	–	–	–
<i>M. gryllotalpa</i> Costa, 1853	9,8/0,008	1,0/0,001	–	–	–
<i>M. versiculata</i> (Bate, 1856)	19,6/0,011	–	–	–	138/0,018
<i>Microdeutopus</i> sp.	1,3/0,0001	0,7/0,0001	–	–	–
Mysidacea g. sp.	1,1/0,001	–	–	–	–
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	1,5/0,001	2,7/0,0005	–	–	–
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	10,2/0,002	3,2/0,002	–	–	–
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1837)	–	1,7/0,014	–	–	–
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	0,9/0,0002	–	–	–	–
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)	0,2/3,6E–05	–	–	–	–
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)	2,4/3,074	–	–	–	–
MOLLUSCA (Loricata)					
<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	0,2/0,002	–	–	–	–
MOLLUSCA (Bivalvia)					
<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	10,7/0,067	11,2/0,083	3/0,005	–	–
<i>A. nitida</i> (Müller, 1776)	1,8/0,002	–	–	–	–
<i>Acanthocardia paucicostata</i> (G.B. Sowerby II, 1834)	0,7/0,009	–	–	–	–
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	26,7/12,396	–	–	–	–
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	4,7/0,006	–	–	–	–
<i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	1,5/0,695	–	–	–	–
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	52,4/2,590	–	–	–	488/60,246
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	5,1/0,084	–	–	–	–
<i>Modiolus adriaticus</i> (Lamarck, 1819)	0,5/0,825	–	–	–	2/0,068
<i>Modiolula phaseolina</i> (Philippi, 1844)	7,3/0,021	825,8/33,403	4/0,008	2/0,02	–
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	0,5/0,001	4,0/0,004	–	–	–
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	21,1/33,061	0,5/2,176	3/0,947	–	–
<i>Papillicardium papillosum</i> (Poli, 1791)	29,8/3,403	13,0/1,193	7/0,554	–	–
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	0,7/0,098	–	–	–	–
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	161,3/10,428	–	–	–	100/8,34
<i>Polittapes aureus</i> (Gmelin, 1791)	1,3/1,24927	–	–	–	–
<i>Spisula subtruncata</i> (Costa, 1778)	1,8/0,185	–	–	–	–
MOLLUSCA (Gastropoda)					
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1778)	4,4/0,021	–	–	–	52/0,005
<i>B. submamillatum</i> (de Rayneval & Ponzi 1854)	–	0,7/0,003	–	–	–
<i>Caecum trachea</i> (Montagu, 1803)	–	–	–	–	52/0,052
<i>Calyptraea chinensis</i> (Linnaeus, 1758)	7,1/0,255	–	–	–	–
<i>Cyclope neritea</i> (Linnaeus, 1758)	3,8/1,09	–	–	–	32/2,464
<i>Cylichnina umbilicata</i> (Montagu, 1803)	0,4/0,001	–	–	–	–
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	0,4/0,001	–	–	–	–
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)	3,3/1,838	–	–	–	–
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	0,9/6,845	–	–	–	–
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguere, 1792)	–	0,7/0,002	–	2/2	–
<i>Rissoa</i> sp.	0,4/0,001	–	–	–	–
<i>Trophonopsis breviata</i> (Jeffreys, 1882)	0,7/0,004	2,0/0,022	–	–	–
BRYOZOA					
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	29,1/0,307	–	–	–	9/0,094
<i>Schizomavella auriculata</i> (Hassall, 1842)	8,7/0,044	–	–	–	12/0,060

PHORONIDA					
<i>Phoronis</i> sp.	–	0,5/0,001	–	–	–
ECHINODERMATA					
<i>Amphiura stepanovi</i> Djakonov, 1954	8,2/0,072	59,5/0,623	–	–	–
<i>Holothurioidea</i> g. sp.	–	0,3/0,001	–	–	–
<i>Leptosynapta inhaerens</i> (Müller, 1776)	–	0,7/0,007	–	–	–
<i>Leptosynapta</i> sp.	–	1,3/0,011	–	–	–
<i>Stereoderma kirschbergi</i> (Heller, 1868)	0,4/0,036	1,2/0,22	–	–	–
<i>Synapta hispida</i> Heller, 1868	–	0,2/0,011	–	–	–
CHORDATA (Ascidiacea)					
<i>Asciidiella aspersa</i> (Müller, 1776)	11,5/15,166	0,3/0,029	–	–	–
<i>Ciona intestinalis</i> (Linnaeus, 1767)	4,0/1,234	0,2/0,014	–	–	–
<i>Diplosoma listerianum</i> (Milne-Edwards, 1841)	0,4/0,105	–	–	–	–
<i>Eugyra adriatica</i> Drasche, 1884	1,1/0,278	5,7/0,226	–	–	–
<i>Molgula appendiculata</i> , Heller, 1877	0,2/0,003	35,8/3,794	–	4/0,28	–

Количество видов макрозообентоса, обнаруженных в ходе исследований 2010 г., оказалось в 4,8 раз меньше, чем в имеющейся сводке по макрозообентосу шельфовой зоны Крыма для периода до 2005 г. (Revkov et al., 2008). Указанное различие существенно, однако следует понимать, что любая бентосная съёмка по количеству регистрируемых видов будет проигрывать при сравнении с интегральными базами данных, основанных как на большем объёме фактического материала, так и на более широких пространственно-временных границах исследований. Обратим также внимание на то, что основной диапазон глубин в исследовании 2010 г. (более 40 м) находился вне зоны максимума видового богатства макрозообентоса рыхлых грунтов, который, по данным многолетних исследований, приходится на прибрежные участки с глубинами 0 – 10 и 11 – 20 м (238 и 242 вида, соответственно). С увеличением глубины наблюдается последовательное снижение количества регистрируемых видов: на горизонтах 41 – 50, 51 – 60, 61 – 70, 71 – 80, 81 – 90 и 91 – 100 м отмечено соответственно около 160, 120, 100, 90, 80 и 50 видов макрозообентоса (Ревков, 2003). Указанный ряд близок данным, полученным по результатам исследований 2010 г., где суммарное количество регистрируемых видов уменьшается с глубиной: с 82 (40 – 58 м, комплекс 1, объяснение см. далее) до 57 видов (70 – 98 м, комплекс 2). Полученные уровни видового богатства указанных горизонтов бентали в 2010 г. также соответствуют аналогичным данным 1960-х гг. (Зайка, 1990). Кроме этого, мы не находим существенных различий в списках основных видов макрозообентоса, регистрировавшихся на анализируемых нами глубинах в 1960 – 1970-е (по М.И. Киселёвой (1981)) и в 2010 г.

Наибольшим числом видов в съёмках 2010 г. представлена группа Polychaeta, тогда как по сводке, охватывающий данные до 2005 г. (Revkov et al., 2008), её представители занимают только третью позицию (рис. 2). Несмотря на существенное различие общих параметров видового богатства (120 видов против 574), в 2010 г. и в период до 2005 г. отмечаются сходные пропорции трёх базовых групп макрозообентоса – Mollusca, Crustacea и Varia.

Количественное развитие. Общие диапазоны варьирования численности и биомассы макрозообентоса на исследуемом участке шельфа составляют два порядка величин: соответственно от 28 (ст. 5) до 4192 экз. · м⁻² (ст. 13) и от 2,308 (ст. 6) до 306,858 г · м⁻² (ст. 2) (табл. 3). Наиболее высокие значения индекса разнообразия по численности ($H^2=3,98$) зарегистрированы в районе Ласпи на глубине 45 м. Из всех станций только в районе Севастополя на глубине 87 м от-

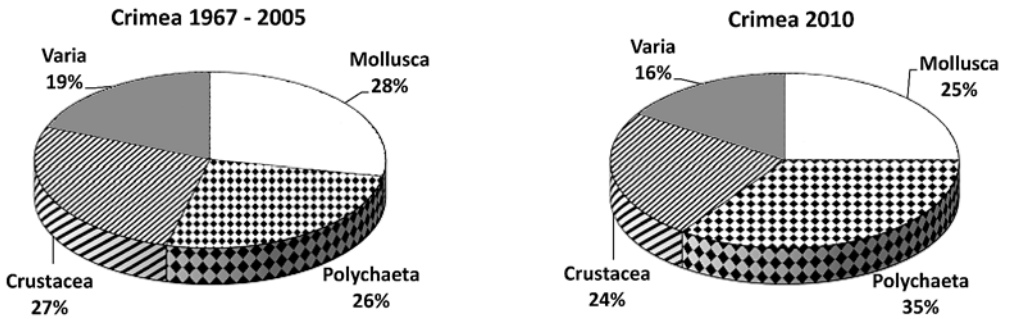


Рис. 2. Видовая представленность (в %) основных групп макрозообентоса у берегов Крыма (черноморский сектор) по данным многолетних исследований до 2005 г. (Revkov et al., 2008) и по результатам исследований 2010 г.

Fig. 2. Range of species number (%) of the main groups of macrozoobenthos off the coast of the Crimea (Black Sea sector) according to years of research until 2005 (Revkov et al., 2008) and the results of research in 2010

мечено отрицательное значение статистики Варвика ($W = -0,030$). Последнее является косвенным свидетельством относительно неблагоприятной экологической обстановки в этом районе.

Табл. 3. Основные характеристики макрозообентоса по станциям, выполненным в 64 и 68 рейсах НИС «Профессор Водяницкий» у берегов Крыма
Table 3. Main characteristics of macrozoobenthos at the stations made in 64 and 68 R/V «Professor Vodyanitsky» expeditions off the Crimea coast

Район	№ ст.	Глубина, м	S	N	B	d	J'	H'	W
Евпатория	1	30	34	2098	33,0174	4,314	0,702	3,572	0,132
	2	46	24	908	306,858	3,524	0,739	3,431	0,238
	3	70	21	528	41,2376	3,19	0,529	2,323	0,125
	4	93	24	732	18,86	3,639	0,742	3,446	0,176
	5	123	6	28	16,208	1,573	1	2,585	0,884
Севастополь	6	65	7	102	2,308	1,297	0,671	1,883	0,148
	7	87	15	1116	24,603	1,995	0,627	2,45	-0,030
	8	121	6	44	2,472	1,321	0,987	2,55	0,762
Ласпи	9	45	44	2442	147,727	5,529	0,729	3,98	0,226
	10	84	11	248	7,056	1,814	0,915	3,166	0,252
	11	86	17	672	30,314	2,458	0,829	3,389	0,344
Ялта	12	55	22	1064	144,288	3,02	0,786	3,507	0,329
	13	84	18	4192	147,872	1,919	0,282	1,153	0,050
	14	88	26	2863	86,857	2,893	0,470	2,154	0,100
	15	93	21	2626	92,407	2,414	0,484	2,091	0,038
	16	118	4	276	41,416	0,534	0,203	0,406	0,052
Алушта	17	42	34	1388	146,307	4,582	0,708	3,604	0,215
Карадаг	18	22	20	2325	75,575	2,468	0,821	3,546	0,365
	19	24	17	3480	35,449	1,962	0,515	2,105	0,076
	20	48	13	464	28,518	1,633	0,685	2,37	0,220
	21	58	28	1518	17,955	3,686	0,525	2,522	0,059
	22	72	12	388	8,368	1,845	0,853	3,056	0,277
	23	91	14	1128	35,434	1,85	0,602	2,294	0,140
	24	98	25	1024	105,594	3,462	0,824	3,827	0,349
	25	22	22	1134	20,885	2,991	0,689	3,074	0,077
Феодосийский залив	26	34	26	2698	236,023	3,291	0,486	2,309	0,033

Керченское предпроливье	27	42	26	2133	36,952	3,261	0,572	2,69	0,091
	28	79	23	3440	109,684	2,825	0,581	2,663	0,167

Примечание: N – численность, экз. · м⁻² (abundance, ind. · m⁻²); B – биомасса, г · м⁻² (biomass, g · m⁻²); S – количество видов (number of species); J' – индекс выравненности Пилоу (по численности) (Pielou equalization index (after abundance)); d – индекс Маргалефа (по численности) (Margalef index (after abundance)); H' – индекс Шеннона (по численности) по основанию 2 (Shannon index (after abundance) to the base 2); W – статистика Варвика (Warwick statistic)

Основной вклад в достижение максимумов развития бентоса по численности (с превышением 1000 экз. · м⁻²) вносят представители Annelida (Евпатория, глубина 30 м; Ласпи, 45 м; Карадаг, 22, 58 м; Феодосийский зал., 34 м; Керченское предпроливье, 42 м) и Mollusca (Ялта, 84 – 93 м; Феодосийский зал., 34 м; Керченское предпроливье, 79 м) (табл. 4). Аналогичные высокие (превышающие 60 г · м⁻²) значения биомассы достигаются представителями Bivalvia (Евпатория, 46 м; Ласпи, 45 м; Ялта, 55 – 93 м; Карадаг, 22 м; Феодосийский зал., 34 м; Керченское предпроливье, 79 м), Gastropoda (Феодосийский зал., 52 м) и представителями группы Varia (Карадаг, 98 м).

Табл. 4. Численность (экз. · м⁻², над чертой) и биомасса (г · м⁻², под чертой) основных групп макрозообентоса на отдельных станциях районов исследований
Table 4. Abundance (ind. · m⁻², above the line) and biomass (g · m⁻², below the line) major groups of macrozoobenthos at certain stations of study areas

Район	Глубина, м	Annelida	Bivalvia	Gastropoda	Arthropoda	Varia
Евпатория	30	1394/7,351	26/13,398	0/0	584/0,436	88/11,832
	46	464/0,794	296/284,308	38/4,082	16/0,006	94/17,65
	70	400/9,431	64/30,052	0/0	12/0,003	52/1,752
	93	402/5,664	152/11,422	0/0	24/0,026	154/1,748
	123	12/0,192	4/0,04	4/4	0/0	4/11,976
Севастополь	65	78/1,188	22/1,12	0/0	2/0,0002	0/0
	87	796/10,058	132/6,792	0/0	4/0,0032	184/7,75
	121	32/0,564	12/1,908	0/0	0/0	0/0
Ласпи	45	1212/4,932	546/111,67	56/4,506	217/3,622	364/22,904
	84	152/2,188	40/3,48	0/0	0/0	56/1,388
	86	456/4,556	12/0,22	0/0	16/0,006	188/25,532
Ялта	55	568/5,146	200/117,132	16/0,05	176/0,624	104/21,336
	84	440/6,58	3612/140,352	16/0,288	24/0,0524	100/0,6
	88	864/10,724	1736/65,604	32/0,028	40/0,0136	188/10,472
	93	796/12,385	1602/61,788	0/0	0/0	228/18,234
	118	8/0,168	0/0	0/0	0/0	268/41,248
Алушта	42	892/2,807	158/11,077	52/8,691	95/10,313	148/113,322
Карадаг	22	1154/3,718	590/68,654	136/2,521	307/0,275	21/0,154
	24	3236/6,026	32/0,062	4/3,48	40/25,729	168/0,152
	48	412/22,474	24/2,872	0/0	0/0	28/3,172
	58	1296/10,489	156/6,804	8/0,046	14/0,0024	44/0,6136
	72	236/1,304	100/5,1	0/0	0/0	52/1,964
	91	336/3,634	616/26,136	0/0	56/0,0624	120/5,602
	98	468/27,708	200/9,444	0/0	136/0,071	220/68,371
Феодосийский залив	22	490/1,386	570/4,974	12/4,06	21/10,333	28/0,124
	34	1076/3,371	1464/130,82	52/96,224	18/0,556	88/5,052
Керченское предпроливье	42	1892/2,73	148/33,221	10/0,025	24/0,014	59/0,963
	79	962/4,41	1988/81,922	24/0,048	108/0,243	356/23,061

Широкие диапазоны изменения численности и биомассы макрозообентоса связаны с его разноуровневой пространственной неоднородностью. Это варьируется слагается из известных закономерностей биоценотического и вертикального распределения и региональной специфики (Киселёва, 1979, 1981; Ревков, 2003) (исследованием затронуты 3 из 5 (Водяницкий, 1949) районов шельфовой зоны Крыма), на которые накладывается микропространственная (метры – десятки метров) мозаичность развития бентоса, в наибольшей степени проявляющаяся на относительно мелководных участках шельфа (Zaika, 1998).

Полученные результаты в целом подтверждают наличие известной схемы снижения количественных показателей развития макрозообентоса с приближением к нижней границе обитаемого шельфа Чёрного моря. Однако на отдельных полигонах при увеличении глубины мы регистрируем возрастание исследуемых параметров. Такие данные имеются для керченского, ялтинского и севастопольского (по численности), керченского и карадагского полигонов (по биомассе) (табл. 3, рис. 3).

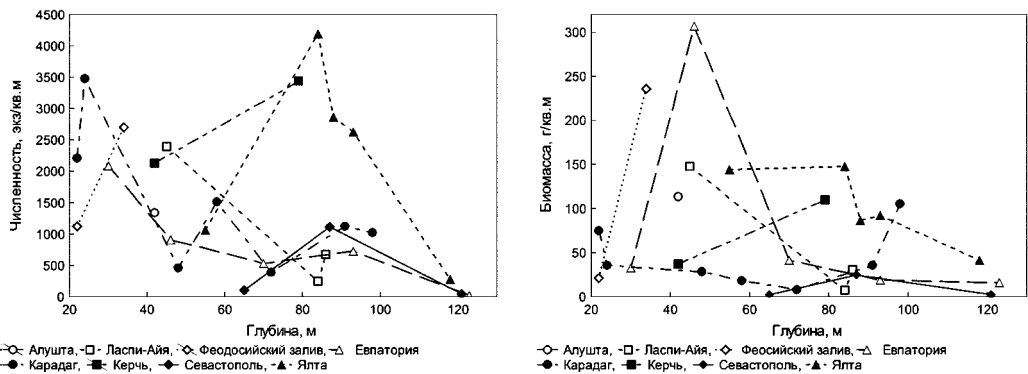


Рис. 3. Численность и биомасса макрозообентоса по полигонам и глубинам у берегов Крыма
Fig. 3. Abundance and biomass of macrozoobenthos on study areas and depths off the coast of the Crimea

Некоторые из отмеченных «аномалий» развития бентоса связаны со спецификой районов исследований и преобладанием в развитии различных форм макрозообентоса. Например, высокие параметры развития бентоса на глубинах ~80 – 100 м в районе Ялты связаны с уже описанным воздействием на зообентос расположенного здесь глубоководного сброса сточных вод (Ревков и др., 2014). Глубоководный пик численности (табл. 4) здесь формируется группой *Bivalvia* с доминированием *M. phaseolina* (1578 – 3508 экз. · м⁻²), являющейся активным потребителем взвешенного органического вещества. Аналогичное преобладание в бентосе *M. phaseolina* (1922 экз. · м⁻²) отмечено и на глубине 79 м в районе Керчи, где, по всей видимости, сказывается влияние богатых органикой азовоморских вод.

Вертикальное распределение бентоса не является однородным уже в силу формирования известных поясов бентали (Zaika, 1998) с развитием на них различных биоценотических комплексов. В связи с этим вполне понятен вариант флуктуирующего затухания развития бентоса с увеличением глубины. Графическая визуализация осреднения данных 2010 г. (полином пятой степени) даёт картину бимодальности поглубинного распределения макрозообентоса на шельфе Крыма с первым максимумом на глубинах до 60 м, вторым – на изобатах 80 – 100 м (рис. 4).

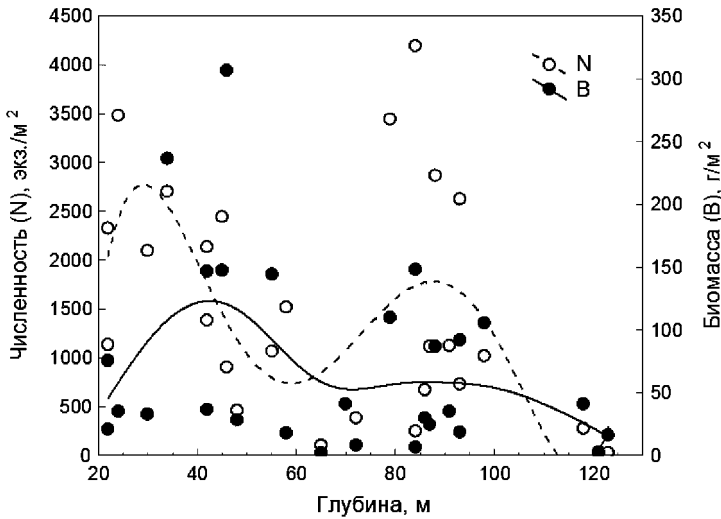


Рис. 4. Суммарное представление численности и биомассы макрозообентоса у берегов Крыма по данным 64 и 68 рейсов НИС «Профессор Водяницкий»
 Fig. 4. Total representation of abundance and biomass of macrozoobenthos off the coast of the Crimea according to 64 and 68 expeditions R/V “Professor Vodyanitsky”

Фаунистические комплексы. Фаунистическая классификация привела к подразделению всех станций на уровне 30 % сходства на пять кластеров (рис. 5). Кластеры 3, 4 и 5 не имеют достаточно сильной «поддержки» (включают всего 1 – 2 станции), являются в определённом смысле маргинальными по отношению к основному массиву данных и поэтому в данной части работы нами не рассматриваются. Кластеры 1 и 2 являются наиболее многочисленными и равновеликими (включают соответственно 11 и 12 станций).

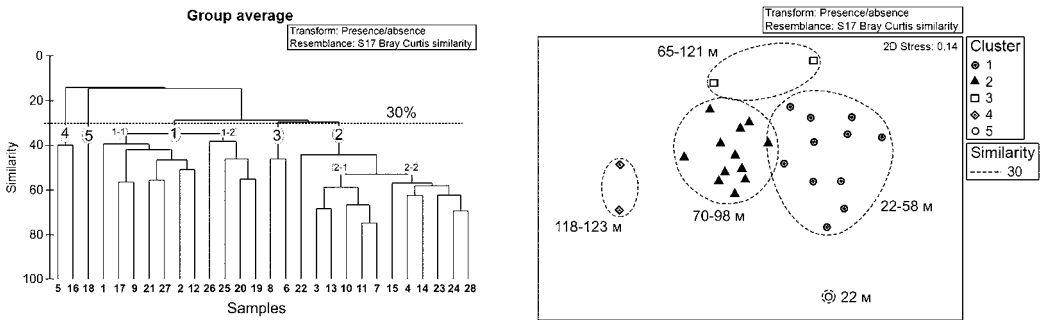


Рис. 5. Иерархическая дендрограмма бентосных станций и их ординация
 Fig. 5. Hierarchical dendrogram of the benthic stations and their ordination

Основными видами 1 кластера (комплекса) станций являются моллюски *P. papillosum*, мидия *M. galloprovincialis* и полихета *T. stroemi* (табл. 5). Их суммарный вклад во внутрикомплексное сходство по интегральному параметру развития (ИФО) оценивается в 43 %. Во 2-м кластере абсолютным лидером является двустворчатый моллюск *M. phaseolina* (фазеолина). Если основываться на комплексобразующей значимости видов, то полученные результаты указывают на наличие в бентосе исследованных акваторий у берегов Крыма двух основных

биоценологических комплексов: 1) *Papillicardium* + *Mytilus* + *Terebellides* и 2) *Modiolula*. Однако обратим внимание, что при ином подходе, основанном исключительно на абсолютных значениях количественного развития видов (в нашем случае это ИП), формируется иной список основных видов первого комплекса. Он становится комплексом мидии с субдоминированием *P. rudis*. Для 2-го комплекса результаты, полученные через оценку внутрикомплексного сходства видов и их индивидуального количественного развития (по ИП), совпадают.

Табл. 5. Основные параметры развития видов (на основе ИФО) внутри комплексов 1 и 2
Table 5. The main parameters of species development (based on IFA) in complexes 1 and 2

Виды	ИП	p	ИФО	$\bar{\alpha}_i$	ИНД	$\bar{\alpha}_i$ %
Комплекс 1						
<i>Papillicardium papillosum</i>	5,01	0,91	5,50	2,15	0,58	16,04
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	15,47	0,55	28,13	1,90	0,25	14,20
<i>Terebellides stroemi</i>	4,19	0,64	6,54	1,66	0,22	12,42
<i>Heteromastus filiformis</i>	3,18	1,00	3,18	1,50	1,33	11,24
<i>Ascidella aspersa</i>	6,22	0,45	13,82	1,16	0,40	8,65
<i>Pitar rudis</i>	12,56	0,64	19,62	0,81	0,32	6,03
<i>Aricidea claudiae</i>	1,48	1,00	1,48	0,79	0,82	5,89
<i>Prionospio cirrifera</i>	2,03	0,91	2,23	0,67	0,45	5,02
<i>Anadara kagoshimensis</i>	2,87	0,27	10,63	0,55	0,19	4,11
<i>Nephtys hombergii</i>	0,90	0,73	1,23	0,51	0,74	3,83
<i>Nassarius reticulatus</i>	0,91	0,45	2,02	0,31	0,26	2,28
<i>Upogebia pusilla</i>	0,52	0,18	2,88	0,30	0,13	2,22
Комплекс 2						
<i>Modiolula phaseolina</i>	68,40	0,92	74,35	14,38	0,77	53,04
<i>Terebellides stroemi</i>	6,70	1,00	6,70	2,67	0,68	9,86
<i>Melinna palmata</i>	6,51	0,92	7,08	2,53	0,80	9,32
<i>Ctenicella appendiculata</i>	5,14	0,83	6,19	1,76	0,58	6,49
<i>Pachycerianthus solitarius</i>	6,88	0,67	10,27	1,48	0,58	5,45
<i>Amphiura stepanovi</i>	1,92	1,00	1,92	1,40	1,15	5,18
<i>Nephtys hombergii</i>	2,03	0,92	2,21	1,16	1,14	4,30

Примечание: ИП – индекс плотности (density index); p – встречаемость вида в пределах комплекса (occurrence of the species within the complex); ИФО (IFA) – индекс функционального обилия (index of functional abundance); $\bar{\alpha}_i$ – абсолютный (absolute) и $\bar{\alpha}_i$ % – относительный (the relative) вклады вида «i» в среднее сходство Брэя–Куртиса внутри комплекса (contributions of «i»-species to the average Bray-Curtis similarity within the complex); SD – стандартное отклонение (standard deviation); $ИНД = \bar{\alpha}_i / SD(\alpha_i)$.

Первый комплекс, в сравнении со вторым, менее однороден. На уровне 38 % сходства он распадается на два подкомплекса (1–1 и 1–2, рис. 5). В первом из них интегральными (как по ИП, так и по вкладу во внутрикомплексное сходство) доминантами выступают *M. galloprovincialis* + *P. papillosum* + *A. aspersa*, во втором – абсолютным лидером по ИП является *P. rudis*. Однако, даже несмотря на 100 % встречаемость и абсолютно высокое значение ИФО, в силу разброса стационарных значений последнего в пределах 5-ти порядков величин (от 0.022 до 156.832), *P. rudis* не входит как в число индикаторных (см. значение ИНД, табл. 6), так и главных комплексообразующих видов (см. $\bar{\alpha}_i$, табл. 6). Подкомплекс 1–1 (глубины 30 – 58 м) представлен практически на всех выполненных полигонах (Евпатория, Ласпи, Ялта, Алушта, Карадаг, Керчь), в то время как подкомплекс 1–2 (22 – 48 м) более регионспецифичен – отмечен только в районах Карадага и Феодосийского залива.

Табл. 6. Основные параметры развития видов (на основе ИФО) внутри подкомплексов 1–1 и 1–2
 Table 6. The main parameters of species development (based on the index of the functional abundance IFA) inside sub-complexes 1–1 and 1–2

Species	ИП	p	ИФО	\bar{a}_i	ИНД	\bar{a}_i , %
Подкомплекс 1–1						
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	38,02	0,86	44,21	4,97	0,42	28,59
<i>Papillicardium papillosum</i>	7,94	1,00	7,94	3,79	0,79	21,77
<i>Ascidia aspersa</i>	15,42	0,71	21,72	3,03	0,73	17,43
<i>Heteromastus filiformis</i>	1,38	1,00	1,38	1,12	1,19	6,43
<i>Prionospio cirrifera</i>	2,99	1,00	2,99	0,80	0,43	4,59
<i>Aricidea claudiae</i>	1,33	1,00	1,33	0,71	0,87	4,09
<i>Terebellides stroemi</i>	3,42	0,71	4,82	0,50	0,43	2,88
<i>Gouldia minima</i>	4,57	0,57	8,02	0,47	0,40	2,69
<i>Nephtys hombergii</i>	0,89	0,71	1,26	0,38	0,73	2,21
Подкомплекс 1–2						
<i>Upogebia pusilla</i>	3,96	0,50	7,91	2,73	0,41	22,53
<i>Heteromastus filiformis</i>	6,33	1,00	6,33	2,38	1,85	19,67
<i>Nassarius reticulatus</i>	3,74	0,75	4,98	2,16	0,70	17,88
<i>Terebellides stroemi</i>	4,77	0,50	9,54	0,96	0,41	7,97
<i>Pitar rudis</i>	41,29	1,00	41,29	0,91	0,44	7,49
<i>Nephtys hombergii</i>	0,89	0,75	1,18	0,69	0,65	5,70
<i>Aricidea claudiae</i>	1,75	1,00	1,75	0,67	1,11	5,55
<i>Anadara kagoshimensis</i>	6,69	0,50	13,37	0,63	0,41	5,21

Донный комплекс 2 (*Modiolula*) имеет более выраженное внутреннее единство (в сравнении с комплексом 1), однако на уровне 55 % может быть подразделён на два подкомплекса (см. рис. 5). Различия между ними проявляются в степени доминирования руководящего вида – *M. phaseolina*, в последовательности субдоминантов и в длине видового ряда (30 таксонов в 2–1 против 51 в 2–2).

Первый и второй биоценологические комплексы включают станции, располагающиеся соответственно на изобатах 24 – 58 и 70 – 98 м, и их поглубинное распределение совпадает с отмеченными выше двумя максимумами количественного развития макрозообентоса на шельфе Крыма (см. рис. 4). Полученное биоценологическое подразделение (как по диапазонам глубин, так и по ключевым видам комплексов) соответствуют двум известным поясам бентали черноморского шельфа: мидии и фазеолины. Средние значения численности и биомассы макрозообентоса в них у берегов Крыма оказались равны соответственно 1747 ± 270 экз. \cdot м⁻² и $104,888 \pm 29,866$ г \cdot м⁻², 1579 ± 385 экз. \cdot м⁻² и $59,023 \pm 13,562$ г \cdot м⁻².

Сопоставим полученные в 2010 г. данные с аналогичными для более ранних периодов: 1960 – 1970 (Киселёва, 1981) и 1980 – 2001 (для мидии), 1982 – 1999 гг. (для фазеолины) (Revkov et al., 2008). В комплексе (биоценозе) мидии в последовательном временном ряду (1960 – 1970) – (1980 – 2001) – 2010 гг. отмечается незначительное по численности (соответственно 2050, 1767 и 1747 экз. \cdot м⁻²) и существенное по биомассе (640, 671 и 105 г \cdot м⁻²) снижение параметров развития макрозообентоса. В комплексе фазеолины аналогичные тренды представлены по-другому: по численности – 3700, 596 и 1579 экз. \cdot м⁻², по биомассе – 59, 31 и 59 г \cdot м⁻². В отличие от комплекса мидии в комплексе фазеолины после снижения численности и биомассы бентоса в 1982 – 1999 гг. в современных условиях регистрируется возвращение указанных параметров развития к докризисному уровню 1960 – 1970 гг.

Графическое разложение матрицы данных в направлении запад – восток крымского побережья, основанное на подразделении бентоса на два основных донных комплекса, представлено на рис. 6.

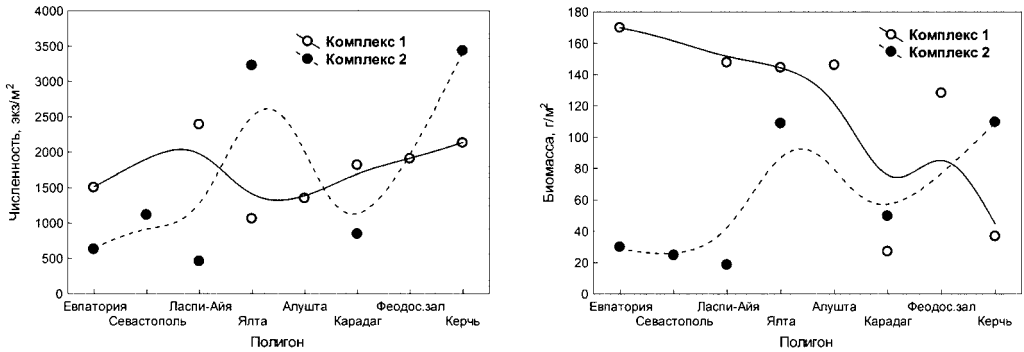


Рис. 6. Численность и биомасса макрозообентоса в комплексах 1 и 2 по полигонам. Каждая точка – осреднение данных по станциям, расположенным в соответствующих комплексах полигонов

Fig. 6. Abundance and total biomass of macrozoobenthos in complexes 1 and 2 for study areas. Each point – averaging data for stations located in the respective study areas complexes

В комплексе 1 на фоне относительно высоких значений биомассы (районы Евпатории, Ласпи, Ялты, Алушты и Феодосийского залива), держащейся на уровне $130 - 170 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, самые низкие значения ($\sim 20 - 40 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) отмечены в акваториях Карадага и Керчи. Наиболее высокие значения численности группы Annelida в данном комплексе зарегистрированы в акваториях Карадага и Керчи. В районе Карадага на фоне абсолютного минимума средней биомассы зообентоса отмечен абсолютный (среди всех районов) максимум развития аннелид ($\sim 13 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$), среди которых основная доля ($10,64 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) принадлежит *T. stroemi*.

В глубоководном комплексе 2 наиболее высокие значения численности и биомассы макрозообентоса, связанные с массовым развитием представителей Bivalvia и Gastropoda (см. табл. 4), зарегистрированы в районах Ялты и Керчи.

Структура популяций мидии и фазеolini. Из 28 станций, выполненных в диапазоне глубин 22 – 123 м, мидия встречена на 9 (глубины 30 – 121 м), и на 6 из них она доминировала по биомассе. К сожалению, только дночерпательные пробы (при отсутствии драгирования) не могут дать достаточно полного представления о развитии иловых поселений мидии у берегов Крыма. Тем не менее, мы отмечаем пик биомассы мидии в диапазоне 40 – 60 м (рис. 7). В сравнении с данными предыдущих лет, основанными на массиве из 315 станций (из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ, г. Севастополь), выполненных у берегов Крыма на участке м. Тарханкут – Керченское предпроливье, материалы 2010 г. выглядят крайне удручающе. Полученные для диапазонов глубин 50 – 60 и 40 – 50 м средние значения биомассы мидии соответственно в ~ 3 и 8 раз ниже аналогичных параметров развития этого моллюска в 1950 – 1990-х гг.

Размерный спектр популяции иловой мидии (на выборке из 100 экз.) представлен всеми диапазонами (при шаге 15 мм) с превалированием ($\sim 60\%$) моллюди с длиной раковины до 15 мм (рис. 8). По данным М.И. Киселёвой (1981), популяция иловой мидии у берегов Крыма в 1950 – 1960-х гг. имела бимодальную размерную структуру (мода 1 – особи длиной до 10 мм, 35%; мода 2 – особи длиной 30 – 40 мм, $\sim 30\%$). В наших сборах 2010 г. также присутствуют два пика размерно-частотного распределения моллюсков в диапазонах 1 – 15 и 45 – 60 мм.

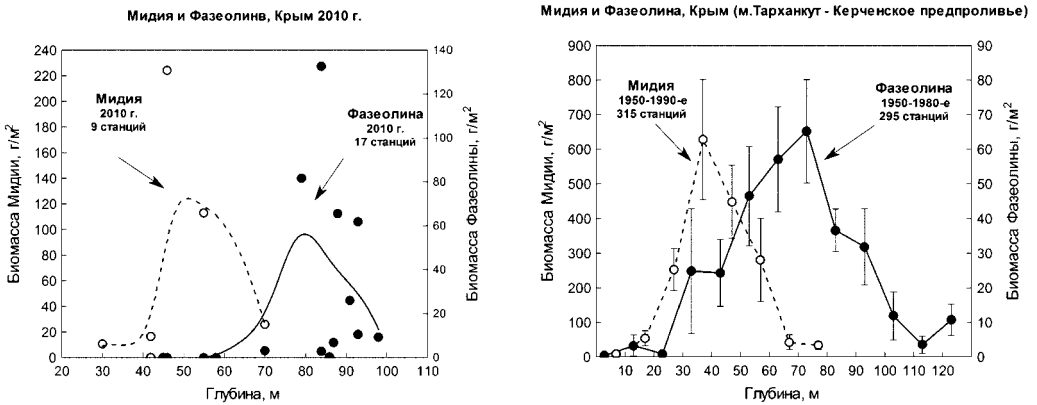


Рис. 7. Вертикальные профили распределения биомассы *M. galloprovincialis* и *M. phaseolina* у берегов Крыма (м. Тарханкут – Керченское предпроливье) по данным 64 и 68 рейсов НИС «Профессор Водяницкий» и в предшествующие периоды исследований
 Fig. 7. Vertical profiles of biomass *M. galloprovincialis* and *M. phaseolina* off the coast of the Crimea (cape Tarkhankut – pre-Kerch Strait area) according to the 64 and 68 R/V “Professor Vodyanitsky” expeditions and for previous study periods

Отмеченная бимодальность является признаком долго существующих поселений мидии (Заика и др., 1990). В нашем случае, при сборе информации с обширного участка побережья, это может свидетельствовать об интегрально нормальном потенциале (!?) развития поселений иловой мидии у берегов Крыма. На фоне отмеченного выше общего снижения биомассы мидии этот вывод выглядит довольно парадоксальным. Однако с формальной точки зрения это так, поскольку в иловой популяции мидии 2010 г. у берегов Крыма присутствуют и сеголетки, и моллюски старших размерно-возрастных классов. Другое дело – низкая относительная представленность последних, вызывающая перекося в развитии поселений в сторону значительного преобладания молодежи и снижение, в связи с этим, среднепопуляционной массы моллюсков.

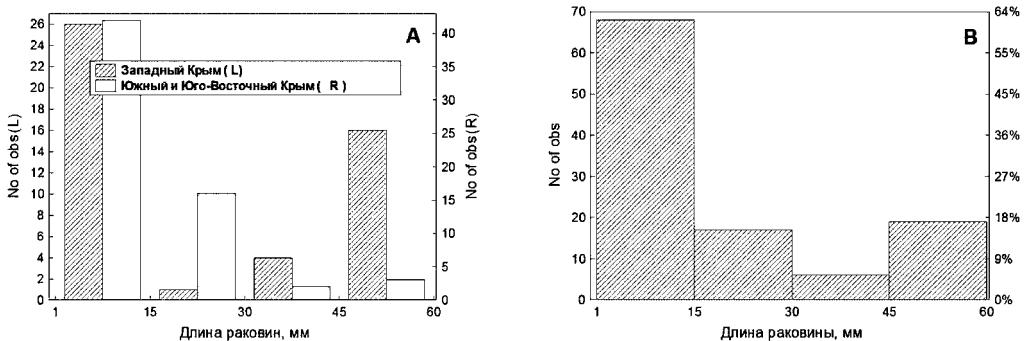


Рис. 8. Размерная структура популяции мидии по данным 64 и 68 рейсов НИС «Профессор Водяницкий»: по отдельным регионам (А) и в целом у берегов Крыма (В)
 Fig. 8. Sizes mussel population structure according to 64 and 68 R/V «Professor Vodyanitsky» expeditions: on separate regions (A) and on the whole coast of the Crimea (B)

Сопоставление материалов, полученных для иловых поселений мидии (в диапазоне глубин 20 – 60 м) в разные периоды исследований, приводит к выводу о наличии многолетней тенденции уменьшения средней массы особей в

популяции моллюсков у открытых берегов Крыма: с ~ 6 (1970 – 1980-е) до ~ 3 (1990-е) и менее $1 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1}$ (2000 – 2010-е гг.) (рис. 9). Отметим при этом, что наиболее высокие значения среднепопуляционной массы мидии отмечались в 1970 – 1980 гг. – в период интенсивного эвтрофирования акватории Чёрного моря, данные 1990-х уже фактически возвращаются к уровню предкризисного периода 1950 – 1960-х гг.

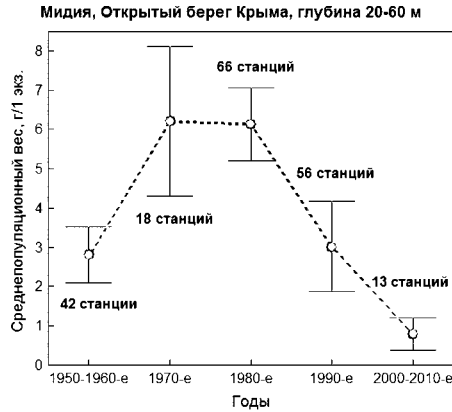


Рис. 9. Средняя масса особей в популяции иловой мидии у берегов Крыма в различные годы (по материалам из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ, Севастополь)

Fig. 9. The average weight of individuals in silt mussels' population off the Crimea coast in different years (based on the database department the benthic ecology IMBR, Sevastopol)

Зарегистрированные нами снижения биомассы макрозообентоса и руководящего вида, как и весовой доли последнего в общей структуре мидийного пояса бентали (Ревков, 2011), сопровождаются, таким образом, достаточно явным снижением средних размеров моллюсков. Результаты анализа материалов 2010 г. свидетельствуют, что такое снижение в современных условиях реализуется за счёт преобладания в популяции моллюсков с длиной раковины до 15 мм и возрастом – до 1 года.

Другим массовым видом моллюсков, образующим у берегов Крыма поясное сообщество, является *M. phaseolina*. В наших исследованиях 2010 г. этот вид выступает доминантом в собственном биоценоотическом комплексе 2 в диапазоне глубин 70 – 98 м (см. табл. 5). В целом же на исследованных глубинах (22 – 123 м) фазеолина встречена на 17-ти станциях из 28 (глубины 45 – 123 м).

Сопоставление вертикальных профилей (см. рис. 7) указывает на относительно стабильное развитие поселений фазеолины (в 2010 г. в сравнении с данными 1950 – 1980-х) в диапазоне глубин 70 – 100 м. Полученные в 2010 г. для этого диапазона глубин средние значения биомассы находятся в пределах ошибки средней более раннего периода исследований. В данном случае, в силу рассмотрения данных на более широком временном отрезке, произошло нивелирование регистрируемого в 1982 – 1999 гг. (см. выше) снижения биомассы макрозообентоса в зоне фазеолиновых илов. На меньших глубинах (менее 70 м) в 2010 г. биомасса фазеолины была на крайне низком уровне: ниже аналогичных значений периода 1950 – 1980-х гг. на один порядок и более.

При незначительных региональных отличиях в представленности различных размерно-возрастных классов у берегов Крыма в целом отмечается типичная бимодальная структура поселений фазеолины (рис. 10). Поскольку данная структура популяции устанавливается, как минимум, в течение 8 лет с начала

её формирования (Заика и др., 1990), то можно говорить об относительно стабильных условиях развития фазеoliniны у берегов Крыма (по крайней мере, на глубине более 70 м) в первое десятилетие 21 века.

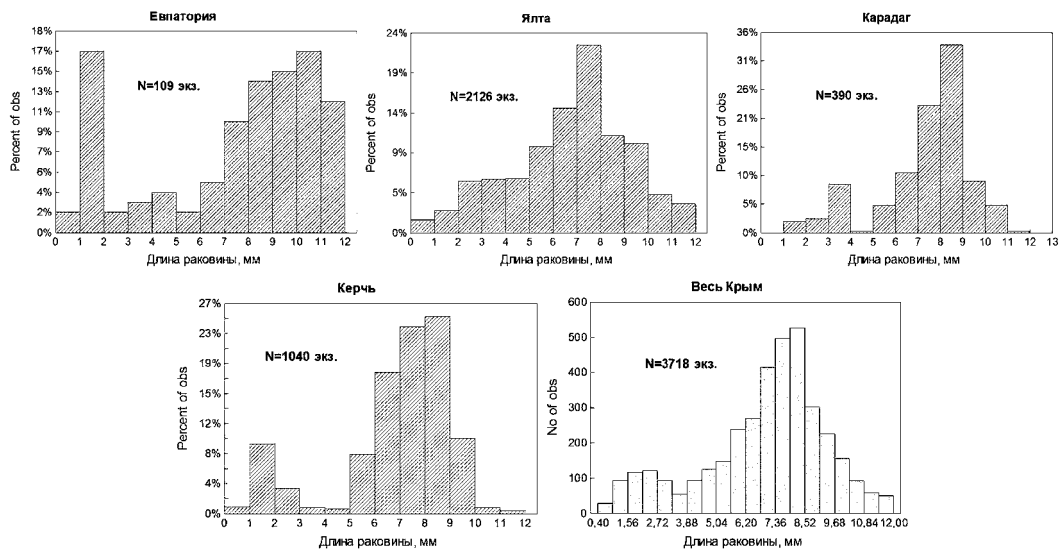


Рис. 10. Размерная структура поселений фазеoliniны на отдельных полигонах и в целом у берегов Крыма по данным 64 и 68 рейсов НИС «Профессор Водяницкий»
 Fig. 10. Size structure of phaseolin settlements in research sites and the whole coast of the Crimea according to the 64 and 68 R/V “Professor Vodyanitsky” expeditions

Оценка развития поселений *Anadara kagoshimensis* (анадара) у берегов Крыма представляет особый интерес. Данный вид (ранее в Чёрном море известен как *Cunearca cornea*, *Scapharca inaequivalvis*, *A. inaequivalvis*) широко распространён в Индийском и Тихом океанах (Habe, 1965). В акватории Чёрного моря впервые обнаружен у берегов Кавказа в 1968 г. (Киселёва, 1992). Однако как о новом элементе в фауне Чёрного моря о нём заговорили чуть позже, в 1980 – начале 1990-х гг., когда поселения анадары стали обнаруживать вдоль шельфа Болгарии, Румынии, Украины, России и Турции (Gomoiu, 1984; Цветков, Маринов, 1986; Золотарев, Золотарев, 1987; Duzgunes, 1995; Zolotarev, 1996; Zaitsev, Mamaev, 1997; Chikina, Kucheruk, 2005; Синегуб, 2006; Чикина, 2009; Болтачева и др., 2011).

Нельзя не заметить, что колонизация данным видом бассейна Чёрного моря происходила в период и фактически на пике эвтрофирования (кризиса) последнего. Избыточность доступной органики, несомненно, сыграла положительную роль в освоении анадарой, относящейся по типу питания к фильтраторам-сестонофагам, новых акваторий. По-видимому, здесь можно говорить о некотором феномене появления и массового развития анадары в Чёрном море именно в период её наибольшей востребованности, как потребителя избыточного органического вещества. Всё это вполне согласуется с известным положением об усилении развития фильтраторов-сестонофагов в условиях роста органического обогащения акваторий (Несис, 1965; Ревков и др., 1999 а), каковыми явились западные и северо-западные приустьевые зоны шельфа Чёрного моря и прикерченский район. Но одно дело – усиление развития уже существующих в акватории Чёрного моря форм бентоса (например, пик массового развития в 1990-е гг. у берегов Крыма другого двустворчатого моллюска *Chamelea gallina*),

другое – появление новых форм бентоса на пике их востребованности. Так, массовая колонизация и формирование собственного биоценоза со средней биомассой анадара, как руководящего вида, $173,6 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (Синегуб, 2006) на северо-западном участке шельфа Чёрного моря (СЗЧМ) шли на фоне заморозов и массовой гибели бентоса (в разные годы от 0,3 до 8 млн т (Зайцев, 1992)) из-за дефицита кислорода на площади от 8 (1995 г.) до 17 тыс. км² (1994 г.) (цит. по Oguz et al., 2008). Сходную биомассу в 1980 – 1990-х гг. сформировала анадара у берегов Кавказа в собственном биоценозе и в биоценозе анадара-упогебия (Гудаутская банка) – соответственно $124,28$ и $233,04 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (Золотарёв, Терентьев, 2012) и более 1 кг – на болгарском участке шельфа (Marinov, 1990).

Оценку роли анадара в условиях локальных или глобальных (как это было отмечено для СЗЧС) кризисных явлений в донных экосистемах Азово-Черноморского бассейна ещё предстоит дать. Однако несомненным является то, что особенности широкой экологической пластичности, определяемой физиолого-биохимическими адаптациями к гипоксическим условиям среды (Андреенко и др., 2014), позволили данному виду на пике эвтрофирования Черноморского бассейна, относимого к периоду конца 1980 – началу 1990-х (Юнев, 2012), принять на себя часть кризисной нагрузки в переработке избытка взвешенного органического вещества.

У берегов Крыма анадара впервые обнаружена в 1999 г. (районы Карадага и Алушты) (Ревков и др., 2002), то есть уже в период начала де-эвтрофикации бассейна Чёрного моря (Зайка, 2011; Юнев, 2012). Причина столь позднего освоения крымского шельфа данным видом пока не ясны. Мы не находим здесь и её обширных поселений: они, хотя и обычны, но крайне разрежены. Из 393 станций, выполненных у берегов Крыма в 2000 – 2010 гг. на глубинах до 40 м, анадара встречена только на 41, то есть в 10 % случаев.

В связи с тем, что распространение анадара в Чёрном море ограничено относительно мелководными (до 40 м) участками бентали (Marinov, 1990), трудно было ожидать получения массового материала в экспедиционных исследованиях 2010 г., ориентированных на глубоководную зону шельфа. Из 4-х станций, выполненных на глубинах менее 35 м, анадара обнаружена на двух, расположенных в районе Феодосийского залива (ст. 25 и 26, гл. 22 и 34 м) (см. рис. 1). Межстанционный (ст. 25 – ст. 26) размах варьирования численности и биомассы составил соответственно $230 - 34 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ и $1.792 - 53.000 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Ещё на одной станции в районе Ласпи (ст. 9) моллюски обнаружены на глубине 45 м. Их численность здесь составляла $30 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$, биомасса – $81.56 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, размерный ряд представлен особями длиной 12,1 – 44,0 мм.

Фаунистический анализ донного населения позволил отнести анадару к комплексу 1 мидийного пояса (см. табл. 4), в котором данный вид больше тяготеет (если в биоценотической классификации руководствоваться главенствующей ролью абсолютных значений ИП) к сообществу *P. rudis* (подкомплекс 1–2, см. табл. 5), представленному в районах Карадага и Феодосийского залива. Ранее по результатам бентосной съёмки 2006 г. были получены сходные результаты, позволившие выделить в Феодосийском заливе на глубинах 28 – 34 м смешанное сообщество *A. kagoshimensis* – *P. rudis* (Болтачева и др., 2011). В то же время у берегов Кавказа на глубине 20 – 30 м анадара формирует собственный биоценоз, дистанцированный с биоценозом *P. rudis* (Чикина, 2009).

Для лучшего представления ситуации в отношении развития поселений анадара у берегов Крыма обратимся к итоговой выборке (включены данные и по 64 и 68 рейсам НИС) из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ (табл. 7).

Как видно, регистрируемая плотность поселений анадары на всех полигонах не превышает $100 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$, что соответствует аналогичным данным для побережья Кавказа 1980 – 1990-х гг.: 5,6 и $15,2 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ – соответственно в биоценозе анадары и анадары-упогебии (Золотарёв, Терентьев, 2012) и побережья Болгарии – $100 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ (Marinov, 1990). Биомасса крымских поселений анадары не превышает $100 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, что ниже аналогичных средних, указываемых цитируемыми авторами для районов Кавказа и Болгарии (соответственно 124,28, 233,04 и более $1000 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$). К 2003 г. у берегов Кавказа в биоценозе анадары (р-н Адлер – Геленджик) отмечено возрастание численности данного вида до 190 – 2590 $\text{экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ (в среднем 1160) и биомассы до 110 – 1180 $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$ (в среднем 450) (Чикина, 2009).

Табл. 7. Количественные показатели развития поселений *A. kagoshimensis* у берегов Крыма
Table 7. Quantitative indicators of *A. kagoshimensis* settlements off the Crimean coast

Район	Годы	Кол-во станций*	Глубина, м	Численность, $\text{экз.} \cdot \text{м}^{-2}$	Биомасса, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$
Каркинитский залив	2011	1	18	2	5,238
Западный Крым (р-н Учкюевки)	2003 – 2012	22	8 – 19	22	55,052
б. Севастопольская	2006 – 2013	6	4 – 17	10	0,219
б. Балаклавская	2006 – 2013	5	9 – 15	10	0,339
р-н Ласпи	2010	1	45	30	81,560
р-н м.Плака	2006	2	13, 15	20	39,614
Карадаг	2006	5	27 – 35	11	56,326
Феодосийский залив	2006 – 2011	8	21 – 34	83	77,896
Керченский пролив	1986	4	7 – 13	5	20,5
Керченское предпроливье	2011	1	32	20	5,138

Примечание: * – учтены станции, на которых обнаружена анадара
Note: * – selected the station which anadara was found

Используя приведённые выше данные, обратим внимание на средневыборочные веса моллюсков. У берегов Крыма в 2003 – 2013 гг. они колеблются в пределах $0,02 – 2,7 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1}$, исключая район Керченского пролива ($4,1 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1}$), в 1980 – 1990 гг. соответствующие средние у берегов Кавказа и Болгарии были на порядок выше – составляли соответственно 4–22 и более $10 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1}$, в 2003 г. у берегов Кавказа снизились до $0,39 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1}$. В последнем случае понижение средневыборочного веса моллюсков происходило на фоне абсолютно высоких показателей их численности.

Аналогичные относительно низкие значения средневыборочного веса моллюсков, указывающие на преобладание в поселении молодежи, отмечены и у берегов Крыма, но при более низких общих параметрах количественного развития. Данный вывод хорошо иллюстрируют материалы, полученные в ходе экспедиционных исследований 2010 г. (рис. 11). На обследованном участке Феодосийского залива поселение анадары имеет бимодальную размерную структуру с максимальной длиной раковины 29,4 мм, где около 95 % моллюсков представлены молодью длиной до 5 мм.

Анализ уже имеющихся данных указывает, что даже по прошествии более 40 лет с момента первого обнаружения анадары в Чёрном море, достаточно полного освоения ею крымского шельфа Чёрного моря не произошло. Причины относительно низкого количественного развития, преобладание в поселениях анадары более мелких моллюсков, как и сам факт более позднего (в сравнении с другими участками побережья Чёрного моря) освоения шельфовой зоны Крыма, с нашей точки зрения, могут иметь общую природу и нуждаются в специальном рассмотрении.

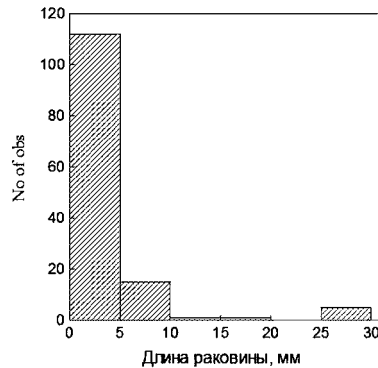


Рис. 11. Размерная структура поселений *Anadara kagoshimensis* в районе Феодосийского залива (ст. 25 и 26) по данным экспедиционных исследований на НИС «Профессор Водяницкий» в 2010 г.

Fig. 11. Size structure of *Anadara kagoshimensis* settlements near Feodosia Bay (station 25 and 26), according to research expeditions on the R/V “Professor. Vodyanitsky” in 2010

Заключение. Полученные результаты в определённой мере являются оценочными, поскольку основываются на ограниченном количестве доступного материала. В связи с этим, можно говорить о предварительном характере сделанных выводов. С нашей точки зрения весьма явной оказывается неоднозначность ситуации на различных участках шельфовой зоны Крыма. Если наиболее глубоководный пояс бентали, представленный биоценозом фазеолины, в целом можно характеризовать как относительно стабильный, то не может не вызывать тревогу сокращение пояса иловой мидии. Последнее проявляется в снижении её биомассы при достаточно явном сокращении среднепопуляционных размеров моллюсков. В отношении недавнего черноморского вселенца анадары можно говорить пока в целом о слабом освоении данным видом акватории шельфовой зоны Крыма, в сравнении с другими акваториями Черноморского бассейна.

Благодарности. Авторы благодарны Г.А. Добротиной за помощь в первичной обработке полученного материала. Работа выполнена в рамках Целевой комплексной программы научных исследований НАН Украины «Комплексна оцінка стану і прогнозування динаміки морського середовища та ресурсів Азово-Чорноморського басейну» № 0110U006203 и при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-44-01038 p_юг_a.

Литература

Андреев Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Специфика тканевого метаболизма у двусторчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) / Ред. Г.Е. Шульман, А.А. Солдатов. Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – С. 169 – 216.

Болтачева Н.А., Колесникова Е.А., Мазлумян С.А. Макрозообентос Феодосийского залива / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 163 – 169.

Водяницкий В.А. О естественноисторическом районировании Чёрного моря и в частности у берегов Крыма // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1949. – 7. – С. 249 – 255.

Заика В.Е. Изменение количества видов макробентоса в Черном море на глубинах 50 – 200 м // Докл. АН УССР. – Серия Б. – 1990. – № 11. – С. 68 – 71.

Заика В.Е. Де-эвтрофикация Чёрного моря и влияние климатических осцилляций // Состояние экосистемы шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия: Сборник статей, посвящённый 90-летию Новороссийской

морской биологической станции им. профессора В.М. Арнольди. – Краснодар, 2011. – С. 88 – 93.

Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1990. – 208 с.

Заика В.Е., Сергеева Н.Г. Макрозообентос нижних горизонтов черноморского шельфа (глубже 40 – 50 м) по данным последних съемок XX века // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 25 – 30.

Зайцев Ю.П. Экологическое состояние шельфовой зоны Чёрного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журн. – 1992. – 28, №4. – С. 3 – 18.

Золотарёв В.Н., Золотарёв П.Н. Двустворчатый моллюск *Sinearsa cornea* – новый элемент фауны Чёрного моря // Докл. АН СССР. – 1987. – 297, № 2. – С. 501 – 503.

Золотарев П.Н. Структура биоценозов бентали северо-западной части Черного моря и ее трансформация под воздействием антропогенных факторов. Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Севастополь, 1994. – 19 с.

Золотарёв П.Н., Терентьев А. С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. – 2012. – 52, № 2. – С. 251 – 257.

Кирюхина Л.Н., Губасарян Л. А. Биогеохимические характеристики черноморских донных осадков шельфовой зоны Крыма // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 18 – 20.

Киселёва М.И. Зообентос. Состав, размерная характеристика и вертикальное распределение / Под ред. В.Н. Грезе. Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 208 – 211.

Киселёва М.И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1981. – 165 с.

Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 84 – 99.

Киселева М.И., Ревков Н.К., Копытов Ю.П. Современное состояние и многолетние изменения зообентоса Стрелецкой бухты (район Севастополя) // Гидробиол. журн. – 1997. – 33, № 1. – С. 3 – 13.

Макаров Ю.Н., Костылев Э. Ф. Моллюски в эвтрофированных районах украинского шельфа Черного моря (по результатам наблюдений 1997–1998 гг.) // Вісник Житомирського педагогічного університету. Біол. науки. – 2002. – Вып. 10. – С. 120 – 122.

Маккавеева Е.Б. Виды макроэпифитона, исчезающие в районе Севастополя // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 10.

Мальцев В.И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиол. журн. – 1990. – 26, № 1. – С. 87 – 89.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В. Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX веке. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.

Несис К.Н. Некоторые вопросы пищевой структуры морского биоценоза // Океанология. – 1965. – 5, вып. 4. – С. 701 – 714.

Петров А.Н., Заика В.Е. Патологические изменения структуры раковин *Cerastoderma glaucum* Poiret (Mollusca: Bivalvia) в Севастопольской бухте // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 56–60.

Повчун А.С. Изменения донных сообществ Каркинитского залива // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 105 – 138.

Ревков Н.К. Таксономический состав донной фауны Крымского побережья Черного моря. Региональные особенности зообентоса. Вертикальное распределение зообентоса. Многолетние изменения зообентоса рыхлых грунтов в районе Юго-Западного Крыма / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 209 – 228, 326 – 338.

Ревков Н.К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 144 – 162.

Ревков Н.К., Просви́ров Ю.В., Лога́чев В.С. Распределение и состояние бентоса под влиянием сброса шламовых вод (район Балаклавы, глубина 25–88 м) // ИнБЮМ АН Украины. – Севастополь, 1992. – 16 с. – Деп. в ВИНТИ 20.02.92. N 585 – В92.

Ревков Н.К., Валова́я Н.А., Колесникова Е.А., Николаенко Т.В., Шалы́тин В.К. К вопросу о реакции Черноморского макрозообентоса на эвтрофирование // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа / Сб. Науч. Тр. – Севастополь, 1999а. – С. 199 – 212.

Ревков Н.К., Дивавин И.А., Мачкевский В.К., Валова́я Н.А. Аномалии мидий в аквакультуре // Гидробиол. Журн. – 1999б. – **35**, №4. – С.53 – 62.

Ревков Н.К., Болтачѐва Н.А., Николаенко Т.В., Колесникова Е.А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Чѐрного моря // Океанология. – 2002. – **42**, № 4. – С. 561 – 571.

Ревков Н.К., Болтачѐва Н.А., Бондаренко Л.В. Многолетние изменения зообентоса в акватории Ялтинского залива (Южный берег Крыма, Чѐрное море) // Морской экологический журнал. – 2014. – **13**, №2. – С. 49 – 62.

Сергеева Н.Г. Характеристика донных сообществ Ялтинского залива в условиях антропогенного воздействия / Ред. В.Е. Заика. Многолетние изменения зообентоса Чѐрного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 138 – 170.

Синегуб И.А. Макрозообентос. Донные сообщества. 1984 – 2002 гг. // Северо-западная часть Чѐрного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка, 2006. – С. 276 – 286.

Цветков Л.П., Маринов Т.М. Фаунистическое пополнение Чѐрного моря и изменение его донных экосистем // Гидробиология (София). – 1986. – **27**. – С. 3 – 21.

Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чѐрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика // автореф. дис... канд. биол. наук. – Москва, 2009. – 25 с.

Юнев О.А. Антропогенная эвтрофикация и ее влияние на состояние экосистемы пелагиали Чѐрного моря // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Чѐрного моря / Ред. В. Н. Еремеев, С. К. Коновалов. – Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2012. – С. 300 – 330.

Alexandrov B.G., Zaitsev Yu. P. Black sea biodiversity in eutrophication conditions // Conservation of the Biological Diversity as a Prerequisite for Sustainable Development in the Black Sea Region. – Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1998. – P. 221 – 234.

Black Sea Biological Diversity // Ukrainian National Report. Black Sea environmental series / Compl. Yu.P. Zaitsev and B.G. Alexandrov. – New York: United Nations Publication. – 1998. – 351 p.

Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of South Wisconsin // Ecol. Monogr. – 1957. – **27**. – P. 325 – 347.

Bronfman A.M., Vorobyova L.V., Garkavaya G.P., Zaitsev Yu.P., Nesterova D.A. Main features and tendencies of anthropogenic changes in the ecosystems of the north-western Black sea shelf / Proc. Of the Black Sea Symposium “Ecological problems and economical prospects” / 16–18 Sept. 1991. Istanbul, Turkey. Printing: Acar Matbaacilik A.S. Istanbul, 1994. – P. 59 – 75.

Chikina M.V., Kucheruk N.V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the northeastern part of the Black Sea: influence of alien species // Oceanology. – 2005. – **45**, suppl. 1. – P. 176 – 182.

Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. – 1993. – **18**. – P. 117 – 143.

Clarke K.R., Gorley R.M. PRIMER v5: User Manual / Tutorial. Primer–E: Plymouth. – 2001. – 92 p.

Duzgunes E. Ecological characteristic of *Anadora cornea* in the eastern Black Sea / Editor E. Ozhan. Proceedings of the Second International Conference on the Mediterranean Coastal Environment. Tarragona, Spain. – 1995. – P. 75 – 85.

*Gomoiu, M.–T., Scapharca inaequalis (Bruguier) – a new species in the Black Sea // Cercetari Marine, IRCM. – 1984. – **17**. – P. – 131 – 141.*

Habe T. The arcid subfamily Anadarinae in Japan and its adjacent areas (Mollusca) // Bull. Nat. Sci. Mus. – 1965. – **8**, № 1. – P. 71 – 85.

Marinov T.M. The Zoobenthos from the Bulgarian sector of the Black Sea. – Sofia: Bulg. Academy of Sci. Publ., 1990. – 195 p.

Oguz T., Velikova V., Kideys A. Overall assessment of the present state of Black Sea ecosystem // State of the Environment of the Black Sea (2001 – 2006/7) / Ed. Temel Oguz. – Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008 – 3. – Istanbul, Turkey, 2008. – P. 417 – 448.

Revkov N.K., Abaza V., Dumitrache C., Todorova V., Konsulova T., Mickashavidze E., Varshanidze M., Sezgin M., Ozturk B., Chikina M.V., Kucheruk N.V. The state of zoobenthos // State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7). Edited by Temel Oguz. Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008. – 3. – 2008. – Istanbul, Turkey. – P. 273 – 320.

Zaika V.E. Spatial structure of the Black Sea benthic communities: influence of the pelagic processes. Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. – Kluwer Acad. Publ., 1998. – 1. – P. 293 – 299.

Zaitsev Yu., Mamaev V. Biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline // Black Sea environmental series. – 1997. – 3. – 208 p.

Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species // Marine Ecology. – 1996. – 17. – P. 227 – 236.

The state of animal resources benthic deep-sea zone Crimean shelf after the crisis of the Black Sea ecosystem in second-half of XX century (based on expeditionary research 2010 on the RV “Professor Vodyanitsky”), N.K.Revko, N.A.Boltachova, I.P.Bondarev, L.V.Bondarenko, V.A.Timofeev. A result studies of macrozoobenthos (M) off the coast of the Crimea, from 64 and 68 expeditions RV “Professor Vodyanitsky” in 2010, in the depth range 22 – 123 m recorded 120 species of M with an average incidence of 20 ± 2 species on the station. Two faunal assemblages of zoobenthos corresponding to the known benthic Black Sea shelf zones – mussels’ (22 – 58 m) and the phaseolin one (70 – 98 m) were defined. In the area of silts mussels there was a decrease biomass M from $640 - 671 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (1960 – 1970 and 1980 – 2001) to $105 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (2010). One of the components of this process is to reduce the weight of the average in population mussels with ~ 6 (1970 – 1980s.) to ~ 3 (1990s) and less than $1 \text{ g} \cdot \text{ind.}^{-1}$ (2000 – 2010s.). In the area of phaseolin silts average values of quantitative indicators M by biomass in 2010 higher than similar parameters of 1982 – 1999 and approximately correspond to those of 1960 – 1970s. These M quantitative development data at a depth of 70 m as well as the size structure of the phaseolin complex leading settlements’ species indicate relatively stable development conditions of the deep-sea benthic fauna of the Crimea shelf in the XXI century first decade. A relatively weak colonization of the Crimea shelf zone of the recent invader – *Anadara kagoshimensis* in comparison with other Black Sea areas noted.

Keywords: Macrozoobenthos, *Mytilus galloprovincialis*, *Modiolula phaseolina*, *Anadara kagoshimensis*, Long-term Changes, Crimean shelf, the Black Sea.

Г.А. Киселева¹, канд. биол. наук, доцент
**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА В АССОЦИАЦИЯХ
МАКРОФИТОВ КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА
(2001 – 2012 гг.)**

Дан анализ биоразнообразия и пространственного распределения макрозообентоса в ассоциациях макрофитов Карадагского природного заповедника. Отмечена частичная смена состава водорослей и беспозвоночных. С 2006 г. численность и биомасса макрозообентоса уменьшаются, особенно среди моллюсков и ракообразных.

Ключевые слова: макрозообентос, ассоциации водорослей, экосистема, Карадагский природный заповедник.

Биологическое разнообразие является одним из важнейших видов информационных ресурсов. Поэтому в целях эффективной регуляции состояния окружающей среды необходимо знать и учитывать многообразие живых организмов, полиморфность взаимосвязей между ними. Особенно важно оценивать изменения, происходящие в прибрежных зарослевых сообществах, относящихся к контурным биотопам Мирового океана, где скапливаются наибольшие концентрации веществ, загрязняющих морскую среду. Фактически первыми на изменения экологических условий реагируют организмы, населяющие прибрежные водоросли. Наиболее распространенным фитоценозом среди донной растительности скалистой сублиторали открытых акваторий Черного моря является ассоциация многолетних бурых водорослей *Cystoseira crinita* (Desf.) Vory + *C. barbata* C. Ag. – *Cladostephus spongiosus* (Huds.) C. Ag. Изучение эпифитных сообществ зарослей цистозирры – важная часть экологического мониторинга, а соответственно, и контроля над состоянием прибрежных экосистем. Одним из ненарушенных природных комплексов крымского побережья является акватория Карадагского природного заповедника. В последние годы ключевые ассоциации макрофитобентоса претерпевают существенные изменения, при этом четко выявляются основные этапы их антропогенной сукцессии. Отмечается уменьшение биомассы ведущих видов водорослей – *C. barbata* и *C. crinita*, их исчезновение на глубине более 9 метров (Костенко, 1989), сужение ареала цистозировых фитоценозов и их замена цистозирово-филлофоровыми и филлофорово-ульвовыми (Костенко, 2002; Костенко и др., 2004). Пояс бурых многолетних водорослей смещается на меньшие глубины. Как следствие эвтрофирования прибрежных зон заповедника регистрируется повышенная встречаемость мезосапробной зеленой водоросли *Ulva rigida* C.Ag. Роль ульвы возросла, сформировались цистозирово-ульвовый, цистозирово-филлофоровый и филлофорово-ульвовый фитоценозы, ранее не регистрируемые в акватории Карадага (Костенко и др., 2004; Колесникова, Мазлумян, 2003; Киселева и др., 2009). Отмечается смещение глубоководного филлофорового фитоценоза на глубину 6 м (у Кузьмичева камня биомасса филлофоры достигала 466 г м²). В акватории КаПриЗ на изучаемых глубинах регистрируется дальнейшее заиление грунтов. В 2009 – 2012 гг. на глубинах 12 м водоросли прак-

¹ Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Таврическая академия, Симферополь, РФ.

тически отсутствовали по всем изучаемым трансектам. У скалы Левинсона-Лесинга ассоциации водорослей не отмечены уже на глубине 9 м. В сублиторальной зоне акватории повсеместно регистрируется существенная деградация структуры популяций цистозиры. Влияние эвтрофирования на растительные сообщества проявляется в первую очередь увеличением биомассы видов эпифитов и развитием короткоциклических видов с разветвленным талломом при уменьшении значимости многолетних бурых водорослей (Киселева, 2008; Костенко и др., 2004).

Цель настоящей работы – проанализировать результаты многолетних исследований видового состава, глубинного и пространственного распределения макрозообентоса и эпифитона в ассоциациях средообразующих макрофитов акватории Карадага.

Материал и методы. В основу работы легли результаты наших исследований состава беспозвоночных, обитающих в зарослях водорослей за 2001 – 2012 гг. Обработано более 650 проб макрозообентоса и эпифитона, собранных преимущественно в ассоциациях двух видов многолетних бурых водорослей – цистозиры. Именно они являются эдификаторами зоны псевдолиторали Карадагского природного заповедника. Сбор материала выполнен дайверами в летний период на глубинах 3, 6, 9 и 12 м и вручную на глубинах до 1,5 м по 6 основным створам: Лягушачья бухта, средняя Сердоликовая бухта, Золотые ворота, Пуццолановая бухта, Кузьмичев камень, бухта Биостанции. Кроме того, материал собран в различные сезоны года и в других точках акватории Карадага. Пробы отбирали общепринятыми методами при помощи мешка из мельничного газа (Маккавеева, 1979). Количественные показатели численности и биомассы макрозообентоса и эпифитона приведены к килограмму массы водорослей. Все группы беспозвоночных, кроме губок, некоторых кишечнополостных, мшанок и немертин, определены до вида. Оценка видового разнообразия выполнена с помощью индекса Шеннона, выравненность – при помощи индекса Пиелу, видовое богатство – с использованием индекса Маргалефа.

Результаты и обсуждение. В прибрежной ассоциации *C. barbata* + *C. crinita* за годы исследования выявлено 99 видов и форм беспозвоночных, относящихся к 7 типам, 12 классам, 23 отрядам, 47 семействам и 72 родам. Среди них 22 вида моллюсков. Из 8 видов двустворчатых моллюсков постоянным эпифитом зарослей водорослей является лишь *M. lineatus*, зарегистрированный на всех глубинах и всех створах исследования (табл. 1).

Табл. 1. Распределение макрозообентоса по глубинам в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника (2001 – 2012 г.)

Виды	Глубина, м			
	1,5	3	6	9
1	2	3	4	5
Coelenterata				
<i>Actinia equina</i> (L., 1766)	–	+	+	–
<i>Lucernaria campanulata</i> Lamourox, 1815	+	+	–	–
<i>Sertularella polyzonias</i> (L., 1758)	–	+	–	+
<i>Campanulina lacerata</i> (Johnston, 1847)	+	+	–	–
<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)	–	+	+	+
<i>Aglaophenia pluma</i> (L., 1758)	–	+	–	–
Bivalvia				
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	–	+	+	–
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	+	+	+	+
<i>Modiolus adriaticus</i> (Lamarck, 1819)	–	–	+	–

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Modiolula phaseolina</i> Philippi, 1844	–	–	–	+
<i>Chamelea gallina</i> (L., 1758)	–	–	–	+
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	–	–	+	–
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	–	–	–	+
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1840)	–	–	–	+
Gastropoda				
<i>Gibbula divaricata</i> (L., 1758)	–	+	–	+
<i>G. adriatica</i> (Philippi, 1844)	–	+	+	–
<i>Tricolia pullus</i> (L., 1758)	+	+	+	+
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1778)	–	+	+	+
<i>Rissoa splendida</i> Eichwald, 1830	+	+	+	+
<i>R. labiosa</i> (Montagu, 1803)	+	–	+	–
<i>Mohrensternia parva</i> (Da Costa, 1779)	+	+	+	–
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	–	+	–	–
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu, 1803)	–	–	–	+
<i>Cyclope donovani</i> (Risso, 1826)	+	+	+	–
<i>C. neritea</i> (Osroumoff, 1893)	–	–	+	–
<i>Tritia reticulata</i> (L., 1758)	–	–	+	+
<i>Rapana venosa</i> (Valenciensis, 1846)	–	+	+	+
<i>Odotomia eulimoides</i> Hanley, 1844	+	+	–	–
<i>Parthenina indistincta</i> (Montagu, 1803)	+	–	–	–
Loricata				
<i>Acanthochitona fascicularis</i> (L., 1767)	–	–	+	–
<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	–	+	+	+
Polychaeta				
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	+	+	+	+
<i>Perinereis cultrifera</i> (Muller, 1776)	+	+	+	–
<i>Platynereis dumerilii</i> (Aud. et M.–Edwards, 1833)	–	+	+	–
<i>Neanthes succinea</i> (Frey et Leuckart, 1847)	–	–	+	+
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Muller, 1776)	–	–	+	+
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)	+	–	–	–
<i>Nephtys cirrosa</i> Ehlers, 1868	–	–	–	+
<i>N. hombergii</i> Savigny, 1818	–	–	+	+
<i>Eulalia viridis</i> (L., 1767)	+	–	–	–
<i>Eteone picta</i> Quatrefages, 1865	–	+	–	–
<i>Syllis prolifera</i> (Krohn, 1852)	–	+	–	–
<i>S. hialina</i> (Grube, 1863)	+	–	+	–
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1837)	–	–	+	–
<i>Pterocirrus macroceros</i> (Grube, 1860)	–	+	–	–
<i>Protodrilus flavocapitatus</i> (Uljanin, 1877)	–	+	+	–
<i>Pomatoceros triqueter</i> (L., 1758)	–	–	–	+
<i>Mercierella enigmatica</i> Fauvel, 1923	–	+	–	–
<i>Pectinaria belgica</i> , (Pallas, 1766)	–	–	+	–
<i>Pholoe synophthalmica</i> Claparede, 1868	–	+	+	+
<i>Lysidicae ninetta</i> Aud et M.Edw., 1834	–	+	–	–
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	–	+	+	–
<i>Spirorbis pusilla</i> (Rathke, 1799)	+	+	+	–
<i>Sp. corugatus</i> Montagu, 1804	–	+	–	–
Cirripedia				
<i>Balanus improvisus</i> Darwin, 1854	+	+	+	–
Decapoda				
<i>Pilumnus hirtellus</i> (L., 1758)	–	+	–	–

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Macropodia longirostris</i> (Fabricius, 1798)	–	+	+	–
<i>Macropipus arcuatus</i> (Leach, 1814)	+	–	–	–
<i>M. depurator</i> (L., 1761)	–	+	–	–
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1793)	–	–	+	–
<i>Diogenes pugilator</i> Roux, 1828	–	–	+	+
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1837	–	+	–	–
<i>Pisidia longimana</i> (Risso, 1815)	+	+	–	–
Anisopoda				
<i>Leptocheilia savigny</i> (Kroyer, 1842)	–	+	+	–
Isopoda				
<i>Naesa bidentata</i> (Adams, 1800)	+	+	–	–
<i>Sphaeroma pulchellum</i> (Colosi, 1921)	–	+	–	–
<i>Synisoma capito</i> (Rathke, 1837)	+	+	+	–
<i>Idotea ostroumovi</i> Sowinsky, 1895	+	–	–	–
<i>Idotea baltica basteri</i> (Audouin, 1827)	+	+	+	–
Amphipoda				
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	–	+	+	+
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	–	+	+	+
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	+	+	–	–
<i>Nototropis guttatus</i> (A. Costa, 1831)	–	+	–	–
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1837)	–	–	+	+
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	–	+	+	+
<i>Tritaeata gibbosa</i> (Bate, 1862)	–	+	+	–
<i>Orchestia gammarella</i> (Pallas, 1766)	+	–	–	–
<i>Hyale pontica</i> Rathke, 1837	+	+	–	–
<i>H. perieri</i> (Lucas, 1846)	+	+	–	–
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> A. Costa, 1853	+	+	+	+
<i>M. versiculatus</i> (Bate, 1856)	+	–	–	–
<i>M. damnoniensis</i> (Bate, 1856)	+	+	–	–
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893	+	+	+	–
<i>Grubia crassicornis</i> (A. Costa, 1857)	–	+	–	–
<i>Ampithoe helleri</i> Karaman, 1975	–	+	+	–
<i>A. ramondi</i> Audouin, 1826	+	+	+	+
<i>Jassa ocia</i> (Bate, 1862)	+	+	+	–
<i>J. marmorata</i> (Holmes, 1903)	–	+	–	–
<i>Erichtonius difformis</i> M.–Edwards, 1830	+	+	+	+
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)	+	+	–	–
<i>Caprella acanthifera ferox</i> (Chernjavsky, 1868)	+	+	+	+
<i>C. liparotensis</i> Haller, 1879	–	+	–	–
Insecta				
<i>Clunio marinus</i> (Haliday, 1855)	+	+	–	–
Pantopoda				
<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)	–	+	+	–
Porifera				
<i>Halichondria panicea</i> (Pallas, 1766)	–	–	+	+
Bryozoa	+	+	+	–
Plathelminthes				
Turbellaria g. sp.	–	–	–	+
Nemathelminthes				
Nematoda g. sp.	–	–	+	–
Ostracoda	–	–	+	+
Общее число таксонов	37	68	55	34

Основной вклад в биомассу населения цистозиры вносят двустворчатые (8 видов), с преобладанием митилид. Последние приурочены к твёрдым грунтам и доминируют в районах скал. Относясь по типу питания к сестонофагам-фильтраторам, они участвуют в процессах самоочищения прибрежных вод. Доминирующим видом на мелководье от причала до Лягушачьей бухты является *M. lineatus*, имевший в 2001 – 2004 гг. 100%-ую встречаемость. Его максимальная численность зафиксирована летом у скалы Левинсона-Лессинга – 1302 экз. кг⁻¹ при биомассе 144 г · кг⁻¹. Мидии (*M. galloprovincialis*) в наших сборах редки и имеют небольшие размеры. Однако этот вид в зоне сублиторали скал в 1976 – 1978 гг. был доминирующим (Синегуб, 2004), а в 1990-е годы широко представленным (Маккавеева, 1989). Единично зарегистрирован глубоководный вид *M. phaseolina*, а также *P. exiguum*, отмеченный в Лягушачьей бухте на глубине 9 м.

Основу видового разнообразия моллюсков составляют гастроподы – 15 видов. *Tr. pullus*, встречающийся на всех станциях, на мелководье является субдоминантом и преобладает на створах с рыхлыми грунтами: Средняя Сердоликовая и Лягушачья бухты, мыс Мальчин. На глубинах 3 и 6 м триколия доминирует на всех створах, кроме скал Иван Разбойник и Золотые ворота, грота Шайтан, где преобладает митилястер. Максимальная численность триколии зафиксирована в районе Лягушачьей бухты на глубине 6 м – 570 экз. кг⁻¹. Массовым для зарослевых сообществ является гастропода *R. venusta*, занимающая ведущее положение в осенний период в загрязненной Актинометрической бухте, прилегающей к заповеднику. В районе Кузьмичева камня отмечена наивысшая численность этого моллюска – 146,3 экз. кг⁻¹. Данный вид летом имеет 85%-ую встречаемость, однако по количественным показателям уступает *R. splendida*, оказываясь субдоминантом только осенью. Виды *C. donovani* и *C. neritea* (Лягушачья бухта, Кузьмичев камень) на мелководье отмечены редко, причем последний чаще встречается на глубине 6 м, где имеет максимальную численность. В биоценозах перечисленных бухт возрастает доля гастропод *G. adriatica* и *G. divaricata*, которые по данным Е.Б. Маккавеевой (1979), не являются типичными зарослевыми видами, обитают на песчаных грунтах и лишь изредка могут «вползти» на макрофиты. Массовость этих моллюсков на цистозире может свидетельствовать о заилении песчаных грунтов и вынужденном перемещении гиббулы в зарослевые сообщества. В районе м. Мальчин, по свидетельству аквалангистов, заросли цистозиры, на твердых субстратах на глубинах 6 – 9 м не обнаружены, на глубине 3 м крайне малочисленны. Это обстоятельство подтверждает факт «наступления» илов, образующихся в результате чрезмерного поступления аллохтонной органики. Глубоководный вид *C. pusillum* у побережья зарегистрирован единично, его численность растет с глубиной и максимальна на 9 м в Лягушачьей бухте – 104,7 экз. кг⁻¹. Редко и с невысокой численностью отмечен панцирный моллюск *L. cinerea* – единственный в наших сборах представитель хитонов. В 1980-е годы этот моллюск был распространен вдоль всего побережья (Маккавеева 1979), нами он обнаружен в акватории причала и грота Шайтан. За последние годы не зафиксирован моллюск *A. fascicularis*, отмеченный в сборах 2001 – 2002 гг. по тем же створам (Киселева, Гаголкина, 2004; Киселева и др., 2005; Киселева и др., 2006).

Среди полихет (22 вида), отмечены эррантные и седентарные формы. В зарослях цистозиры преобладает группа нереид (8 видов). Высокие показатели их численности отмечены на глубине 12 и 9 м у скалы Левинсона-Лессинга в 2004 г. (до 290 экз. кг⁻¹). В 2002 г *P. cultrifera* и *Pl. dumerilii* преобладали на глубине 9 м у скалы Золотые ворота и достигали численности 256 экз. кг⁻¹. Виды *N. zonata*,

P. cultrifera – практически постоянные компоненты макрозообентоса, обитающие в зарослях водорослей на всех глубинах, – являются массовыми для карадагского побережья, но в наших сборах не показали высокой численности. Летом доминирующим является *N. zonata* с максимальной численностью 72 экз. кг⁻¹, хотя на отдельных створах преобладает *Pl. dumerilii* (грот Шайтан, 6 м; причал и бухта Лягушачья – до 1 м). Осенью в зарослевых сообществах возрастает доля нереиды *P. cultrifera* (максимально 31 экз. кг⁻¹, Кузьмичев камень), имеющая в этот сезон 80%-ую встречаемость, в отличие от *N. zonata* (50%), и *Pl. dumerilii* (60%), чьи максимальные количественные показатели зафиксированы в диапазоне глубины 0 – 1 м (Киселева, Дикий, 2008; Киселева и др., 2009). Единичны *N. costae* и *N. cirrosa*, численность которых не превышала 3,9 и 2,4 экз. кг⁻¹ соответственно. Нереида *H. diversicolor* у побережья отмечена весной и осенью, летом обнаружена на глубинах 3 и 6 м. Помимо нереид в значительно меньшей степени представлены семейства Phyllodocidae, Aphroditidae, Syllidae, Nephtydidae, Serpullidae. Седентарная форма *Sp. pusilla* распространена на створах Кузьмичев камень, скала Золотые ворота, Средняя Сердоликовая бухта. В наших сборах 16% видов многощетинковых червей следует отнести к массовым. Это преимущественно эврибионтные эррантные полихеты – *P. cultrifera*, *N. zonata*, *Pl. dumerilii*, *S. prolifera*, *S. hyalina* и седентарные – *Sp. pusilla*. 84% видов полихет регистрируются как редкие и малочисленные. Некоторые из них встречены лишь однажды единичными экземплярами. В 7 семействах – Nephtydidae, Glyceridae, Polynoidae, Eunicidae, Spionidae, Serpullidae, Spirorbidae – выявлено по два вида. *N. cirrosa*, *Ph. synophthalmica*, *N. unicornis*, *Am. gracilis* обнаружены лишь как единичные формы в отдельных местах отбора проб. В семействах Sygalionidae, Capitellidae, Terebellidae, Sabellidae отмечено по одному виду.

Тип Arthropoda представлен 2 классами, 6 отрядами, 18 семействами и 37 видами. Основу видового разнообразия беспозвоночных биоценоза цистозеры на глубинах 0,2 – 1,5 и 3 м составляют амфиподы. Среди них массовыми являются *A. ramondi*, *E. difformis*, *S. monoculoides*, *C. acantifera ferox*, *H. pontica*. Из равноногих раков наиболее часто встречается *S. capito*. Виды отряда Decapoda (*M. arcuatus*, *M. holsatus*, *B. sexdentatus*, *D. pugilator*) зарегистрированы в единичных экземплярах на глубинах выше 3 м со встречаемостью 10 – 15%. На протяжении всех сезонов отмечены мелкие креветки *H. longirostris*, достигающие максимальной численности 26 экз. кг⁻¹ у скалы Левинсона-Лессинга. *A. ramondi* имеет встречаемость 81% и доминирует среди амфипод на большинстве створов, достигая максимальной численности на мелководье в Сердоликовой бухте (127 экз. кг⁻¹). Танаидовые раки, не отмеченные в 2001 – 2002 гг., многочисленны только в районе скалы Иван-Разбойник на глубине 3 м, хотя, согласно данным Е. Б. Маккавеевой (1979), *L. savignyi* в 1980-е годы являлся доминирующим. Класс Rantopoda представлен одним видом *E. spinosa*, единично отмеченным в разных местах отбора проб на глубинах более 3 м.

Процентное соотношение основных трех таксонов беспозвоночных по численности неравномерно и колеблется по местам отбора проб, глубинам, сезонам и годам исследований. Во все изученные сезоны по численности преобладают моллюски, в основном за счет митилястера, но на глубинах 6 и 9 м доминирующее положение часто переходит к брюхоногим (*T. pullus*, *B. reticulatum*). Размах показателей может быть представлен как: Моллюски (57 – 94,4%): Полихеты (0 – 8,9%): Ракообразные (4 – 41%). Меньшие значения биомассы эпифитона приходятся на весенний период, наибольшие – на летний.

За последние годы в акватории Карадага все более увеличивается значимость видов с широкой экологической амплитудой, способных обитать в условиях разной интенсивности аллохтонного загрязнения. Как видно из данных табл.1, заметно возрастает доля видов – биоиндикаторов загрязнения: плотоядных моллюсков *C. donovani*, *C. neritea*, полихеты *N. hombergii*, изоподы *S. capito*. Однако обнаружены отдельные виды – *L. campanulata*, *A. fascicularis*, *E. sanguinea*, *Sp. corrugatus*, *M. arcuatus* и др., длительное время не регистрируемые в изучаемой зоне.

Показателями деградации сообществ и, следовательно, нарушения условий среды на глубинах 9 – 12 м являются уменьшение видового разнообразия, очень низкая биомасса макрозообентоса (10 – 50 г кг⁻¹ веса водорослей), снижение доли руководящего вида и индекса доминирования. Следует отметить флуктуации общего числа регистрируемых видов в зарослях водорослей. В 2006 г. нами выявлено 98 видов макрозообентоса, в 2008 г. – лишь 48, хотя в последующие годы отмечено увеличение до 72 (рис. 1). Выпадают отдельные виды мелких Decapoda, Pantopoda и др.

Распределение беспозвоночных по глубинам определяется естественными гидродинамическими и гидрофизическими параметрами. По видовому богатству более значимыми являются глубины 3 – 6 м. Здесь регистрируется 36,2 и 28,1% видов от всего состава изучаемого макроэпифитона соответственно (Колова и др., 2011). Наблюдаются аналогичные изменения численности и биомассы беспозвоночных (табл. 2)

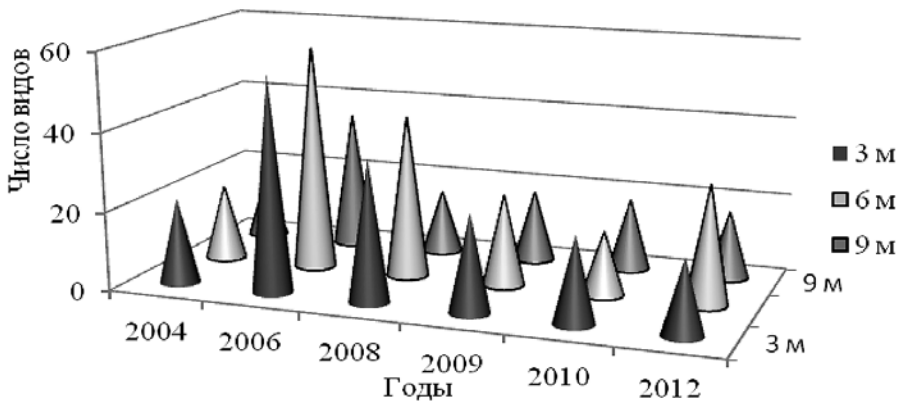


Рис. 1. Соотношение числа видов основных групп беспозвоночных в зарослях водорослей по глубинам и годам

Значительно меняется плотность и встречаемость руководящего вида *M. lineatus*. В 2002 г. митилястер имел 100% встречаемость по всем глубинам и изучаемым зонам и достигал до 8636 экз. кг⁻¹ на глубине 9 м у Кузьмичева камня. Сейчас отмечается угнетение популяций и этого вида фильтратора, обеспечивающего процесс естественного самоочищения акватории. В 2004 г. максимальная численность моллюска составляла 1054 экз. кг⁻¹, в 2006 г. – 1410,5, а в июне 2008 г. встречаемость митилястера по всем зонам исследования составила 75%, и плотность поселения в акватории Кузьмичева камня на глубине 6 м – лишь 124,5 экз. кг⁻¹ (табл.2). Однако в 2012 г. на этом же створе и глубине плотность митилястера составила 1071 экз. кг⁻¹.

Табл. 2. Многолетние изменения плотности (экз. · кг⁻¹) массовых видов макрозообентоса в ассоциациях цистозеры в летний период (акватория Кузьмичева камня)

Виды	1955*	1981*	2002	2004	2006	2008	2010	2012
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lucernaria campanulata</i>	13	0	6,14	28,3	14,2	0	0	2,3
<i>Lepidochitona cinerea</i>	22	90	8	0	0	0	4,5	2,7
<i>Rissoa splendida</i>	1196	784	72,15	320,4	122,9	6,86	922,6	457,4
<i>Tricolia pullus</i>	19	687	560	293	1346	17,7	509,7	402,5
<i>Cyclope donovani</i>	-	5	16,8	13,3	10,8	2,4	19,4	54,1
<i>Mytilaster lineatus</i>	66	5664	8636	2930,6	1139,8	124,5	207,4	1071
<i>Caprella acanthifera ferox</i>	22	2221	210	160,7	214,3	33,1	2,34	3,9
<i>Jassa ocia</i>	0	0	200	0	87,3	3,43	6,7	28,2
<i>Synisoma capito</i>	0	39	41,6	10,1	10,6	1,7	2,3	3,9
<i>Hippolitae longirostris</i>	51	17	25	14,3	18,9	0	3,4	0

*Данные Е.Б. Маккавеевой (1989)

Подобные флуктуации можно отметить практически для всех основных видов, но при этом наблюдается и качественная перестройка видового состава. Анализ многолетней динамики количественных показателей основных видов беспозвоночных показал, что численность и биомасса в период исследования колебались в широких пределах, проявляя тенденцию уменьшения.

Распределение плотности беспозвоночных по основным створам и глубинам исследования показано на рис. 2 и 3.

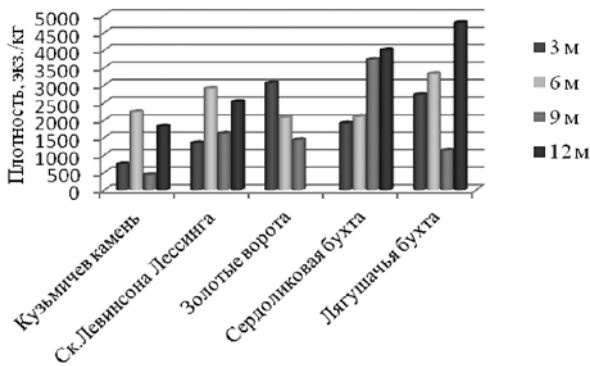


Рис. 2. Распределение плотности макрозообентоса в ассоциации цистозеры по глубинам в разных зонах акватории Карадага (2006 г.)

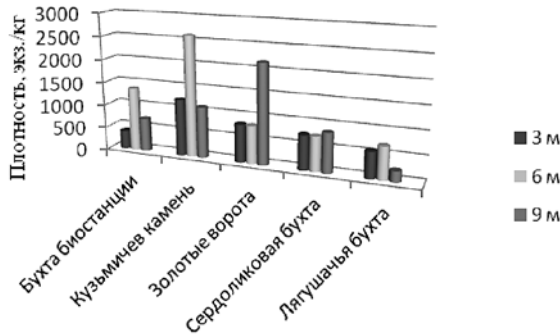


Рис. 3. Распределение плотности макрозообентоса в ассоциации цистозеры по глубинам в разных зонах акватории Карадага (2012 г.)

На диаграммах четко видно уменьшение общей плотности фитофильных беспозвоночных и угнетение поселений макрозообентоса, как и в целом водорослевых сообществ в направлении поселка Коктебель. С 2004 по 2012 г. фиксируется прогрессивное сокращение популяций мидий практически на всех скальных участках. В летнее время все лишённые мидий скалы глубже 3 – 4 м покрыты серой взвесью (Смирнова, 2012), что способствует выпадению карбонатно-силикатного слоя на поверхности макрофитов, угнетает их жизнедеятельность, приводит к гибели водорослей. Эти процессы, безусловно, изменяют состав и развитие макрозообентоса и эпифитона. Однако исследованиями гидрохимиков (Ковригина и др., 2010) показано, что в 2009 г. по изменчивости гидролого-гидрохимических и биологических характеристик, а также по трофическому уровню акватория Карадагского заповедника продолжала оставаться достаточно чистой и соответствовала своему статусу.

Анализ биоразнообразия проводили с использованием индекса Шеннона по численности (рис. 4) по разным створам на всех глубинах.

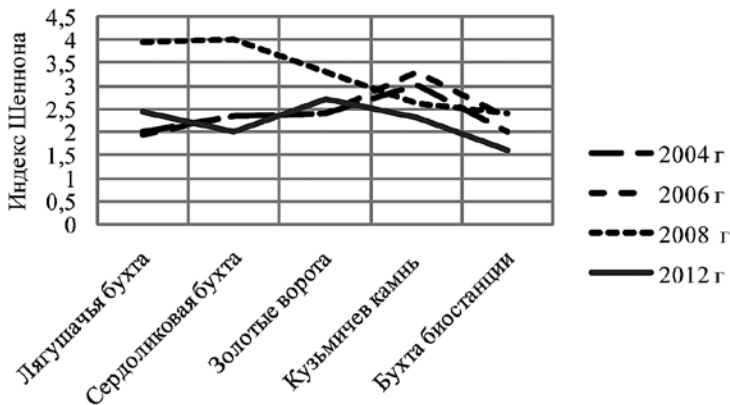


Рис. 4. Изменение индекса видового разнообразия Шеннона (по численности) в ассоциациях цистозеры на глубине 3 м по характерным годам исследования

Минимальные значения индекса Шеннона по отмеченным годам (1,59 бит/экз.) соответствуют регрессивным ценозам с упрощенной структурой в акватории бухты Биостанции и Сердоликовой бухты (2012 г.) и Золотых ворот (2006). Максимальные показатели (4 – 4,3) регистрируются в Сердоликовой бухте (2004) и у Кузьмичева камня (2006 г.). Заметно снижение видового разнообразия по годам исследования.

Индекс доминирования Берджер-Паркера по всем годам и створам высок и во многих случаях превышает 0,5. Поэтому показатели выравненности пространственного распределения видов (рис. 5) во многих случаях малы, но вполне объяснимы для каждого створа независимо от глубин и сезона исследования. Меньшие показатели индекса выравненности Пиелу отмечены в 2006 г., когда были зарегистрированы более высокое видовое разнообразие, численность и биомасса изучаемых зооценозов и высокая степень агрегированности беспозвоночных.

За 10 лет мониторинговых наблюдений за состоянием зооценозов в ассоциациях цистозеры в акватории Карадага существенных преобразований структуры и функционирования сообществ беспозвоночных не отмечается. Анализ трофической структуры макроэпифитона в изучаемой акватории показал, что в прибрежной полосе по видовому составу преобладают фитофаги с детритофага-

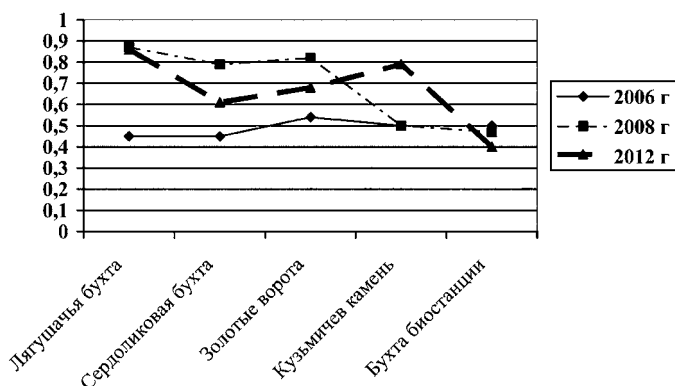


Рис. 5. Изменение индекса выравнимости Пиелу по характерным годам исследования в ассоциациях цистозеры на глубине 3 м

ми, представленные гастроподами и ракообразными (48–65%). Доли плотоядных разнообразны и в разные годы составляют от 19 до 32%, однако их вклад в общую численность и биомассу беспозвоночных невелик. Биомасса населения цистозеры определяется, главным образом, животными – сестонофагами, включающими двустворчатых моллюсков, силлид и отдельных видов бокоплавов. Это указывает на принадлежность исследуемых сообществ к устойчивым, ненарушенным, что связано с благоприятным влиянием заповедного режима. Однако в последние годы отмечается существенное сокращение численности основных сестонофагов – митилид, что, несомненно, может привести к нарушению равновесного состояния структуры и функционирования сообществ фитофильных беспозвоночных.

Эпифитон, обитающий на талломах других видов водорослей, изучен меньше. Бурая водоросль *C. crinita* имеет более гибкий пластичный таллом, который покрыт специфическими выделениями, обитает на меньших глубинах и более интенсивно подвергается действию прилива. Численность и биомасса зооэпифитов, найденных здесь, существенно ниже, чем на *C. barbata*. Здесь, как правило, у самого основания таллома располагаются друзы митилистера и обитающие в них отдельные виды полихет и ракообразных, живущих в трубках. На талломах короткоциклических бурых водорослей *Padina pavonica* (L.) концентрируются амфиподы, чаще из сем. Hyalidae, Ampithoidae, Ischyroceridae, Caprellidae, единичные полихеты из сем. Nereidae. Моллюски найдены крайне редко и лишь брюхоногие – *T. pullus*, *R. splendida*. На талломах *Cladophora* sp. высокой численности достигали брюхоногие *B. reticulatum*, *R. splendida* (1148 экз. кг⁻¹) и амфиподы *E. difformis*, *A. ramondi*, *D. spinosa*, *C. acantifera ferox* (2397 экз. кг⁻¹). Талломы *U. rigida* имеют меньший по численности и видовому богатству состав компонентов эпифитона. Зарегистрированы отдельные виды полихет, чаще из сем. Nereidae (47 экз. кг⁻¹), бокоплавов из сем. Ampithoidae, Hyalidae, единичные брюхоногие *T. pullus*, *R. splendida*.

Выводы. 1. Зарослевые сообщества цистозеры прибрежной акватории Карадагского природного заповедника характеризуются высоким биоразнообразием и устойчивой структурой. Зооценоз представлен 7 таксономическими категориями и включает 99 видов. Среди них преобладают ракообразные (36 видов, из них 22 вида амфипод), полихеты (22 вида) и брюхоногие моллюски (15). **2.** Показатели процентного соотношения основных групп беспозвоночных по численности колеблются по местам отбора проб, глубинам и годам исследования и со-

ставляют: Моллюски (57 – 94,4%): Полихеты (0 – 8,9%): Ракообразные (4 – 41%).
3. За последние годы отмечаются количественные и качественные изменения фауны биотопа зарослей водорослей. Уменьшаются средние показатели плотности и биомассы фауны. Одной из основных причин является утрата доминирующего положения двустворчатым моллюском митилястером. При этом уменьшается число и численность видов, связанных топически с друзьями митилид, живущих в трубках бокоплавов (*Er. difformis*, *Pl. gammaroides*, *Am. ramondi*), некоторых видов полихет. Регистрируемая деградация донных фитоценозов, сужение границ основного зарослевого пояса цистозеры приводят к преобразованию и зооценозов. Частично изменяются доминирующие виды, но при этом показатели видового разнообразия фитотфильной фауны за период исследования близки.

Благодарности. Выражаем глубокую благодарность А.Л. Морозовой и Н.С. Костенко за внимание и содействие в организации исследований в акватории Карадагского природного заповедника. Благодарим студентов ТНУ им. В.И. Вернадского Д. Подзорову и С. Ширинскую за помощь в сборе и обработке материала.

Литература

Киселева Г.А., Гаголкина А.В. Макрозообентос зарослей водорослей прибрежной зоны Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов к 90 летию Карадагской научной станции. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ. – 2004. – С. 121 – 133.

Киселева Г.А., Борисенко Т.А., Гаголкина А.В. Структура зарослевых сообществ цистозеры Карадагского побережья // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: Тематический сборник научных трудов / Ред. В.Г. Мишнев, А.Н. Олиферов. – Симферополь: Таврия, 2005. – Вып.15. – С. 117 – 123.

Киселева Г.А., Гаголкина А.В., Борисенко Т.А. Структурно-функциональное биоразнообразие зообентоса зарослей цистозеры Карадагского побережья // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: Тематический сборник научных трудов / Ред. В.Г. Мишнев, А.Н. Олиферов. – Симферополь: Таврия, 2006. – Вып.18. – С. 73 – 77.

Киселева Г.А., Дикий Е.А. Состояние зооценозов в ассоциациях водорослей Карадагского заповедника // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь. – 2008. – Вып. 19. – С. 17 – 22.

Киселева Г.А., Дикий, Е.А., Заклецкий А.А. Беспозвоночные в зарослях водорослей Карадагского природного заповедника // Карадаг – 2009: Сб. научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины / Ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, – 2009. – С. 366 – 375.

Ковригина Н.П., Трощенко О.А., Губанов В.И., Субботин А.А., Поспелова Н.В. Результаты исследований экологического состояния акватории Карадагского природного заповедника (2009 г.) // Морська гідробіологія. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. – 2010. – №3. – С. 116 – 118.

Колесникова Е.А., Мазлумян С.А. Межгодовые и многолетние изменения разнообразия бентоса прибрежных зарослей цистозеры и особенности структуры вагильного бентоса на различных видах макрофитов // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 238 – 246.

Колова К.А., Молчанова Ю.В., Киселева Г.А. Динамика видового богатства макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // Морск. экол. журн. – 2011. – Отдельный выпуск. – № 2. – С. 37 – 42.

Костенко Н.С. Фитобентос // Природа Карадага. – К.: Наук. думка. – 1989. – С. 163 – 176.

Костенко Н.С. Тенденции развития донной растительности Карадагского природного заповедника НАН Украины в условиях антропогенного воздействия // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана / Сб. науч. тр. – Симферополь: ТНУ. – 2002. – Вып. 12. – С. 133 – 137.

Костенко Н.С., Дикий Е.А., Алексеева С.П. Фитобентос юго-восточной части крымского побережья Черного моря // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сб. науч. тр., посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 66–84.

Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. – К.: Наук думка. – 1979. – 228 с.

Маккавеева Е.Б. Бентос // Природа Карадага. – К.: Наук. думка. – 1989. – С. 233–242.

Смирнова Ю.Д. Антропогенные и биотические факторы трансформации биоразнообразия гидробионтов в узкой прибрежной зоне Карадага // Биоразнообразие и устойчивое развитие / Тез. докл. II Международной научно-практич. конф. (Симферополь, Украина, 12–16 сентября 2012 г.). – Симферополь. – 2012. – С. 429–431.

Синегуб И.А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Черном море у Карадага // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. науч. тр., посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С.121–132.

Present consisting of the macrozoobenthos of the algae tangle in Karadag Naturel Reserve (2001–2012). *G.A. Kiselyova, E.A. Dykiy, A.A. Zakletskyi.* The comparative inter – annual analysis of macrozoobenthos spatial distribution and diversity in the coastal algae thickets of Karadag Naturel Reserve is carried out. Changes in the species composition of algae and associated epiphytic fauna of invertebrates were observed. The decrease of average values of macrozoobenthos abundance and biomass, especially among Mollusca, Crustacea has been observed since 2002.

Key words: Macrozoobenthos, Ecosystem, Tangle of Algae, Karadag Naturel Reserve

В.И. Мальцев¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Ю.Ф. Иванчикова², студентка
**ПРИБРЕЖНЫЙ ИХТИОКОМПЛЕКС АКВАТОРИИ КАРАДАГСКОГО
ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)**

В результате визуальных учётов рыб прибрежного комплекса Карадагского природного заповедника НАН Украины в 2012 – 2013 гг. выявлено, что наибольшей численностью рыб характеризовалась Львиная бухта (8240 экз.·га⁻¹) и прибрежное мелководье у Биостанции (3480 экз.·га⁻¹), наименьшей – мелководья против Чёрного оврага (670 экз.·га⁻¹). Наиболее массовыми (1000 – 2500 экз.·га⁻¹) на всех исследованных участках акватории являются 2 вида оседлых рыб – зеленушка рулена *Symphodus tinca* и морская собачка красная *Parablennius sanguinolentus*, они же характеризуются 97 – 100% встречаемостью. Высокой встречаемостью характеризуются также некоторые мигранты, а именно кефали, ласкирь и султанка, однако их численность невысока (100 – 500 экз.·га⁻¹). Из 114 видов рыб, встреченных в разные годы в акватории заповедника, 35 находятся под особой охраной украинского законодательства и международных конвенций. Так, 30 видов занесены в Красную книгу Украины, 6 – в Европейский красный список, 9 – в Красный список МСОП (IUCN), 9 – охраняются в рамках Бернской конвенции, 3 – Боннской конвенции, 5 – конвенции CITES. 4 вида: губан зелёный *Labrus viridis*, троопёр черноголовый *Tripterygion tripteronotus*, рыба-присоска толсторылая *Lepadogaster candolii* и морская ласточка *Chromis chromis* – были встречены непосредственно в результате визуальных учётов 2012 – 13 гг.

Ключевые слова: рыбы черноморские, прибрежный ихтиокомплекс, Карадагский природный заповедник

После создания Карадагского природного заповедника (КаПриЗ) появилась потребность ведения Летописи природы, составной частью которой должна быть информация о состоянии рыбного населения акватории.

За последние 100 лет исследователи неоднократно обращались к изучению ихтиофауны КаПриЗ, и результатом их усилий стала идентификация в пределах заповедной акватории 114 видов рыб. Собранные научные данные обобщены в работах К.А. Виноградова (1931, 1949), А.Н. Смирнова (1959), Н.С. Костенко и В.В. Шаганова (2004). Тем не менее, в последнее десятилетие систематические исследования ихтиокомплекса акватории заповедника не проводились, что не удовлетворяет требованиям организации мониторинга рыб в границах объекта природно-заповедного фонда. Особняком стоит работа по оценке состояния прибрежного ихтиокомплекса, выполненная В.В. Шагановым (2004) и относящаяся к 2002 г.

Настоящая работа посвящена оценке современного состояния ихтиокомплекса акватории КаПриЗ как отправной точки организации его мониторинга. При этом также ставилась задача в процессе проведения исследования обеспечения минимизации негативного влияния на биоту и неприкосновенности видов, находящихся под особой охраной (Червона книга... 2009).

Материал и методы. Прибрежный ихтиокомплекс исследовали в июне – сентябре 2012 и в июне – августе 2013 гг. Район исследования (рис. 1): бухта

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

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

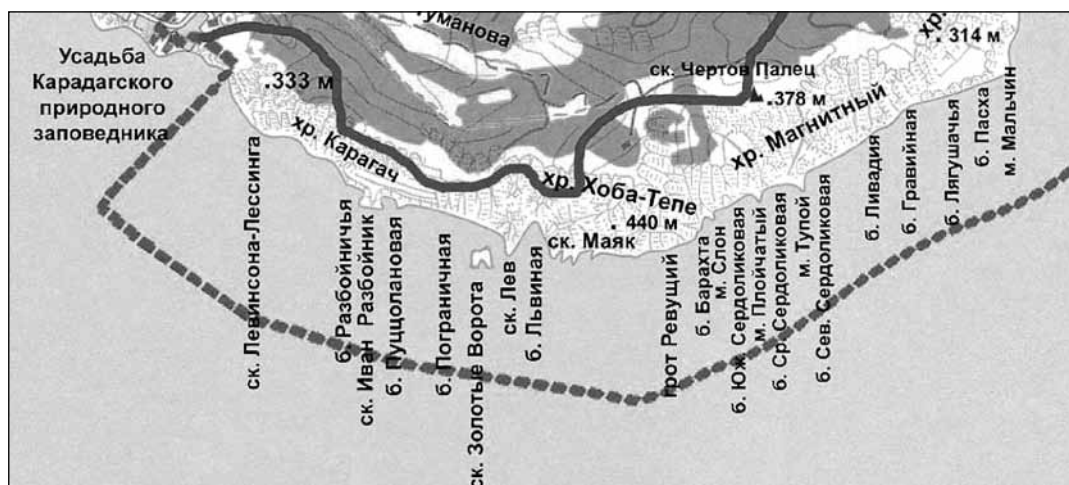


Рис. 1. Район исследования – акватория Карадагского природного заповедника

Биостанции, берег которой открыт для посещения, и заповедные акватории перед Чёрным оврагом, Камнями Кузьмича, а также бухты Львиная, Пуццолановая, Сердоликовая, Лягушачья.

Использовался метод визуальных подводных наблюдений «на задержке дыхания» (Гетман, 2007). Для обеспечения количественного учёта рыб на опытном участке мелководья от уреза воды перпендикулярно линии берега закладывались трансекты длиной 25 м, для чего на дно укладывали шнур белого цвета соответствующей длины. Ширина обзора составляла 5 м по обе стороны от шнура. Таким образом, во время погружения проводился обзор прямоугольного участка длиной 25 м и шириной 10 м. Результаты регистрировались сразу после всплытия. Всего проведено 45 учётов. При регистрации результатов визуальных наблюдений записывали количество и размерный класс особей каждого вида.

Мы используем термин «ихтиокомплекс» по отношению к рыбному населению определённой, относительно однородной, небольшой акватории. Основными характеристиками ихтиокомплекса являются видовой состав рыб и их количество (численность на единицу площади).

Видовые названия рыб и их систематическое положение приведены по определителю-справочнику Ю.В. Мовчана (2011).

Результаты. Прибрежная акватория заповедника характеризуется наличием почти сплошного каменисто-скалистого пояса, сложенного булыжно-галечными наносами (размер камней 10 – 300 см), образованными породами вулканического происхождения. Имеются также большие глыбы и скалы, вертикально спускающиеся в море. Песчаные донные отложения у побережья существуют только в виде небольших вкраплений среди нагромождений камней, а на отдалении 100 – 200 м становятся преобладающим типом субстрата.

По данным визуальных учётов наиболее массовыми (1000 – 2500 экз.·га⁻¹) на всех исследованных участках акватории заповедника являются 2 вида оседлых рыб – зеленушка рулена и морская собачка красная, они характеризуются 97 – 100% встречаемостью. Высокой встречаемостью характеризуются также некоторые мигранты, а именно кефали, ласкирь и султанка, однако их численность невысока (100 – 500 экз.·га⁻¹) (табл. 1).

Табл. 1. Приуроченность видов рыб к разным участкам акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины по результатам визуальных учетов в 2012 – 13 гг.

	Бухта Биостанции	Черный овраг	Камни Кузьмича	Бухта Разбойничья	Бухта Пуццолановая	Бухта Львиная	Бухта Барахта	Бухта Сердоликовая	Бухта Лягушачья	Встречаемость, %
<i>Sygnathus argentatus</i> Pallas, 1814 – морская игла черноморская			+		+			+		15
<i>Trachurus ponticus</i> Aleev, 1956 – ставрида черноморская		+								3
<i>Diplodus annularis</i> (L., 1758) – ласкирь (морской карась европейский)		+	++	++		+	+	+	++	38
<i>Diplodus puntazzo</i> (Cetti, 1777) – зубарик обыкновенный						+				3
<i>Mullus ponticus</i> Essipov, 1927 – барабуля (султанка) черноморская	+		++			++		+		21
<i>Chromis chromis</i> (L., 1758) – морская ласточка					+					3
<i>Labrus viridis</i> L., 1758 – губан зелёный	+				+			+		10
<i>Symphodus tinca</i> (L., 1758) – зеленушка рулена	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	100
<i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso, 1810) – троепёр черноголовый					+					3
<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814) – морская собачка красная	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	97
<i>Aidablennius sphinx</i> (Valenciennes, 1836) – морская собачка сфинкс		+	++	+		+				15
<i>Salaria pavo</i> Forskal, 1775 – морская собачка павлин				+						3
<i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810 – рыба-присоска толсторылая			+							3
<i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814) – бычок кнут				+			++		+	10
<i>Atherina</i> sp. – атерина			+							8
Кефали	++	+	+	+	+	+	+	+	+	56
Бычки	+	+	+	++	+	+	++	+	+	46

+ – редкий вид, единичные экземпляры, ++ – обычный вид, +++ – массовый вид

В наших исследованиях численность рыб прибрежной акватории КаПриЗ на различных участках в 2012 – 13 гг. существенно различалась (рис.1). Наибольшей численностью рыб характеризовалась Львиная бухта и прибрежные мелководья у Биостанции.

Из 226 видов, составляющих ихтиофауну Чёрного моря, в акватории заповедника в разные годы было встречено 114. 35 из них находятся под особой охраной украинского законодательства и международных конвенций, а именно:

– виды, занесённые в Красную книгу Украины: шип *Acipenser nudiocentris* Lovetsky, 1828; осётр русский *Acipenser guldenstaedti* Brandt et Ratzburg, 1833; севрюга *Acipenser stellatus* Pallas, 1771; белуга *Huso huso* L., 1758; лосось черноморский *Salmo labrax* Pallas, 1814; удильщик *Lophius piscatorus* L., 1758; солнеч-

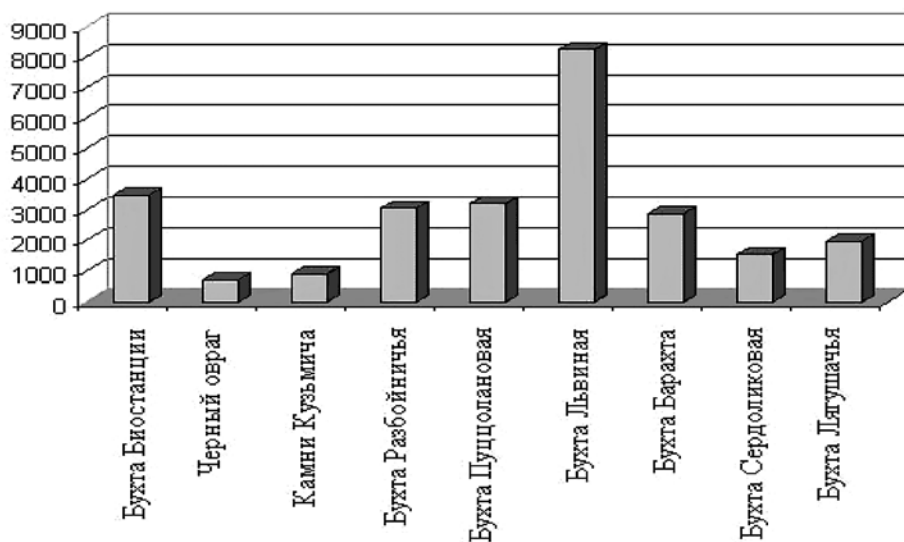


Рис. 2. Средние значения общей численности рыб на разных участках акватории Карадагского природного заповедника по результатам визуальных учётов в 2012 – 13 гг., экз.·га⁻¹

ник *Zeus faber* L., 1758; морская игла толсторылая; морская игла тонкорылая *Syngnathus tenuirostris* Rathke, 1837; конёк морской длиннорылый *Hippocampus guttulatus* Cuvier, 1829; тригла *Chelidonichthys lucerna* (L., 1758); каменный окунь-зебра *Serranus scriba* (L., 1758); лаврак *Dicentrarchus labrax* (L., 1758); зубарик; бопс полосатый *Boops boops* (L., 1758); горбыль тёмный *Sciaena umbra* (L., 1758); горбыль светлый *Umbrina cirrhosa* (L., 1758); ласточка морская; губан гребенчатый *Ctenolabrus rupestris* (L., 1758); зеленушка носатая *Symphodus rostratus* (Bloch, 1791); губан зелёный; троепёр черноголовый; рыба-присоска европейская *Lepadogaster lepadogaster* Bonnaterre, 1788; рыба-присоска толсторылая; рыба-присоска пятнистая *Diplecogaster bimaculatus* Bonnaterre, 1788; морская мышь малая *Callionymus risso* Lesueur, 1814; морская мышь *C. pusilus* Delaroche, 1809; бычок бурый (Букчича) *Gobius bucchichi* Staindachner, 1870;

– виды, занесённые в Европейский красный список: шип, осётр русский, севрюга, белуга, лосось черноморский, бычок чёрный;

– виды, занесённые в Красный список Мирового союза охраны природы (МСОП, IUCN): осётр русский, севрюга, белуга, лосось черноморский, сельдь черноморско-азовская проходная *Alosa (kessleri) pontica* (Eichwald, 1838), морская игла пухлощёкая *Syngnathus nigrolineatus* (Eichwald, 1831), конёк морской длиннорылый, бычок-кнут;

– виды, занесённые в охранный список Бернской конвенции: осётр русский, севрюга, белуга; сельдь черноморско-азовская проходная, рыба-игла пухлощёкая, конёк морской длиннорылый, горбыль тёмный, горбыль светлый, бычок-травяник *Zosterisessor ophiocephalus* (Pallas, 1758);

– виды, занесённые в охранный список Боннской конвенции: осётр русский, севрюга, белуга;

– виды, занесённые в охранные списки конвенции CITES: шип, осётр русский, севрюга, белуга;

причём следующие виды были встречены нами во время учётов и могут считаться постоянными обитателями заповедной акватории: губан зелёный, троепёр черноголовый, рыба-присоска («уточка») толсторылая и морская ласточка.

Основной тип биотопа в пределах акватории заповедника – дно, покрытое разноразмерными камнями, интенсивно зарастающими макроводорослями с доминированием цистозеры (субдоминант – падина). Этому типу биотопа соответствует ихтиокомплекс с доминированием зеленушки рулены и собачки морской красной; характерные виды здесь – бычки чёрный и кнут, ласкирь, собачка морская сфинкс. Немногочисленны в этом типе биотопа следующие виды рыб: морская игла черноморская, рыба-присоска толсторылая, зубарик, тронопёр черноголовый, морская ласточка, губан зелёный. Биотоп посещают такие активные мигранты, как кефали и ставрида черноморская.

Другой тип биотопа – песчаное дно, располагается на отдалении от берега за биотопами первого типа. Наиболее массовым видом здесь является султанка; довольно часто встречается дракончик морской большой *Trachinus draco* L., 1758, камбала глосса черноморская *Platichthys luscus* (Pallas, 1814), реже тригла *Chelidonichthys lucernus* (L., 1758), ошибень *Ophidion rochei* Muller, 1845.

Акваторию заповедника регулярно посещают такие пелагические мигранты, как кефали (в частности, лобан *Mugil cephalus* L., 1758), ставрида черноморская, сарган черноморский *Belone euxini* Günther, 1866, сельдь черноморско-азовская проходная и др. Изредка можно встретить катрана обыкновенного *Squalus acanthias* L., 1758, чрезвычайно редкими стали осетровые (шип; осётр русский; севрюга; белуга) и лосось черноморский.

Многoletний пробел в исследовании ихтиокомплекса акватории КаПриЗ привёл к тому, что проследить характер изменений в нём, произошедших в последние десятилетия, не представляется возможным.

Выводы

1. В результате визуальных учетов в акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины идентифицировано 15 видов рыб. Наиболее массовыми ($1000 - 2500$ экз. \cdot га $^{-1}$) на всех исследованных участках акватории заповедника являются 2 вида оседлых рыб – зеленушка рулена *Symphodus tinca* (L., 1758) и морская собачка красная *Parablennius sanguinolentus* (Pallas, 1814), они характеризуются 97–100% встречаемостью. Высокой встречаемостью характеризуются также некоторые мигранты, а именно кефали, ласкирь и султанка, вместе с тем их численность невысока ($100 - 500$ экз. \cdot га $^{-1}$).

2. Наши исследования показали, что численность рыб прибрежного ихтиокомплекса относительно небольшой акватории КаПриЗ на различных участках в 2012–13 гг. была существенно разной. Наибольшей численностью характеризовалась Львиная бухта (8240 экз. \cdot га $^{-1}$) и прибрежные мелководья против Биостанции (3480 экз. \cdot га $^{-1}$), наименьшей – мелководья против Чёрного оврага (670 экз. \cdot га $^{-1}$).

3. Из 114 видов рыб, встреченных в разные годы в акватории заповедника, 30 видов занесены в Красную книгу Украины, 6 – в Европейский красный список, 9 – в Красный список МСОП (IUCN), 9 – охраняются в рамках Бернской конвенции, 3 – Боннской конвенции, 5 – конвенции CITES. Из них 4 вида: губан зелёный *Labrus viridis*, тронопёр черноголовый *Tripterygion tripteronotus*, рыба-присоска («уточка») толсторылая *Lepadogaster candolii* и морская ласточка *Chromis chromis* – были встречены непосредственно в результате визуальных учетов 2012–13 гг.

Литература

Виноградов К.А. Материалы по ихтиофауне района Карадагской биологической станции (Чёрное море) // Труды Карадагской биологической станции. – 1931. – Вып. 4. – С. 137–144.

Виноградов К.А. Список рыб Чёрного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, с замечаниями об их биологии и экологии // Труды Карадагской биологической станции. – 1949. – Вып. 7. – С. 76–106.

Гетьман Т.П. Визуальные подводные наблюдения при оценке качественно-количественных показателей ихтиоценоза // Экология моря. – 2007. – Вып. 74. – С. 13–17.

Костенко Н.С., Шаганов В.В. Рыбы // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. Книга 2-я / Под ред. А.Л. Морозовой, В.Ф. Гнубкина. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 440–453.

Мовчан Ю.В. Риби України. – К.: НАН України, Національний науково-природничий музей. Зоологічний музей. – 2011. – 444 с.

Смирнов А.Н. Материалы по биологии рыб Чёрного моря в районе Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1959. – Вып. 15. – С. 31–110.

Шаганов В.В. Видовой состав и экологическая структура ихтиоценоза твёрдых грунтов прибрежной зоны Карадагского природного заповедника НАН Украины // Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Том XIX. 2002 г. / Под ред. к.б.н. Ю.И. Будашкина. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – 216 с.

Червона книга України. Тваринний світ / під ред. І.А. Акімова – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.

Off-shore ichthyo-complex of the aquatorium of the Karadag Nature Reserve (the Black Sea, Crimea). V.I. Maltsev, Yu.F. Ivanchikova. As a result of visual estimation of fishes of off-shore ichthyo-complex at the aquatorium of the Karadag Nature Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine in 2012–2013 it is shown that the biggest number of fishes took place at the Lion's Bay ($8240 \text{ ind.}\cdot\text{ha}^{-1}$) and shallows opposite the Biological Research Station ($3480 \text{ ind.}\cdot\text{ha}^{-1}$); the least number are at the shallows opposite the Black Ravine ($670 \text{ ind.}\cdot\text{ha}^{-1}$). 2 species of the settled fishes – Peacock wrasse *Symphodus tinca* and Rusty blenny *Parablennius sanguinolentus* are the most numerous ($1000–2500 \text{ ind.}\cdot\text{ha}^{-1}$) at all observed parts of aquatorium, their frequency of occurrence reaches 97–100%. Some migratory fishes such as mullets, Annular bream, and *Mullus ponticus* shows high frequency of occurrence, and at the same time their number is not big ($100–500 \text{ ind.}\cdot\text{ha}^{-1}$). Among 114 fish species that were found during many years at the aquatorium of reserve. 30 species are included into the Red Data Book of Ukraine, 6 – into the European Red List, 9 – into the IUCN Red List; 9 are protected by Bern Convention, 3 – by Bonn Convention, 5 – by the CITES. 4 species such as: *Labrus viridis*, *Tripterygion tripteronotus*, *Lepadogaster candolii*, and *Chromis chromis* were found during visual estimation in 2012–2013.

Key words: Black Sea fishes, Off-shore Ichthyo-complex, Karadag Nature Reserve.

В. М. Юрахно¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.
**МИКСОСПОРИДИИ МОРСКИХ РЫБ В АКВАТОРИИ
ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

Впервые приведены описания и рисунки 30 видов миксоспоридий, встречающихся в акватории Юго-Восточного Крыма, с указанием их хозяев, местонахождения, локализации, а также литературных источников.

Ключевые слова: миксоспоридии, рыбы, акватория Юго-Восточного Крыма, Чёрное море

Одной из важных для изучения групп паразитических организмов являются миксоспоридии – представители класса Mxosporoea Bütschli, 1881. Это многоклеточные микропаразиты, обитающие в различных органах и тканях преимущественно костистых рыб. Первые сведения о данных паразитах в акватории Карадагского природного заповедника появились в середине 1950-х гг. (исследования А.В. Решетниковой). Последующие годы ознаменовались работами А.А. Ковалевой и Т.П. Погорельцевой (середина 1960 гг.), Н.Н. Найденовой (1970–80 гг.), С. Манге (1993) и А. И. Мирошниченко (статьи 2004). Миксоспоридии изучались вышеуказанными авторами наряду с другими группами паразитов, главным образом, гельминтов. Целенаправленное исследование фауны миксоспоридий рыб, обитающих у берегов Карадага и его окрестностей, начато нами в 1988 г. и продолжается по настоящее время. Всего с учетом литературных и собственных данных в акватории Юго-Восточного Крыма в настоящее время известно 30 видов миксоспоридий 10 семейств от 33 видов хозяев, из которых нами найдено чуть более половины видов – 16 представителей слизистых споровиков от 20 видов рыб.

Материал и методы. Исследования проведены нами в 1988 – 2013 гг. Материал добывался близ Восточного Крыма в июне, июле 1988 г. на судне донными тралами. У берегов Карадага в сентябре, октябре 1988 г, июне 2009, 2012 и 2013 гг. рыба ловилась с помощью ставников, сачков, удочек и ловушек. В акватории Коктебеля в июне 2009 г. и Орджоникидзе в июне 2009 и 2012 гг. материал взят из ставников. Всего изучено 624 экз. рыб 28 видов.

Рыба исследовалась методом неполного паразитологического вскрытия на предмет обнаружения миксоспоридий по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Найденные споры и плазмодии слизистых споровиков заключались в желатин-глицерин по методике С.С. Шульмана и З.С. Донец (1973). Камеральная обработка материала проводилась с использованием фазово-контрастного устройства на МБИ – 1.

Результаты.

Сем. Sphaeromyxidae Lom et Noble, 1984

Вид *Sphaeromyxa incurvata* Doflein, 1898 (рис.1)

Хозяин: черноморский морской язык *Solea nasuta*.

Местонахождение: Судак (Погорельцева, 1964).

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

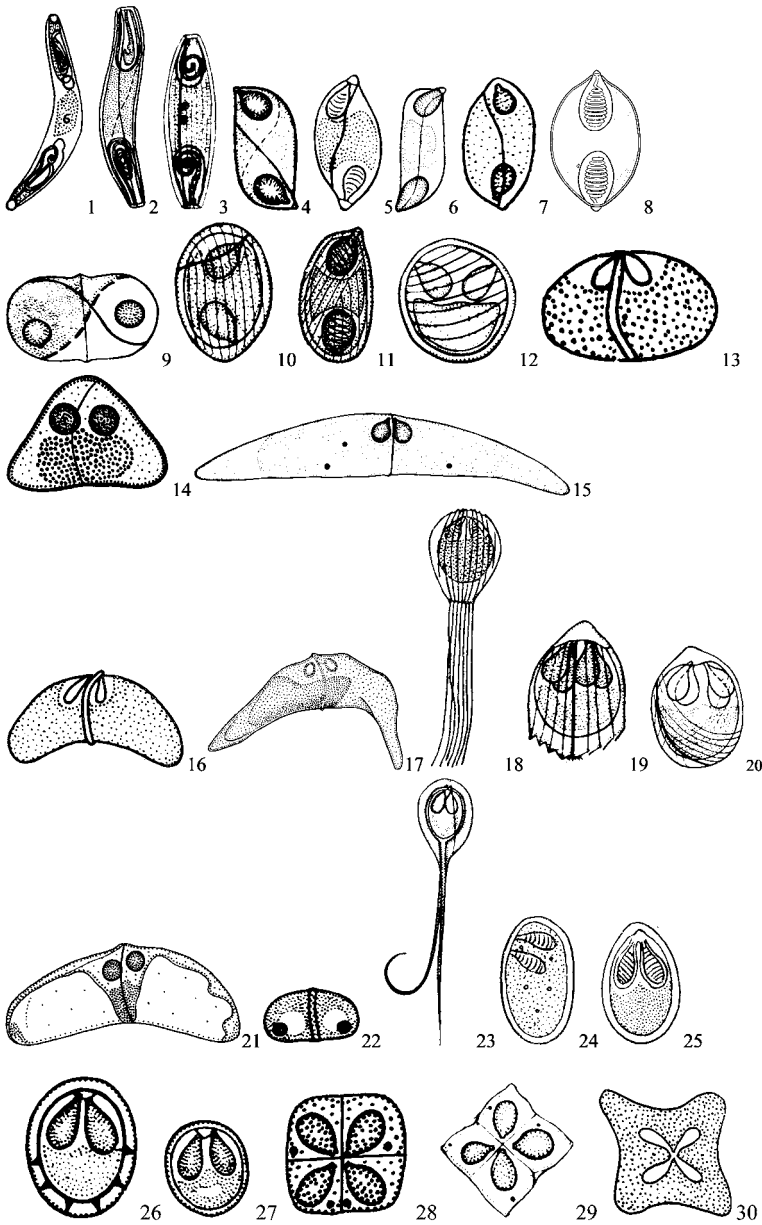


Рис. 1. *Sphaeromyxa incurvata* (по Искову, 1989); Рис. 2. *Sphaeromyxa sabrazesi* (оригинал);
 Рис. 3. *Sphaeromyxa sevastopoli* (оригинал); Рис. 4. *Myxidium cochleatum* (оригинал);
 Рис. 5. *Myxidium gadi* (оригинал); Рис. 6. *Myxidium incurvatum* (оригинал); Рис. 7. *Myxidium parvum* (оригинал);
 Рис. 8. *Sigmatomyxa sphaerica* (Karlsbakk, Koie, 2012); Рис. 9. *Zschokkella admiranda* (оригинал);
 Рис. 10. *Zschokkella iskovi* (оригинал); Рис. 11. *Zschokkella nova* (по Определителю, 1975);
 Рис. 12. *Ortholinea divergens* (оригинал); Рис. 13. *Ceratomyxa agilis* (по Искову, 1989);
 Рис. 14. *Ceratomyxa hepseti* (по Искову, 1989); Рис. 15. *Ceratomyxa merlangi* (оригинал);
 Рис. 16. *Ceratomyxa parva* (по Искову, 1989); Рис. 17. *Ceratomyxa reticularis* (по Определителю, 1975);
 Рис. 18. *Sphaerospora caudata* (по Определителю, 1975); Рис. 19. *Chloromyxum ovatum* (оригинал);
 Рис. 20. *Chloromyxum psetti* (оригинал); Рис. 21. *Alataspora solomoni* (оригинал);
 Рис. 22. *Fabespora nana* (оригинал); Рис. 23. *Myxobilatus platessae* (оригинал);
 Рис. 24. *Myxobolus asymmetricus* (по Определителю, 1975); Рис. 25. *Myxobolus exiguus* (по Определителю, 1975);
 Рис. 26. *Myxobolus muelleri* (оригинал); Рис. 27. *Myxobolus parvus* (оригинал);
 Рис. 28. *Kudoa nova* (оригинал); Рис. 29. *Kudoa stellula* (оригинал);
 Рис. 30. *Kudoa quadratum* (по Искову, 1989)

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные формы – крупные шаровидные плазмодии диаметром 4 – 7 мм со складчатой поверхностью. Прозрачная голубовато-белая эктоплазма сильно вакуолизирована и содержит большое количество ядер и жировых капель. В плазмодиях образуется большое количество спор.

Споры удлинённые, изогнутые в плоскости шва или под некоторым углом к ней, с длинными полярными капсулами, внутри которых заметна сравнительно толстая полярная нить, закрученная по оси, перпендикулярной продольной оси споры. Створки спор гладкие. Длина спор 28,0 – 35,0 мкм², ширина 6,0 – 8,0, длина полярных капсул 12,0 – 15,0, их диаметр 4,0 – 6,0 (Определитель, 1975).

Вид *Sphaeromyxa sabrazesi* Laveran et Mesnil, 1900 (рис. 2)

Хозяин: игла-трубкорот *Syngnathus thyphle*.

Местонахождение: Коктебель (Юрахно, 2009 а; Yurakhno, 2010, 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные формы – дисковидные плазмодии беловатого цвета диаметром до 2 мм. Эктоплазма тонкая, прозрачная; эндоплазма вакуолизирована, с ядрами разного размера, иногда с панспоробластами и спорами в середине (Исков, 1989). По (Юрахно, 1994): форма и размеры плазмодиев соответствуют первоописанию. Размеры панспоробласта 37,9x38,6.

Споры дугообразно изогнутые (серповидные), с тупыми концами, гладкие полярные капсулы большие, иногда разных размеров. Полярная нить короткая, толстая. В амебоидном зародыше хорошо заметны йодофильная вакуоль и два ядра. Размеры спор: по (Schroder, 1907): длина 22,0 – 25,0, толщина 3,0 – 4,0, длина полярных капсул 8,0, их ширина 2,0 – 3,0, длина полярной нити 12,0; по (Kudo, 1919): длина 28,0, ширина (толщина) 4,3, длина полярных капсул 9,0 – 10,0, их ширина 3,0, длина полярной нити около 8,0; по М. П. Искову (1989): длина 24,0 – 27,0, ширина (толщина) 3,6 – 5,0, длина полярных капсул 7,2 – 8,4, их ширина 2,0 – 3,0; по (Юрахно, 1994): длина незрелых спор 15,5 – 17,5, ширина 7,5, длина полярных капсул 4,5 – 4,7 (6,0), их диаметр 3,0. Длина зрелых спор 25,3 – 29,3, ширина 4,0 – 4,3 (4,6), длина полярных капсул 8,6 – 10,7, их диаметр 2,0 – 2,8. Длина полярной нити 53,2, её ширина 2,0. Найденная нами форма морфологически отличается от описанных ранее несколько большей длиной спор и полярных капсул и значительно большей длиной полярной нити.

Вид *Sphaeromyxa sevastopoli* Najdenova, 1970 (рис. 3)

Хозяева: бычок-губан *Neogobius platirostris*; рыжик *Neogobius eurynaceus*; черный бычок *Gobius niger*; бурый бычок *Gobius bucchichi*; кругляш *Gobius cobitis*; красно-жёлтая, или обыкновенная морская собачка *Parablennius sanguinolentus*; средиземноморский трехусый морской налим *Gaidropsarus mediterraneus*.

Местонахождение: Карадаг (Найдёнова, 1970, 1974; Найденова, Солонченко, 1989; Юрахно, 2009 а, б; Yurakhno, 2010, 2013; Юрахно, Попюк, 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные формы в виде мешковидных плазмодиев диаметром до 2 мм, содержат огромное количество развивающихся спор, лежащих попарно в панспоробластах.

Споры некрупные, веретенообразные, без значительного расширения в средней части, с тупыми, как бы обрубленными концами. Одна створка споры прямая, вторая – слегка изогнута. Имеется ясно выраженная продольная исчер-

² Здесь и далее размеры спор, полярных капсул, полярной нити и в некоторых случаях – плазмодиев в микрометрах.

ченность. Полярные капсулы грушевидные, крупные. Амебодный зародыш занимает всё пространство между ними.

Длина спор 18,2 – 18,3, ширина 4,2 – 4,6, длина полярных капсул 5,6 – 6,5, их диаметр 3,1 – 3,3 (Определитель, 1975). По (Юрахно, 1994): длина спор 14,4 – 18,1, ширина (3,8) 4,0 – 4,4 (5,6 – 5,7), длина полярных капсул 4,4 – 5,9, их диаметр 2,5 – 3,3, длина полярной нити 13,8.

Найденная нами форма морфологически отличается несколько меньшими размерами спор и полярных капсул.

Сем. Myxidiidae Thélohan, 1892

Myxidium cochleatum V. Yurakhno, 1991 (рис. 4)

Хозяин: калкан *Scophthalmus maeoticus*.

Местонахождение: открытое море (шир. 44° 45'0, долг. 36° 33'2) (Yurakhno, 2010; 2013).

Локализация: желчный пузырь.

Вегетативные формы не найдены.

Споры веретенovidные, расширенные (ширина споры больше половины ее длины). Стенки створок лишены исчерченности. Шовная линия столь сильно закручена, что в ряде случаев, пересекаясь, образует фигуру в виде цифры 8. Грушевидные полярные капсулы открываются на полюсах споры. Они сильно отклоняются от продольной оси споры, так что их суженные передние концы направлены в противоположные стороны. Расстояние между полярными капсулами равно или несколько больше длины полярных капсул. Длина спор 11,3 – 13,1, ширина 6,3 – 6,9, толщина 4,0 – 6,0, длина полярных капсул 4,0 – 4,2, их диаметр 2,6 (Юрахно, 1991).

Myxidium gadi Georgevitch, 1916 (рис. 5)

Хозяева: черноморский мерланг *Merlangius merlangus*; глосса *Platichthys flesus*.

Местонахождение: открытое море (шир. 44° 49', долг. 36° 48'; шир. 44° 47'7, долг. 36° 41'1) (Yurakhno, 2010; 2013).

Локализация: желчный пузырь.

Вегетативные стадии – овальные или округлые плазмодии разной формы размером около 20.0. Прозрачная эндоплазма образует одну длинную и много коротких псевдоподий. В эндоплазме много мелких ядер. В плазмодиях образуется 1 или 2 споры (Исков, 1989). По В. М. Юрахно (1994), обнаружены округлые плазмодии размерами 28,5 x 33,0, 26,0 x 29,0, а также овальные плазмодии размерами 20,0 x 26,5, 13,0 x 32,0, 15,0 x 27,5, 10,0 x 40,5, 22,0 x 25,0, 21,5 x 27,5, 12,0 x 17,5, 22,5 x 31,0 со слабо выраженной эктоплазмой и крупнозернистой эндоплазмой.

Споры веретенovidные, S-образно изогнутые, с заостренными полюсами. Полярные капсулы грушевидные, вытянутые и заостренные на концах. Размеры спор по первоописанию: длина спор 14,0, ширина 4,0 – 7,5, длина полярных капсул 4,5 – 4,7 (Georgevitch, 1916), по А.В. Гаевской и А.А. Ковалевой (1984), для *M. gadi* от мерланга Кельтского моря: длина 12,0 – 15,0, ширина 5,3 – 6,7, длина полярных капсул 4,0 – 5,3, их диаметр 2,7. По В.М. Юрахно (1994), споры морфологически соответствуют первоописанию. Споры имеют длину (11,3) 11,7 – 13,4 (14,0), ширину (5,0) 5,7 – 6,7 (7,5), длина полярных капсул 3,3 – 3,9 (4,7), их диаметр 1,8 – 2,0 (2,7). Число витков полярной нити 5 – 6.

Myxidium incurvatum Thélohan, 1892 (рис. 6)

Хозяева: морской ёрш *Scorpaena porcus*; морская собачка-звонимира *Parablennius zvonimiri*.

Местонахождение: Судак (Погорельцева, 1964).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – мелкие округлые плазмодии размером 12,0 – 13,0 мм (иногда до 25,0 мм) с небольшими лобоподиями. Экто- и эндоплазма чётко дифференцированы. Эктоплазма однородная, гиалиновидная. Эндоплазма мелкокачественная, содержит светопреломляющие тельца. В плазмодиях образуются 1 или 2 споры.

Споры веретеновидные, S-образно изогнутые. Полярные капсулы грушевидные, с сильно заострёнными концами. Шовная линия также S-образно изогнута. Длина спор 8,0 – 10,0 (до 16,0), ширина 4,2 – 6,0 (до 8,8), длина полярных капсул 3,0 – 5,0, их диаметр 2,0 – 3,0 (Исков, 1989).

Myxidium parvum Yurakhno, 1991 (рис. 7)

Хозяин: морская собачка-сфинкс *Aidablennius sphynx*.

Местонахождение: Карадаг (Юрахно, 2009 а, б; Yurakhno, 2010, 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – округлые плазмодии размерами 9.5x6.5. Тонкий слой эктоплазмы слабо выражен, имеет многочисленные мельчайшие выросты. В мелкозернистой эндоплазме формируется только одна спора.

Очень мелкие споры имеют форму, близкую к овальной, слабо S-образно изогнуты, со слегка заостренными полюсами, створки лишены исчерченности. Слегка изогнутая шовная линия, немного не достигая полюса споры, переходит на другую сторону споры. Грушевидные полярные капсулы располагаются под некоторым углом к продольной оси споры и направлены вершинами в разные стороны, открываясь на полюсах споры на некотором расстоянии от шва. Расстояние между ними равно или несколько больше длины полярных капсул. Длина спор 6,9 – 7,3, ширина 4,3 – 4,7, толщина 4,3 – 4,5, длина полярных капсул 2,2 – 2,5, их диаметр 1,5 – 1,6 (Юрахно, 1991).

Sigatomyxa sphaerica (Thélohan, 1895) (рис. 8)

Хозяин: сарган *Belone belone*.

Местонахождение: Судак, Карадаг, Коктебель (Погорельцева, 1964; Мирошниченко, 2004; Юрахно 2009 а; Yurakhno, 2010, 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – округлые плазмодии размером до 20,0 с небольшими лобоподиями. Экто- и эндоплазма хорошо дифференцированы. В эндоплазме имеются мелкие гранулы. В плазмодиях образуется по 2 споры.

Споры удлинённые, широкоовальные. Полярные капсулы грушевидные, слегка изогнутые в противоположные стороны. Размеры спор: длина 14,0 – 20,0, ширина 5,0 – 8,0, длина полярной нити около 60,0 (Исков, 1989).

Согласно датским исследователям (Karlsbakk, Kjøe, 2012), плазмодии этого вида имеют сферическую или неправильную форму и либо присоединяются к эпителию желчного пузыря, либо свободно плавают в желчи. Они состоят из светопреломляющих гранул, разбросанных или находящихся в скоплениях, увеличивающихся в числе в процессе спорогонии. Зрелые плазмодии обычно заметно вакуолизированы. Плазмодии, главным образом, диспоровые, редко четырёхспоровые. Спорогония диспоровая. Плазмодии без спор имеют размеры до 36,0 в среднем диаметре, плазмодии с незрелыми спорами достигают размеров 20,0 – 30,0, плазмодии с двумя зрелыми спорами – 23,0 – 37,0. Основной план спор эллипсоидный, но створчатые выступы связаны с концами полярных капсул, дающих сигмовидный вид при взгляде на шов и веретенообразную форму при

взгляде на створки. Незрелые споры иногда имеют форму полумесяца. Створки гладкие, толще вдоль эллипсоидной линии главного тела споры и тонкие вокруг выступающей части полярных капсул. Шовная линия слабо сигмовидная, неотчетливая и симметричная. Полярные капсулы равные, вытянутой грушевидной формы, ось полярной капсулы лежит в медиальной плоскости при взгляде на створку, но под углом, достигающим 47° от оси споры при взгляде на шовную линию. Полярный филламент свернут перпендикулярно оси полярной капсулы, диаметр колец полярной нити в среднем занимает 70 % диаметра полярной капсулы. Отношение длины полярных капсул к длине споры 1:2,1 – 2,8 (в среднем 2,3). Полностью выстреленная полярная нить достигает 134,0 – 153,0 в длину. Спороплазма двухядерная, располагается бочкообразно в полости споры между полярными капсулами. По (Özer, Yurakhno, 2013), размер плазмодиев составляет 31,7 (30,0 – 33,0) x 25,1 (24,0 – 27,0). Длина спор 24,6 (23,0 – 26,0), ширина спор 11,7 (11,0 – 12,5), длина полярных капсул 10,5 (9,0 – 12,0), их диаметр 4,8 (4,0 – 6,0), длина полярной нити 115,0 – 125,0.

Zschokkella admiranda Yurakhno, 1993 (рис. 9)

Хозяин: сингиль *Liza aurata*.

Местонахождение: Карадаг (Мирошниченко, 2004 а, б).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные формы – двуспоровые плазмодии округлой или овальной формы, с мелкозернистой эндоплазмой и слабо выраженной эктоплазмой. Плазмодий имеет одну псевдоподию длиной 3,5 – 7,0, целиком состоящую из эктоплазмы. Размеры вегетативных стадий 22,0x23,0, 21,5x28,5.

Споры овальной формы с закругленными полюсами. Они сильно закручены относительно своей продольной оси, благодаря чему створки резко асимметричны, а шовная линия, проходящая на некотором расстоянии от полюсов, сильно s-образно изогнута, и в ряде случаев имеет вид восьмерки. Створки лишены исчерченности, однако у некоторых спор посередине наблюдается очень слабо выраженное поперечное гребнеобразное возвышение. Сравнительно небольшие сферические полярные капсулы открываются в разные стороны, в удалении от шовной линии и полюсов споры. Их полярные нити образуют по 4 – 5 спиральных витков. Крупнозернистый амебодный зародыш не имеет четкого расположения: в одних случаях он занимает почти всю свободную от полярных капсул полость споры, в других случаях принимает иное расположение. Длина спор (10,6) 11,5 – 12,5, ширина 7,5 – 8,0 (8,8), диаметр полярных капсул 2,3 – 2,5 (2,7), длина полярной нити 30,0 (Юрахно, 1993).

Zschokkella iskovi Kovaljova, Donec, Kolesnikova, 1989 (рис. 10)

Хозяин: средиземноморский трехусый морской налим *Gaidropsarus mediterraneus*.

Местонахождение: Карадаг (Юрахно, Попюк, 2013).

Локализация: желчный пузырь.

Вегетативные стадии А.А. Ковалевой с соавторами не обнаружены. По (Юрахно, 1994), это плазмодии округлой формы размерами 28,5 x 33,0, 26,0 x 29,0, со слабо выраженной эктоплазмой и крупнозернистой эндоплазмой.

Споры неправильно-овальной формы с заостренными полюсами. Створки со слабо выраженной исчерченностью, направленной параллельно S-образно изогнутому шву. Сферические полярные капсулы со слегка оттянутым концом открываются на некотором расстоянии от полюсов. Полярная нить свернута в 3 – 4 витка. Длина спор 9,3 – 10,7, ширина 6,0 – 6,7, толщина 6,7, длина полярных

капсул 3,0 – 4,0, их диаметр 2,4 – 2,7 (Ковалева и др., 1989). По (Юрахно, 1994), споры морфологически соответствуют первоописанию.

Zschokkella nova Klůkačeva, 1914 (рис. 11)

Хозяева: Сем. Mugilidae.

Местонахождение: Карадаг (Погорельцева, 1964).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные формы – округлые или овальные плазмодии размером до 15,0, с тонким слоем эктоплазмы и мелкозернистой эндоплазмой. В плазмодиях образуются 2 или несколько спор.

Споры неправильно-овальные, без перетяжки посередине, с округлыми концами и слабо выраженной продольной исчерченностью на створках. Полярные капсулы почти сферические, их выводящие каналы открываются на некотором расстоянии от полюсов. Размеры спор: длина 8,0 – 12,0, ширина 5,0 – 6,5, толщина 4,8 – 5,5, длина полярных капсул 2,6 – 3,5, их диаметр 2,6 – 3,0 (Исков, 1989).

Сем. Ortholineidae Lom et Noble, 1984

Ortholinea divergens Thelohan, 1895 (рис. 12)

Хозяева: морская собачка-сфинкс *Aidablennius sphynx*; желто-красная морская собачка *Parablennius sanguinolentus*; длиннощупальцевая морская собачка *Parablennius tentacularis*.

Местонахождение: Карадаг (Юрахно, 2009 а, б; Yurakhno, 2010, 2013).

Локализация: мочевого пузыря, мочеточники.

Вегетативные формы – округлые дискоидальные, или сферические, или более-менее вытянутые. Эктоплазма прозрачная, без псевдоподий. Движется чрезвычайно медленно. Эндоплазма гранулированная, содержит жировые капли и маленькие желтоватые гранулы. Размер спорующих особей 65,0 x 55,0, 60,0 x 25,0, 60,0 x 20,0 и т. д. Плазмодии полиспоровые (Thelohan), моноспоровые и диспоровые (Auerbach) (Kudo, 1919). По (Юрахно, 1994), вегетативная форма – полиспоровый плазмодий размером 65,0x 53,0. Молодые плазмодии округлой формы мельче – 14,0 x 15,0, 18,0 x 19,0. Разрушенные плазмодии имеют нередко размытые границы, неопределенную форму величиной, например, 30,0x54,0.

Споры сферические. Створки с тонкой исчерченностью. Две полярные капсулы расходятся передними концами в разные стороны, закругленный полярный филламент виден в свежем состоянии. Спороплазма заполняет внекапсулярную полость споры. Размеры: 10,0 в диаметре, часто от 10,0 до 12,0, наибольший диаметр совпадает с плоскостью шовной линии, толщина 8,0 (Auerbach), полярные капсулы около 4,0 длиной, длина полярного филламента 20,0 – 25,0 (Kudo, 1919). По (Юрахно, 1994): длина спор 6,7 – 9,3, ширина 6,9 – 7,3, длина полярных капсул 2,7 (2,9), их диаметр (1,5) 2,0 (2,5), длина полярной нити 23,4. Черноморская форма морфологически отличается от особей из других регионов обитания меньшими размерами спор и полярных капсул.

Ceratomyxidae Doflein, 1899

Вид *Ceratomyxa agilis* (Thelohan, 1892) (рис. 13)

Хозяин: морской кот *Dasyatis pastinaca*.

Местонахождение: Карадаг (Манге, 1993; Мирошниченко, 2004 а, б).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – удлиненно-овальные (размером до 85,0 x 25,0) плазмодии с одним (задним) заостренным, а другим (передним) закругленным кон-

цами и очень длинными (до 50,0) подвижными псевдоподиями. Экто- и эндоплазма хорошо дифференцированы.

Споры овальные, с мелкими грушевидными полярными капсулами, расположенными рядом на переднем конце споры. Размеры спор: длина 6,0 – 8,0, ширина 9,0 – 12,0, длина полярных капсул 1,5 – 2,0 (Исков, 1989).

Вид *Ceratomyxa hepseti* (Thélohan, 1895) (рис. 14)

Хозяин: атерина *Atherina hepsetus*.

Местонахождение: Карадаг (Ковалева, 1963, 1966).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – удлинённые подвижные плазмодии размером 36x11. На переднем конце плазмодия есть очень подвижные лопастевидные псевдоподии.

Споры треугольные, с закруглёнными полюсами. Полярные капсулы шаровидные. Линия шва изогнута. Размеры спор: длина 6,0 – 8,0, толщина 10,0 – 14,0 (Исков, 1989).

Ceratomyxa merlangi Zaika, 1966 (рис. 15)

Хозяин: черноморский мерланг *Merlangius merlangus*.

Местонахождение: Карадаг (Найденова, Солонченко, 1989); открытое море (шир. 44° 49', долг. 36° 48'; шир. 44° 47'7, долг. 36° 41'1) (Yurakhno, 2010; 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – плазмодии разной формы размером до 20,0, с длинными (до 30,0) массивными псевдоподиями. Часто наблюдается агрегация (слипание) нескольких плазмодиев вместе.

Споры сильно вытянуты в поперечном направлении, их створки разной длины, закруглены на концах. Полярные капсулы мелкие, расположены на переднем полюсе рядом друг с другом. Размеры спор: длина (диаметр шва) 6,0 – 8,0, толщина 30,0 – 54,0, длина полярных капсул 2,8 – 3,5, их диаметр 1,6 – 2,0 (Исков, 1989). В нашем материале: длина спор 5,6 – 8,0, толщина 31,3 – 37,2, длина полярных капсул 2,7 – 3,1, их диаметр (1,5) 1,7 – 2,0 (2,2) (Юрахно, 1994).

Ceratomyxa parva (Thélohan, 1895) (рис. 16)

Хозяин: скумбрия *Scomber scombrus*.

Местонахождение: Карадаг (Решетникова, 1954, 1955 б; Погорельцева, 1964).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – округлые или овальные (булавовидные) плазмодии размером до 15,0 с лопастевидными псевдоподиями.

Споры бобовидные, серповидно изогнутые, с небольшими грушевидными полярными капсулами. Размеры спор: длина (диаметр шва) 3,5 – 5,0, ширина (толщина) 8,0 – 10,0 (Исков, 1989).

Ceratomyxa reticularis Thélohan, 1895 (рис. 17)

Хозяин: морской дракон *Trachinus draco*.

Местонахождение: Судак (Погорельцева, 1964).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – плазмодии разной, чаще округлой или булавовидной формы, с лопастевидными псевдоподиями. Экто- и эндоплазма хорошо дифференцированы. Эктоплазма гомогенная, эндоплазма имеет мелкозернистую структуру.

Споры сильно удлинены и серповидно изогнуты в виде полумесяца. Полярные капсулы очень мелкие (1,5 – 2,0), сферические. Размеры спор: длина 10,0 – 12,0, ширина 40,0 – 50,0 (Исков, 1989).

Сем. Sphaerosporidae Davis, 1917

Sphaerospora caudata (Parisi, 1910) (рис. 18)

Хозяин: финта *Alosa fallax*, хамса *Engraulis encrasicolus*.

Местонахождение: Карадаг (Решетникова, 1954, 1955 б).

Локализация: мочевые канальцы почек, мочевой пузырь.

Вегетативные стадии – плазмодии овальные или удлинённые, размером до 140,0, в которых образуются по 2 или несколько спор. Экто- и эндоплазма хорошо дифференцированы. В эндоплазме много желтоватых капелек жира. Эктоплазма образует малоподвижные псевдоподии.

Споры овальные, с толстыми створками и 6 длинными нитевидными хвостовыми отростками. Передний конец споры закруглен, задний немного вытянут и расширен в плоскости, перпендикулярной шву, и образует прямоугольник. Полярные капсулы грушевидные. Размеры спор: длина 10,0 – 11,0, длина полярных капсул 4,0 – 4,5, длина хвостовых отростков до 28,0, длина полярной нити около 48,0 (Исков, 1989).

Chloromyxum ovatum Jameson, 1929 (рис. 19)

Хозяин: катран *Squalus acanthias*.

Местонахождение: открытое море (шир. 44° 45'0, долг. 36° 33'2) (Yurakhno, 2010; 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – крупные, неправильной формы трофозоиты, обычно булавовидной или ремневидной формы. Эктоплазма имеет небольшое содержание. Эндоплазма заполнена грубыми желтовато-зелеными зёрнами, многие из которых имеют острые углы. Полиспоровые (Jameson, 1929). По данным, любезно предоставленным А.А. Ковалевой, вегетативные формы – удлинённые неправильной формы плазмодии с узкими псевдоподиями и большим количеством спор.

Споры круглые, колбообразной формы с усечённой верхней частью. 3 или 4 четких полосы проходят почти параллельно краям створок. У основания споры имеется короткое бахромообразное образование. Четыре полярные капсулы удлинённые, узкие, хорошо выражены. Амебоидный зародыш не заполняет всю спору. Длина спор 10,3 – 13,6, ширина 7,7 – 10,9 (Jameson, 1929). По устному сообщению А.А. Ковалевой, споры округлые, слегка сплюснутые в направлении, перпендикулярном шву. Передний конец слегка сужен и усечен. На каждой створке расположено по 3 – 4 выступающих ребрышка, почти параллельных шовному валику. На заднем конце споры имеется вырост шовного валика с бахромой коротких нитевидных отростков. Длина споры 10,5 – 13,6, толщина 7,7 – 10,9, длина полярных капсул 4,3 – 4,4. По А.А. Ковалевой (1988): длина спор 10,0 – 10,7, толщина и ширина по 7,3, длина полярных капсул 4,0, их диаметр 2,0. По (Юрахно, 1994): размеры вегетативной формы 40,0 x 54,0, длина спор 10,0 – 10,7, толщина 6,7 – 7,3, длина полярных капсул 4,0, их диаметр (1,8) 2,0.

Chloromyxum psetti Kovaljova, Donec, Kolesnikova, 1989 (рис. 20)

Хозяин: скат-лиса *Raja clavata*.

Местонахождение: Карадаг (Юрахно, 2009 а; Yurakhno, 2010; 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии – округлые или овальные плазмодии, наиболее крупные из них имели размеры 46,5x53,2 мкм. Тонкий слой эктоплазмы хорошо выражен. Эндоплазма мелкозернистая. В плазмодиях формируется от одной до 22 спор. Каждая спора образуется из одного споробласта.

Споры эллипсоидные, с несколько зауженным и заостренным передним полюсом. На закругленном заднем полюсе от выступающего шовного валика отходят длинные нити, которые после фиксации спор не всегда хорошо просматриваются. На поверхности каждой створки имеется 11 – 12 тонких ребрышек. Ребрышки неравномерно покрывают створки: начинаясь у шовного валика на одной стороне створки вблизи переднего полюса, они под острым углом переходят на другую сторону створок, образуя петли. В результате такого расположения ребрышек часть передней поверхности створок остается свободной от них. Равные грушевидные полярные капсулы располагаются в плоскостях, перпендикулярных шву. Полярная нить свернута в 4 витка. Мелкозернистый амебоидный зародыш располагается под полярными капсулами. Длина спор 10,7 – 13,0, ширина 9,4 – 10,6, длина полярных капсул 5,3, их ширина 2,7 (Ковалева и др., 1989). По нашим данным длина спор 10,0 – 13,3, ширина 7,3 – 10,6 (12,0), длина полярных капсул (2,8) 3,8 – 5,3, их диаметр (1,5) 1,9 – 2,7, длина хвостовых нитей 5,6 – 6,6. Нами встречены и споры с 8 ребрышками на одной створке. Найденная нами форма морфологически отличается от первоописания несколько меньшими размерами спор и полярных капсул (Юрахно, 1994).

Сем. Alatasporidae Schulman, Kovaljova et Dubina, 1979

Alataspora solomoni V. Yurakhno, 1988 (рис. 21)

Хозяин: ставрида *Trachurus mediterraneus*.

Местонахождение: Карадаг (Манге, 1993; Мирошниченко, 2004 а, б); Коктебель (Юрахно, 2009 а; Yurakhno, 2010; 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативные стадии не обнаружены.

Споры сильно вытянуты в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Имеют ясно выраженную треугольную часть, в полости которой размещаются полярные капсулы и амебоидный зародыш. Удлиненные вершинные части створок образуют одинарные крыловидные отростки. Шовная линия прямая, четкая. Сферические полярные капсулы располагаются ближе к переднему полюсу и открываются вблизи шва на одну сторону споры. Мелкозернистый амебоидный зародыш располагается под полярными капсулами. Длина спор 5,9 – 7,3, ширина 5,0, толщина 17,4 – 21,4, длина полярных капсул 2,6, их диаметр 1,6 – 2,3 (Юрахно, 1988).

Сем. Fabesporidae Lom et Noble, 1984

Fabespora nana Najdenova et Zaika, 1969 (рис. 22)

Хозяин: ошибен *Ophidion rochei*.

Местонахождение: Карадаг (Юрахно, 2009 а; Yurakhno, 2010, 2013).

Локализация: жёлчный пузырь.

Вегетативная стадия по М.П. Искову (1989) не известна. По сведениям, любезно предоставленным М.Г. Колесниковой, плазмодии мелкие, веретеновидные по форме. Эктоплазма не выражена, эндоплазма мелкозернистая. Длина плазмодиев 12,0 – 18,0, ширина в самой широкой части 3,0. В плазмодии развивается одна спора.

По М.П. Искову (1989), споры мелкие, бобовидные или овальные, вытянутые в плоскости, перпендикулярной шву. Шовный валик хорошо развит. Полярные капсулы очень мелкие, шаровидные, располагаются в плоскости, перпен-

дикулярной шву, и открываются не на полюсах спор, а на вершинах створок на вогнутой стороне под углом к длинной оси споры. Размеры спор: длина 2,6 – 3,9, ширина 6,5 – 7,8, диаметр полярных капсул 1,0 – 1,5, длина полярной нити около 4,0. По (Юрахно, 1994): длина спор 3,1 – 5,6 (7,6 – 8,0), толщина 6,7 – 8,8 (11,5 – 12,0), длина полярных капсул (0,9) 1,3 – 2,0, диаметр ядер 0,4 – 0,9, длина полярной нити 5,6 – 6,0. Найденная нами форма отличается несколько большими размерами спор и полярных капсул.

Сем. Мухобилатиде Schulman, 1953

Muxobilatus platessae (Basikalowa, 1932) (рис. 23)

Хозяин: глосса *Platichthys flesus*.

Местонахождение: открытое море (шир. 44° 49', долг. 36 ° 48') (Yurakhno, 2013).

Локализация: мочевого пузыря.

Вегетативные стадии – округлые плазмодии величиной до 40,0 с короткими, но широкими псевдоподиями. В плазмодиях образуется парное (от 2 до 8) количество спор. Эктоплазма хорошо заметна только на псевдоподиях. Эндоплазма мелкозернистая.

Споры овальные, одна сторона их выпуклая, другая уплощенная, вследствие чего споры асимметричны в плоскости шва. Полярные капсулы грушевидные. Створки спор гладкие.

По М. П. Искову (1989): длина спор 6,0 – 8,0, ширина 4,1 – 5,4, толщина около 5,0, длина хвостовых отростков 16,8 – 22,0, длина полярных капсул 2,3 – 3,0, их диаметр 1,2 – 2,0. По В. Е. Зайке (1966): длина спор 6,0 – 8,0, толщина 5,0, длина хвостовых отростков 15,0 – 16,0, длина полярных капсул 3,0 – 4,0. Размеры спор по (Юрахно, 1994): длина спор 7,1 – 7,3 (до конца полости спор), 8,5 – 8,7 (до конца спор), ширина 6,0, толщина 6,0, длина хвостовых отростков 34,3 – 41,2, длина полярных капсул (2,8) 3,3 – 4,0, их диаметр (2,0) 2,2 – 2,3. Морфологически соответствует описаниям других авторов, отличаясь гораздо большей длиной хвостовых отростков (в 2,8 раза).

Сем. Мухоболиде Thelohan, 1892

Muxobolus asymmetricus (Parisi, 1912) (рис. 24)

Хозяева: рулена *Symphodus tinca* и другие губановые (Сем. Labridae).

Местонахождение: Судак (Погорельцева, 1964).

Локализация: соединительная ткань почек.

Вегетативные стадии – описаны неполно. Амебоид с тонкой прозрачной эктоплазмой и зернистой эндоплазмой, включающей большие желтые гранулы и пузырьки. В амебоидах формируются 2 споры.

Споры удлинено-овальные в плоскости шва и линзовидные в плоскости, перпендикулярной шву. Шовный валик хорошо развит. Грушевидные полярные капсулы смещены в одну сторону и открываются не строго на полюсе споры, а немного сбоку от него. Размеры спор: длина 8,0 – 11,0, ширина 5,8 – 7,0, длина полярных капсул 4,5 – 5,0 (Исков, 1989).

Muxobolus exiguus Thelohan, 1895 (рис. 25)

Хозяин: сингиль *Liza aurata*, лобан *Mugil cephalus*.

Местонахождение: Карадаг (Решетникова, 1955 а; Погорельцева, 1964; Манге, 1993; Мирошниченко, 2004 а, б).

Локализация: жабры, плавники, стенки желчного пузыря и кишечника.

Вегетативные стадии – округлые или овальные белые цисты размером до 2,0 мм, окруженные толстой соединительнотканной оболочкой хозяина.

Споры яйцевидные, с суженным передним полюсом. Полярные капсулы грушевидные, равной величины, занимают приблизительно половину полости споры. Выводящие каналы полярных капсул сближены, но перекреста не образуют. Размеры спор (по Шульману, 1966): длина 8,0 – 12,0, ширина 6,0 – 9,3, толщина 4,5 – 5,5, длина полярных капсул 4,0 – 7,0, их диаметр 2,5 – 2,7. Размеры спор (по Искову, 1989): длина 8,4 – 12,6, ширина 5,6 – 8,0, толщина 4,5 – 5,6, длина полярных капсул 4,2 – 5,6, их диаметр 2,2 – 3,0.

Myxobolus muelleri Bütschli, 1882 (рис. 26)

Хозяин: сингиль *Liza aurata*, остронос *Liza saliens*, лобан *Mugil cephalus*.

Местонахождение: Карадаг (Решетникова, 1954, 1955 а, б).

Локализация: жабры, мышцы, плавники, внутренние органы.

Вегетативные стадии – округлые, овальные или удлинённые цисты размером до 3,0 мм, покрытые толстой соединительнотканной оболочкой хозяина. По (Юрахно, 1994): цисты на жабрах и плавниках белые, округлой и продолговатой формы размерами 0,5 x 0,5, 0,5 x 1,0, 1,2 x 1,3 мм. Цисты на кишечнике – желтого цвета размерами около 1 мм.

Споры овальные или широкоовальные, со слегка суженным передним полюсом. Шовный валик узкий. Полярные капсулы грушевидные, занимают половину или несколько меньше полости споры. Выводящие каналы полярных капсул сближены, между ними заметен маленький межкапсулярный отросток (Исков, 1989). По (Донец, Шульман, 1984): длина 8,0 – 13,0, ширина 7,0 – 10,0, толщина 5,4 – 6,0, длина полярных капсул 3,6 – 6,2, их диаметр 2,8 – 3,7. По (Юрахно, 1994): длина спор 6,5 – 8,1, ширина (5,6) 6,3 – 8,1, толщина 4,8 – 5,9, длина полярных капсул (2,6) 3,1 – 4,4, их диаметр (1,6) 1,8 – 2,0 (2,4), длина полярной нити 18,5 – 21,3. Нередко наблюдается по 5 – 14 радиальных складочек на створках (по 5 – 7 треугольных складочек у спор из жаберных и плавниковых цист, по 7 – 14 размытой четырехугольной формы у спор из внутренних органов. Найденная нами форма соответствует данным других авторов, отличаясь несколько меньшими размерами спор и полярных капсул.

Myxobolus parvus Schulman, 1962 (рис. 27)

Хозяин: лобан *Mugil cephalus*, пиленгас *Liza haematocheilus*.

Местонахождение: Карадаг (Мирошниченко, 2004 а, б).

Локализация: жабры, почки, желчный пузырь, стенка кишечника, печень, брыжейка и другие внутренние органы.

Вегетативные стадии – округлые белые цисты размером до 3,0 мм (Исков, 1989). По нашим данным (Юрахно, 1994) цисты на жабрах имели размеры чуть больше 1,0 мм, округлую форму и серовато-белый цвет. Цисты на кишечнике имели размеры 1,0 x 1,5 – 2,0 мм, были белого цвета.

Споры мелкие, почти округлые. Полярные капсулы грушевидные, крупные, они занимают больше половины полости споры. По (Исков, 1989): длина 6,0 – 7,0, ширина 5,0 – 6,0, толщина 4,0 – 4,5, длина полярных капсул 3,3 – 4,2, их диаметр 2,0 – 2,4. По (Юрахно, 1994): длина спор 5,6 – 6,9, ширина (4,8) 5,2 – 6,5, толщина 4,5, длина полярных капсул 3,0 – 3,6 (3,8), их диаметр (1,6) 1,9 – 2,0, длина полярных нитей 16,5 – 36,1. Полярная нить имеет в полярной капсуле 4 витка. Найденная нами форма не отличается от описанных ранее, имея незначительно меньшую длину спор и полярных капсул. Нередко наблюдаются радиальные складочки на створках (7 – 13).

Сем. Kudoidea Meglitsch, 1959

Kudoa nova Najdenova, in Najdenova, Schulman, Donec, 1975 (рис. 28)Хозяин: бычки губан *Neogobius platyrostris*, кругляк *Neogobius melanostomus* и черный *Gobius niger*.

Местонахождение: Карадаг (Найденова, 1974; Найденова, Солонченко, 1989; Юрахно, 2009 а; Yurakhno, 2010, 2013).

Локализация: мышцы.

Вегетативные стадии – скопление амeboидов, окруженных общей соединительно-тканной оболочкой (цистой), размером до 2 мм или в виде «диффузной инфильтрации». В амeboиде образуется от 1 до 8 спор (Исков, 1989). По (Горчаков, Юрахно, 2005), цисты данного паразита в Азовском море бывают различными по форме. Одни из них белого цвета, четко оформленные и имеют веретеновидную, нередко – червеобразную форму размерами 0,2 – 0,75 мм x 1,1 – 4,5 мм. Другие более прозрачны и имеют лентовидную форму с прямоугольными концами, размерами 0,2 – 0,3 x 4,0 – 7,0 мм. Также наблюдается белесая размытость в некоторых участках исследованных мышц или отсутствие каких-либо внешних проявлений наличия паразита в мышцах. Последнее чаще всего встречается в черноморских бычках. Цисты в черноморских бычках веретеновидные, белого цвета, размерами 0,4 – 1,0, 1,3x2,0, 0,8x1,5 мм (Юрахно, 1994).

Споры по форме напоминают четырехгранную пирамиду. Передний полюс закругленный, задний – уплощен и расширен. Закругленные верхушки каждой створки едва выступают на заднем конце споры. Полярные капсулы большие, грушевидные. Размеры спор: длина 5,3 – 6,5, ширина (диаметр в плоскости шва) 7,5 – 8,0, толщина (диаметр в плоскости полярных капсул) 8,5 – 9,8, длина полярных капсул 2,7 – 3,2, их диаметр около 2,0, длина полярной нити 5,5 – 6,4 (Исков, 1989). По (Юрахно, 1994): споры шириной 5,0 – 6,3, толщиной 4,0 – 6,3, высотой 3,1; длина полярных капсул 2,7 – 2,9, их диаметр 2,0 у бычков из с. Заветное; длина полярных капсул 2,0 – 2,2 (2,4), их диаметр 1,5 (1,7) в Егорлыцком заливе.

Kudoa stellula V. Yurakhno, 1991 (рис. 29)Хозяин: атерина *Atherina hepsetus*.

Местонахождение: Коктебель (Юрахно, 2009 а; Yurakhno, 2010, 2013).

Локализация: почки.

Вегетативные стадии – не найдены.

Споры с уплощенным передним и закругленным задним полюсами. Передний полюс представляет собой квадратную площадку с несколько оттянутыми и заостренными вершинами. Створки несколько отличаются друг от друга по размерам. Соответственно им одна из полярных капсул имеет наибольшие размеры, а противоположная ей – наименьшие. Две других капсулы, занимающие по размерам промежуточное положение, одинаковые. Ширина спор 5,0 – 6,9, толщина 3,4 – 4,7, длина полярных капсул: меньшей 1,5 – 1,9, большей 2,0 – 2,2, средних 1,7 – 2,0, их диаметр: 0,9 – 1,4, 1,5 – 1,6, 1,3 – 1,5 соответственно (Юрахно, 1991).

Kudoa quadratum (Thélohan, 1895) (рис. 30)Хозяин: ставрида *Trachurus mediterraneus*.

Местонахождение: Карадаг (Решетникова, 1954, 1955 б).

Локализация: мышцы.

Вегетативные стадии – плазмодии размером до 2,0 мм, расположенные в беловатых удлинено-овальных цистах внутри мышечных волокон. Оболочка мышечной клетки хозяина служит внешней оболочкой «цисты», а сам плазмодий покрыт собственной мембраной.

Споры по форме напоминают четырехгранную пирамиду. Их передний полюс закруглен, с заметным выступом посередине, задний – уплощен и расширен. Вершина каждой створки на заднем полюсе несколько сужена и оттянута в форме отростка. Полярные капсулы грушевидные, одинаковые по размеру. Размеры спор: длина 6,0 – 7,0 (чаще 4,3 – 5,3), ширина (диаметр в плоскости шва) 4,3 – 5,0, толщина (диаметр в плоскости капсулы) 7,4, длина полярных капсул около 2,0, длина полярных нитей 8,0 – 10,0 (Исков, 1989).

Литература

- Быховская-Павловская И.Е.* Паразиты рыб: руководство по изучению. – Л.: Наука, 1985. – 123 с.
- Гаевская А.В., Ковалева А.А.* Материалы к фауне миксоспоридий рыб Кельтского моря // Вестник зоологии. – 1984. – № 5. – С. 3 – 7.
- Горчанок Н.В., Юрахно В.М.* Новые данные о зараженности бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pisces: Gobiidae) мышечным паразитом *Kudoa nova* (Mухосporogea: Kudoidae) в Азовском море // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 37 – 41
- Донец З.С., Колесникова М.Г.* Новые виды миксоспоридий (Cnidosporea, Мухосporogea) рыб Черного моря // Вестн. зоологии. – 1989. – № 5. – С. 75 – 79.
- Донец З.С., Шульман С.С.* О методах исследования Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporida) // Паразитология. – 1973. – Т. 7. – Вып. 2. – С. 191 – 193.
- Донец З.С., Шульман С.С.* Тип Книдоспоридии // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. – Л.: Наука, 1984. – Ч. I. – С. 88 – 251.
- Заика В.Е.* К фауне простейших – паразитов рыб Черного моря // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев: Наук. думка, 1966. – С. 13 – 31.
- Исков М.П.* Миксоспоридии (Мухосporogea) // Фауна Украины. – Киев: Наук. думка, 1989. – Т. 37, вып. 4. – 210 с.
- Ковалева А.А.* Паразитофауна рыб семейства Atherinidae в Черном море в районе Карадага // Пробл. паразитологии: Тр. 4 науч. конф. паразитологов Украины. – Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – С. 447 – 448.
- Ковалева А.А.* Паразитофауна черноморских рыб сем. Atherinidae, обитающих в районе Карадага // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев: Наук. думка, 1966. – С. 32 – 38.
- Ковалева А.А., Донец З.С., Колесникова М.Г.* Новые виды миксоспоридий (Cnidosporea, Мухосporogea) рыб Черного моря // Вестн. зоологии. – 1989. – № 5. – С. 75 – 79.
- Колесникова М.Г., Донец З.С.* Фауна миксоспоридий рыб Крымского побережья // Паразитология и патология морских организмов / Тез. докл. 14 Всесоюз. симпоз. – Калининград, 1987. – С. 89 – 90.
- Манге С.* Паразитофауна рыб алуштинской акватории Чёрного моря: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Киев, 1993. – 15 с.
- Мирошниченко А.И.* Паразиты морских рыб и беспозвоночных // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сб. научн. тр., посв. 90-л. Карадагской научной ст. им. Т.И. Вяземского и 25-л. Карадагского природного запов-ка НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004 а. – С. 468 – 498.
- Мирошниченко А.И.* Паразиты морских рыб Карадагского природного заповедника // Карадаг. Гидробиологические исследования / Сб. научн. тр., посв. 90-л. Карадагской научной ст. им. Т.И. Вяземского и 25-л. Карадагского природного запов-ка НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004 б. – С. 86 – 101.
- Найдёнова Н.Н.* Паразитофауна рыб сем. Gobiidae Азовского моря // Биология моря. – Киев, 1970. – Вып. 20. – С. 84 – 113.
- Найденова Н.Н.* Паразитофауна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка. – 1974. – 182 с.
- Найденова Н.Н., Солонченко А.И.* Паразитофауна рыб // Флора и фауна заповедников СССР / Фауна Карадагского заповедника (оперативно-информационный материал). – М., 1989. – С. 6 – 21.
- Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. – Киев: Наукова думка, 1975. – С. 20 – 50.

Погорельцева Т.П. Материалы к изучению паразитических простейших рыб Черного моря // Проблемы паразитологии: Тр. Укр. о-ва паразитологов. – Киев: Наук. думка, 1964. – № 3. – С. 16 – 29.

Решетникова А.В. Паразитофауна некоторых промысловых рыб Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1954. – 14 с.

Решетникова А.В. Паразитофауна кефали Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. 1955 а. – Вып. 13. – С. 71 – 95.

Решетникова А.В. К изучению паразитофауны рыб Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1955 б. – Вып. 13. – С. 105 – 121.

Шульман С.С. Миксоспоридии фауны СССР. – М.–Л.: Наука, 1966. – 507 с.

Юрахно В.М. Новое о миксоспоридиях рыб Чёрного моря // Паразитология. – 1988. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 521 – 524.

Юрахно В.М. Новые виды миксоспоридий черноморских рыб // Паразитология. – 1991. – Т. 25. – Вып. 2. – С. 104 – 109.

Юрахно В. М. Новые сведения о фауне миксоспоридий рыб Черного моря // Паразитология. – 1993. – Т. 27. – Вып. 4. – С. 320 – 326.

Юрахно В.М. Миксоспоридии рыб Черного моря: систематика, фауна, экология, зоогеография // Дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.18: 03.00.19. – Севастополь, 1994. – 297 с.

Юрахно В.М. Фауна миксоспоридий (Protozoa: Myxosporiea) черноморских рыб и сезонные и межгоддовые аспекты ее изменчивости // Совр. проблемы паразитологии, зоологии и экологии / Мат. I и II междунар. чтений, посвящ. памяти и 85-летию со дня рожд. С. С. Шульмана (февр. – март 2003, Калининград обл.). – Калининград: Изд-во КГТУ, 2004. – С. 160 – 171.

Юрахно В.М. Миксоспоридии рыб Карадагского заповедника и его окрестностей // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе / Материалы V Международной научно-практической конференции (Симферополь, 22 – 23 октября 2009 г.). – Симферополь, 2009 а. – С. 372 – 376.

Юрахно В.М. Заражённость миксоспоридиями рыб в севастопольских и карадагских бухтах с различной степенью загрязнения // Экология моря. – 2009 б. – Вып. 79. – С. 25 – 30.

(Юрахно В.М.) Yurakhno V. M. The Black Sea fishes myxosporeans near the southeastern coast of Crimea // XXII Zjazd Polskiego towarzystwa parazytologicznego (1 – 3 September, 2010, Pulawy, Poland): Abstract. – Pulawy, 2010. – P. 171.

(Юрахно В.М.) Yurakhno V. M. The nature protection aspect of the Black Sea fish myxosporean studies // Vestnik zoologii. – 2013. – 47 (6). – С. 387 – 393.

Юрахно В.М., Потюк М. П. Новое о фауне миксоспоридий рыб Карадагского природного заповедника // Юбилейные зоологические чтения. Мат. междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию Александру Сергеевичу Скрябина (Симферополь, 5 декабря 2013 г.). – Симферополь, 2013. – С. 41.

Georgévitch J. Note sur les myxosporidies recueillies a Roscoff // Bull. Soc. Zool. – 1916. – 41. – P. 86 – 95.

Jameson A.P. Myxosporidia from Californian fishes // J. Parasitol. – 1929. – V. 16. – P. 59 – 68.

Karlsbakk E., Køie M. The marine myxosporean *Sigmomyxa sphaerica* (Thelohan, 1895) gen. n., comb. n. (syn. *Myxidium sphaericum*) from garfish (*Belone belone* (L.)) uses the polychaete *Nereis pelagica* L. as invertebrate host // Parasitology Research. – 2012. – 110. – P. 211 – 218.

Kudo R. Studies on Myxosporidia // A synopsis on genera and species of Myxosporidia. – 3 Biol. Monogr., 1919 (1920). – V. 5, № 3/4. P. – 265.

Özer A., Yurakhno V. Parasite fauna of garfish *Belone belone* collected from Sinop coasts of the Black Sea, Turkey // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. – 2013. – 33 (6). – P. 171 – 180.

Schröder O. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien *Sphaeromyxa sabrazesi* (Laveran et Mesnil) // Ibid. – 1907. – 9. – P. 359 – 381.

Myxosporeans of marine fish in the waters of South-East Crimea (the Black Sea). **V.M.Yurakhno.** For the first time the descriptions and drawings of 30 species of myxosporeans occurring in the waters of the south-eastern Crimea, with their hosts, location, site of infection, as well as appropriate literature are given.

Key words: Myxosporeans, Fish, Waters of the South-eastern Crimea, the Black Sea

А.В. Гаевская¹, д-р биол. наук, гл. науч. сотр.

ТРЕМАТОДОФАУНА МОЛЛЮСКОВ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

Впервые приведена информация о трематодофауне моллюсков прибрежных вод Юго-Восточного Крыма. Из 1588 экз. обследованных моллюсков, принадлежащих к 23 видам, у 46 особей (3 %) 7 видов выявлено 11 видов личинок трематод (один из них не определен). Приведено описание обнаруженных личинок.

Ключевые слова: трематоды, моллюски, прибрежная акватория Юго-Восточного Крыма, Чёрное море.

Информация о личинках трематод, паразитирующих у моллюсков прибрежной акватории Юго-Восточного Крыма, включая таковую Карадагского природного заповедника, крайне скудна. Впервые о них упомянула в своей статье З. А. Виноградова (1950), изучавшая биологию черноморских моллюсков. В цитируемой работе она сообщила о выходе громадного количества церкарий «каких-то *Trematodes*» (**sic!** у автора) из *Gibbula divaricata* (L., 1758), жившей в лаборатории на Карадагской биостанции (Виноградова, 1950; стр. 121). Тогда же автор наблюдала выход церкарий ещё из одного моллюска – *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), также содержащегося в лабораторных условиях. При этом биттиум (высотой раковины 14 мм) выпускал церкарий разного цвета: одни из них были канареечно-жёлтыми, а другие – белыми. Соотношение белых и жёлтых особей было примерно равным. Церкарии вместе с хвостом имели в длину около 2,5 мм (в скобках замечу, что для морских церкарий это – очень крупные размеры). За 6 сут моллюска покинуло более 2000 личинок. Автор предположила, что «основным хозяином этих сосальщиков, повидимому (**sic!** у автора), являются какие-то рыбы из семейства Labridae» (Виноградова, 1950; стр. 122).

В 1964 – 1973 гг. мною была опубликована серия работ по трематодофауне черноморских моллюсков (Гаевская, 1970, 1972; Долгих, 1964а, 1964б, 1965а, 1965б, 1966а, 1966б, 1967, 1968а, 1968б; и др.). Однако только в нескольких из них упоминается акватория Юго-Восточного Крыма как место обнаружения личинок того или иного вида трематод. Затем уже в 1980-е годы появились публикации о паразитах, включая трематод, зарегистрированных у черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lmk., 1819), которые были обобщены в коллективной монографии (Гаевская и др., 1990а) и справочнике (Гаевская и др., 1990б). К слову, у юго-восточного побережья Крыма трематоды у мидий не были найдены.

Учитывая сказанное, в настоящей работе мною объединены опубликованная ранее информация с неопубликованными данными по трематодофауне моллюсков прибрежной акватории Юго-Восточного Крыма от мыса Чауда на востоке до Судакской бухты на западе. Тот факт, что материалы, положенные в основу статьи, были собраны 50 лет назад, не должен смущать, поскольку в любом случае других сведений по данному вопросу нет, а при развитии подобных исследований вдоль берегов Крыма они послужат отправной точкой для сравнительного анализа.

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ.

Материал и методы. В акватории Карадагского природного заповедника материал собирался в августе 1962, мае 1963 и мае – июне 1964 гг. Всего вскрыто 1097 экз. моллюсков, относящихся к 16 видам (здесь и далее видовые названия моллюсков приведены в соответствии с современной систематикой, изложенной во Всемирном регистре морских видов – World Register of Marine Species – 2014):

- Calyptraea chinensis* (L., 1758) – 9 экз.
- Bittium reticulatum* (da Costa, 1778) – 48 экз.
- Cyclope neritea* (L., 1758) – 42 экз.
- Gibbula divaricata* (L., 1758) – 108 экз.
- G. euxinix* Andr., 1837 – 28 экз.
- Rissoa splendida* Eichwald, 1830 – 468 экз.
- Tricolia pullus* (L., 1758) – 27 экз.
- Chamelea gallina* (L., 1758) – 1 экз.
- Chlamys glabra* (L., 1758) – 20 экз.
- Gibbomodiola adriatica* (Lmk., 1819) – 10 экз.
- Mytilus galloprovincialis* (Lmk., 1819) – 135 экз.
- Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) – 185 экз.
- Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791) – 2 экз.
- Pitar rudis* (Poli, 1795) – 6 экз.
- Polititapes aureus* (Gmelin, 1791) – 5 экз.
- (?) *Polytitapes rugata* – 3 экз.

Всех двустворчатых моллюсков, за исключением митилиды *Mytilaster lineatus*, а также брюхоногого моллюска *Calyptraea chinensis*, добыли при драгировании с борта мотобота на глубине от 18 до 25 м. Остальных моллюсков собирали вручную в прибрежной зоне до глубины 0,5 – 1 м на расстоянии нескольких километров по берегу в одну и другую сторону от биостанции.

В Феодосийском заливе материал получен в марте и апреле 1964 г. Всего вскрыто 275 моллюсков 6 видов:

- Rissoa splendida* – 39 экз.
- Chlamys glabra* – 38 экз.
- Mytilus galloprovincialis* – 146 экз.
- Mytilaster lineatus* – 38 экз.
- Parvicardium exiguum* – 10 экз.
- Polititapes aureus* – 4 экз.

R. splendida и *M. lineatus* собраны у берега возле Карантина среди зарослей цистозеры, все мидии – из обрастания столба («гундера»), к которому прикрепляют ставные сети. К моменту отбора проб столб простоял в воде около 2-х лет. Остальные моллюски добыты при драгировании с борта мотобота с глубины 12 – 15 м на расстоянии нескольких километров от города.

Помимо того, сотрудники отдела бентоса ИнБЮМ передали мне фиксированные в формалине пробы моллюсков, собранные у берегов Крыма в 1957 г. в рейсе НИС «Академик Ковалевский»: всего 216 экз. моллюсков 14 видов (табл. 1).

Таким образом, хотя акватория наших работ в целом протянулась вдоль побережья Юго-Восточного Крыма от м. Чауда до Судакской бухты, основной материал, безусловно, получен в районе Карадага. Всего вскрыто 1588 экз. моллюсков 23 видов.

Извлечённых из моллюсков партенит, церкарий и метацеркарий исследовали в живом состоянии, а также на постоянных препаратах, приготовленных по стандартной методике. Для изучения особенностей вооружения тегумента (шпики, стилет и пр.) церкарий помещали в глицерин, для изучения выделитель-

ной системы – в яичный белок, а для исследования железистых клеток и пищеварительной системы личинок подкрашивали слабым раствором нейтрального красного.

Табл. 1. Видовой состав и количество моллюсков в пробах отдела бентоса Института биологии южных морей

Вид	Район Мыс Чауда	Феодосийский залив	Мыс Меганом	Судак- ская бухта
<i>Calyptraea chinensis</i> (L., 1758)	3			
<i>Cyclope neritea</i> (L., 1758)				2
<i>Lucicella divaricata</i> (L., 1758)				2
<i>Nassarius reticulatus</i> (L., 1758)			3	
<i>Acanthocardia paucicostata</i> (G. B. Sowerby II, 1834)			2	
<i>Cerastoderma edule</i> (L., 1758)	9			
<i>Chamelea gallina</i> (L., 1758)		1	10	136
<i>Gibbomodiola adriatica</i> (Lmk., 1819)			1	
<i>Mytilus galloprovincialis</i> (Lmk., 1819)		7	10	
<i>Parvicardium simile</i> (Milaschewitch, 1909)			1	
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)			3	
<i>Polititapes aureus</i> (Gmelin, 1791)			2	1
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)		4		7
<i>Tellina fabula</i> Gmelin, 1791		7		5
Итого:	12	19	32	153

Результаты и обсуждение.

Из общего числа вскрытых моллюсков личинки трематод встретились в 46 из них, что составило около 3% от общего числа исследованных особей, а из 23 обследованных видов заражёнными оказались представители 8 (34,8%), – 3 вида брюхоногих и 5 двусторчатых моллюсков. Обнаружены личинки 10 видов трематод; кроме того, у *Chlamys glabra*, добытого в Феодосийском заливе, зарегистрированы цисты с погибшими метациркуляриями, определить систематическую принадлежность которых не представлялось возможным.

Семейство Vucephalidae Poche, 1907

(?) *Vucephalus baeri* Maillard et Saad-Fares, 1981 (рис. 1 – 2)

Х о з я и н: *Polititapes aureus* (Феодосийский залив; у 2 из 4 моллюсков).

Тонкие разветвлённые бесцветные спороцисты (рис. 1а) с многочисленными сужениями и расшире-

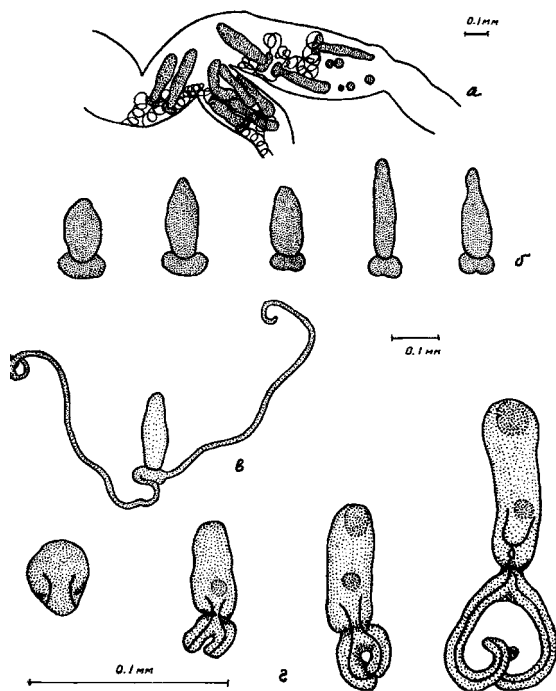


Рис. 1. Церкарии (?) *Vucephalus baeri* Maillard et Saad-Fares, 1981: а – спороциста; б – различная форма тела церкарий; в – общий вид церкарии с хвостовыми фурками; г – развитие экскреторной системы

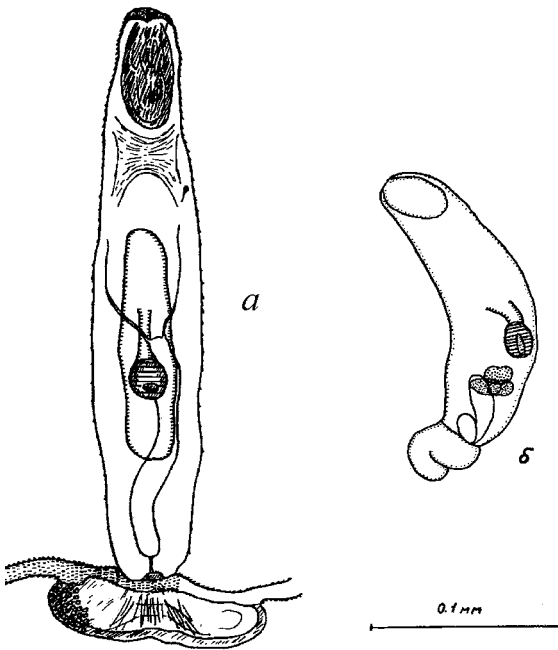


Рис. 2. Церкарии (?) *Viscerphalus baeri*:
а – живая личинка; б – фиксированная
личинка (оригинал)

углубления части, снабжённой небольшими долями – зачатками будущих щупалец. Ниже переднего органа располагается крупный бабочкообразный орган, который считают цистогенным (Giles, 1962). Ротовое отверстие открывается на брюшной стороне тела в виде щели или полумесяца и ведёт в хорошо развитый, более или менее сферической формы фаринкс, от которого вперёд к кишечнику проходит узкий пищевод. Крупный непарный мешковидный кишечник расположен выше и ниже фаринкса. В кишечнике иногда видны округлые частицы.

Светлый трубчатый тонкостенный экскреторный пузырь имеет слегка S-образную форму. Сначала он проходит медианно, но впереди кишечника делает изгиб и продолжается дорсально и влево от фаринкса, заходя за его передний край. От переднего конца пузыря отходят основные собирательные каналы. Цистогенные железы чрезвычайно затрудняют изучение выделительной системы церкарий. У эмбрионов экскреторный пузырь закладывается двумя параллельными каналами, которые при длине зародыша 0,120 мм соединяются в задней части тела, образуя непарный экскреторный пузырь (рис. 1г).

Ствол хвоста очень короткий и широкий, латерально несёт пару длинных, чрезвычайно сократимых фурок (рис. 1в). Верхняя половина ствола хвоста, обращённая к туловищу, покрыта шипиками, а нижняя – сосочками, выделяющими клейкое вещество; продуцирующие его железистые клетки расположены под тегументом. От задней части тела в ствол хвоста, имеющий просвет, проходят хорошо различимые веерообразно расходящиеся продольные мускульные тяжи. Фурки с толстым, кольчатым, покрытым мелкими шипиками тегументом и, вместе с тем, очень нежные и легко рвутся; имеют развитую продольную мускулатуру и обладают способностью сильно удлиняться и сокращаться.

Размеры живых церкарий (измерено 12 экз.): длина тела 0,221 – 0,304 (в среднем 0,264), ширина 0,053 – 0,089 (0,066), передний орган 0,033 – 0,043 x 0,033 –

ниями занимали гонаду моллюска, обволакивая со всех сторон пищеварительную железу и проникая в другие органы.

Церкарии чаще цилиндрической формы (рис. 2); при движении личинок она становилась грушевидной, овальной, удлинённо-цилиндрической и т.д. (рис. 1б). Передний конец тела тупо срезан, задний округлый. Вся поверхность тела, верхняя половина основания хвоста и фурки покрыты мелкими, густо расположенными, тупыми шипиками.

Незрелые церкарии светлые, прозрачные, у зрелых особей из-за большого количества цистогенных клеток тело становится тёмным, желтовато-чёрным, непрозрачным. Клетки желез неправильной формы, с зернистым содержимым.

Передний фиксаторный орган заполнен железами, чьи протоки проходят к подвижной, выступающей впереди из похожего на рот

0,043 (0,040 x 0,036), диаметр фаринкса 0,020 – 0,026 (0,023), длина кишечника 0,109 – 0,132, длина ствола хвоста 0,033 – 0,046 (0,040), ширина ствола хвоста 0,066 – 0,089 (0,079) мм.

Комментарии. Ещё в начале 20-го столетия Д.Ф. Синицын (1911) описал от черноморского «*Tapes rugatus*» (скорее всего, *Polititapes rugata*) буцефалидных церкарий *Cercaria hydriformis* Sinitzin, 1911 (первоначально автор назвал церкарий – *Vucephalus haimeanus rugatus* Sinitzin, 1909). В диссертационной работе (Долгих, 1965б) обнаруженные у представителей *Polititapes* церкарии были отнесены мною к *Vucephalus marinum*, прежде всего на том основании, что данный вид являлся единственным представителем рода *Vucephalus*, известным в фауне Чёрного моря. Однако в дальнейшем церкарии *V. marinum* были найдены у другого представителя черноморских моллюсков – митилиды *Mytilaster lineatus* (см. ниже).

Существует предположение (Lauckner, 1983), что *C. hydriformis* является личиночной стадией *Vucephalus baeri* Maillard et Saad-Fares, 1981, описанного от лаврака *Dicentrarchus labrax* из Средиземного моря (Maillard, Saad-Fares, 1981). Половозрелые формы *V. baeri* в Чёрном море пока не найдены, что, впрочем, вполне объяснимо, поскольку паразитофауна лаврака в этом водоёме фактически не изучена (Гаевская, 2013). Учитывая большое морфологическое сходство буцефалидных церкарий, зарегистрированных у средиземноморского и черноморского *Polititapes aureus*, вполне реальна их принадлежность к одному и тому же виду – *V. baeri*. Однако точное видовое определение буцефалидных церкарий, как неоднократно подчёркивалось в литературе, возможно только при экспериментальной расшифровке жизненного цикла трематоды (см.: Гаевская, 2014).

В Чёрном море церкарии данного вида, помимо Феодосийского залива, обнаружены у этого же хозяина вдоль западного побережья Крыма в акватории мыса Евпаторийский, на участке моря у устья реки Бельбек и в прибрежных водах Севастополя к северу от входа в Севастопольскую бухту. Общая заражённость моллюсков составила 5,5 % (Долгих, 1965б).

Vucephalus marinum Vlassenko, 1931 (рис. 3, 4)

Х о з я и н: *Mytilaster lineatus* (акватория Карадага; глубина 0,5 – 0,7 м; у 0,5% моллюсков).

Л о к а л и з а ц и я: гонада.

В гонаде моллюска в один слой не очень плотно располагались типично буцефалидные спороцисты, окрашенные в оранжевый цвет и заполненные зародышевыми шарами и развивающимися церкариями, находящимися на стадии деления на тело и хвост (рис. 3).

Поскольку спороцисты не содержали зрелых церкарий, их описание в данной работе основано на материале последующих находок этих личинок у данного хозяина, но из других участков черноморской акватории.

Церкарии (рис. 4) с удлинённо-цилиндрическим телом, поверхность которого покрыта очень мелкими шипиками. Тело незрелых церкарий светлое, прозрачное; у зрелых особей из-за большого количества цистогенных клеток оно становится тёмным, непрозрачным, что чрез-

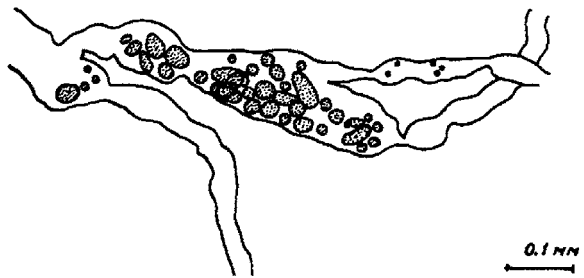


Рис. 3. Буцефалидная спороциста из митилистера, описанная как *Vucephalidae* gen. sp. larvae

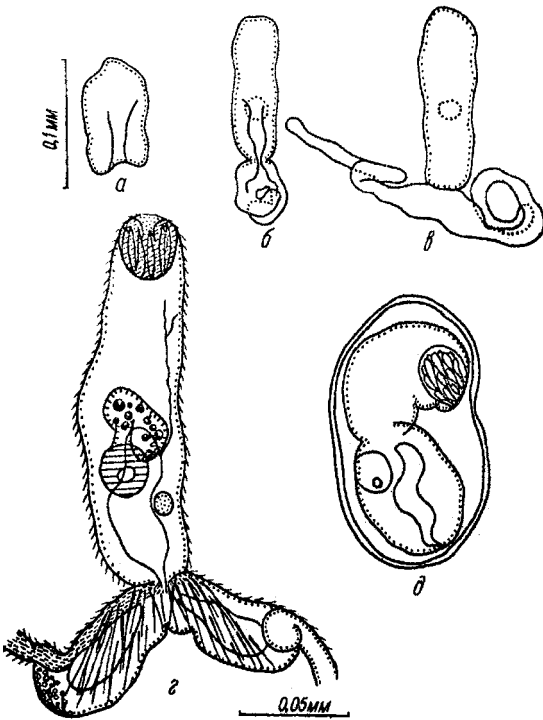


Рис. 4. Церкарии *Vucephalus marinum* Vlassenko, 1931: а – г – стадии развития церкарий; д – метациркария, полученная в эксперименте (из: Долгих, 1970; как *Cercaria mytilasteri*)

ны длины тела, тегумент с шипиками, а на нижней поверхности расположены сосочки, выделяющие клейкое вещество. От задней части тела в ствол хвоста, имеющий просвет, проходят веерообразно расходящиеся мускульные тяжи. Благодаря фуркам церкарии не уносятся волнением, которое обычно у берегов, а удерживаются среди зарослей цистозирры, куда направляются в поисках пищи караси, собачки, бычки – обычные дополнительные хозяева *V. marinum* (окончательный хозяин паразита – морской налим). Церкарии удерживаются на теле рыбы, сжимая мускулы этой части хвоста наподобие присоски, и выделяют клейкое вещество, которое помогает им фиксироваться на ней.

Размеры живых церкарий: длина тела 0,165 – 0,248, ширина 0,043 – 0,056, передний орган 0,033 – 0,040 x 0,020 – 0,030, фаринкс 0,017 – 0,023 x 0,017, длина ствола хвоста 0,053 – 0,066, его ширина 0,026 – 0,033 мм.

У фиксированных церкарий длина тела 0,149 – 0,162, ширина 0,035 – 0,043, передний орган 0,033 x 0,026, фаринкс 0,017 x 0,017 мм.

Комментарии. Как отмечено выше, определить видовую принадлежность буцефалидных спорозист, обнаруженных у митилястера в акватории Карадага, не представлялось возможным, а потому первоначально они были описаны как *Vucephalidae* gen. sp. larvae (Долгих, 19656). Позднее они встретились у этого же вида моллюсков вдоль крымского побережья в акватории Севастополя и Ялты, а также у берегов Кавказа в водах Абрау-Дюрсо и Туапсе и описаны как новый «вид» церкарий под названием *Cercaria mytilasteri* Dolgikh, 1970 (Долгих, 1970). Из 1330 митилястеров, обследованных на Чёрном море в 1964 – 1968 гг., данные церкарии отмечены у 32 (2,4 %).

вычайно затрудняет изучение их внутренней структуры.

Строение переднего фиксаторного органа сходно с таковым многих буцефалидных церкарий. На вентральной поверхности тела на уровне этого органа имеется небольшое субтерминальное углубление. Округлое ротовое отверстие открывается на середине второй половины тела и в зависимости от степени сокращения последнего может быть в виде щели или полумесяца. Фаринкс крупный, хорошо развитый. Кишечник некрупный, светлый, иногда в нём видны шаровидные конкреции, продвигающиеся при движении тела от одного конца кишечника к другому.

Светлый, трубчатый, слегка изогнутый экскреторный пузырь проходит за уровень переднего края фаринкса.

Ствол хвостовой части разделён на две доли, от которых отходят длинные извивающиеся фурки. Длина этих долей меньше половины

Семейство Оресоелidae Ozaki, 1925

Cercaria caradagi Dolgikh, 1966 (рис. 5)

Х о з я е в а: *Gibbula divaricata* (акватория Карадага; у 7,4 % моллюсков), *G. euxinica* (там же; 17,9 %).

Л о к а л и з а ц и я: печень.

Спороцисты крупные, мешкообразные, бесцветные, очень подвижные, особенно подвижен вытянутый в «носочек» передний конец тела, который постоянно вытягивается и сокращается. Задний конец тупой. В стенках тела отдельными пятнами располагается пигмент. Тегумент передней части тела кольчатый. Спороцисты содержат 40 – 60 зародышей церкарий (рис. 5а).

Длина тела живых спороцист (промерено 14 экз.) 1,24 – 1,72 (в среднем 1,584), ширина 0,182 – 0,33 (0,265), фиксированных и окрашенных (измерено 10 экз.) соответственно 0,900 – 1,305 (1,140) и 0,225 – 0,292 (0,240) мм.

Довольно крупные подвижные церкарии имеют цилиндрическое тело, поверхность которого покрыта мелкими шипиками (рис. 5б). Крупная удлинённая ротовая присоска вооружена стилетом с двумя основными, слегка изогнутыми верхушками и двумя небольшими боковыми выступами (рис. 5в). Две пары стилетных желез расположены в средней части тела, выше брюшной присоски. На уровне верхушек стилета в теле церкарии есть небольшое углубление, по краю которого и открываются протоки этих желез. Брюшная присоска меньше ротовой, расположена во второй половине тела.

Пищеварительная система представлена префаринксом, фаринксом, пищеводом, равным по длине префаринксу. На некотором расстоянии от уровня переднего края брюшной присоски пищевод переходит в две кишечные ветви, заканчивающиеся на уровне нижнего края экскреторного пузыря.

На постоянных препаратах у церкарий видны зачатки половых органов: бурсы, лежащей за брюшной присоской и несколько вправо от медианной линии тела, и семенников, расположенных ниже брюшной присоски. Половое отверстие открывается выше брюшной присоски медианно.

Экскреторный пузырь такого же размера, как и брюшная присоска, занимает участок тела между нею и задним концом тела. Стенки пузыря образованы крупными клетками с большими ядрами. От нижней части пузыря к заднему концу тела идёт узкий проток, а в его переднебоковые углы впадают основные собирательные каналы. Формула экскреторной системы $2[(2+2)+(2+2)]=16$.

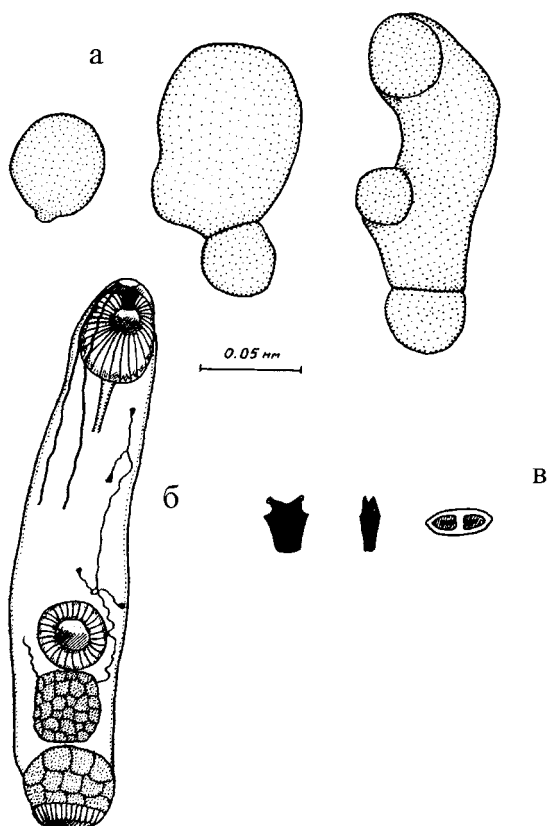


Рис. 5. *Cercaria caradagi* Dolgikh, 1966: а – стадии развития церкарий; б – живая личинка; в – стилет (слева – направо: вид прямо, сбоку, сверху) (из: Долгих, 1966а, с дополнениями)

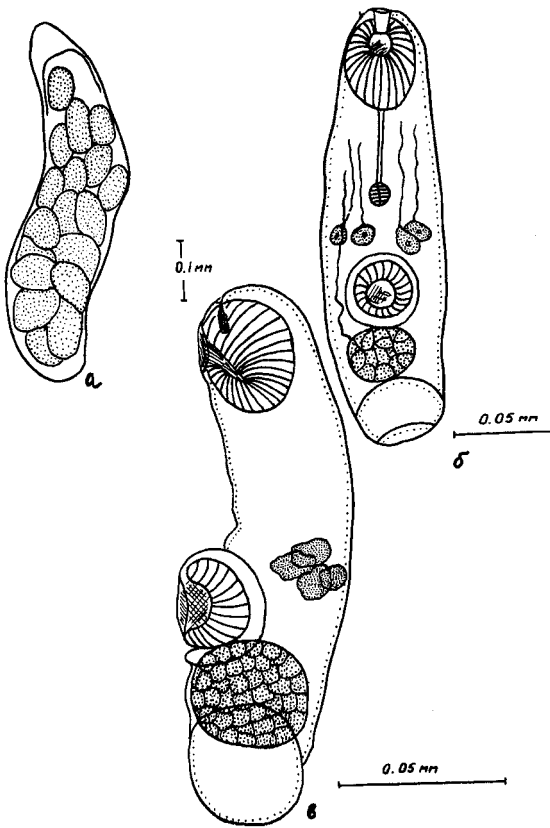


Рис. 6. *Cercaria cotylicerca* B Dollfus, 1960: а – спороциста; б – живая личинка; в – фиксированная личинка (из: Долгих, 1966а, с дополнениями)

нежными стенками тела (рис. 6а). Передний конец вытянут в «носочек», на котором несколько сбоку расположено родильное отверстие. «Носочек» очень часто сжат настолько, что его совершенно не видно. Спороцисты плотно заполнены церкариями разной степени развития, которые быстро передвигаются в её полости. Количество зародышей церкарий может быть от 30 до 80.

Размеры спороцист (постоянный препарат; измерено 15 экз.): длина тела 0,600 – 0,960 (в среднем 0,750), максимальная ширина 0,135 – 0,240 (0,190) мм.

Очень гибкое, подвижное тело церкарий цилиндрической формы (рис. 6б). Церкарии очень быстро передвигаются при помощи присосок, при этом длина их тела изменяется более чем в 2 раза; например, у сократившейся личинки длина тела составляет 0,129 мм, а у вытянутой достигает 0,286 мм. Тегумент плотный, с мелкими шипиками. На переднем конце тела расположены щетинки. Субтерминальная удлинённая ротовая присоска вооружена широким двухвершинным стилетом высотой 0,011 и шириной 0,006 мм, у острия которого открываются две пары протоков стилетных желез, лежащих несколько впереди брюшной присоски почти на одной линии. У вытянутых церкарий клетки желез принимают каплевидную форму.

Брюшная присоска находится в начале второй половины тела и окружена нешироким кольцом, кстати, характерным для некоторых опецелидных трематод. Её размеры (без кольца) уступают размерам ротовой присоски.

Префаринкс довольно значительной длины, фаринкс небольшой, пищевод по своей длине уступает префаринксу, кишечные ветви до конца не просматриваются.

Почти шарообразный хвост состоит из крупных железистых клеток, которые при окраске слабым раствором нейтрального красного становятся коричнево-красными. На постоянных препаратах, окрашенных квасцовым кармином, хвост зрелых церкарий имеет оранжевый или жёлтый цвет. Кончик хвоста присоскообразной структуры, снабжён мускульными волокнами.

Обычные размеры церкарий: длина тела с хвостом 0,338, максимальная ширина 0,117, ротовая присоска 0,059 x 0,045, брюшная 0,045 x 0,045, расстояние от переднего конца тела до брюшной присоски 0,218, экскреторный пузырь 0,046 x 0,042, хвост 0,058 x 0,060 мм.

Cercaria cotylicerca B Dollfus, 1960 (рис. 6)

Х о з я и н: *Gibbula divaricata* (акватория Карадага; у 3 % моллюсков).

Л о к а л и з а ц и я: печень, гонада.

Спороцисты некрупные, мутно-белые, подвижные, с тонкими

На постоянных препаратах у церкарий видны зачатки половых органов: бурсы, семенников и яичника, расположенных в области брюшной присоски (рис. 6в).

Эксcretорный пузырь такого же размера, как и брюшная присоска. Его стенки образованы крупными клетками; полость пузыря неровная, в его боковые стенки впадают основные собирательные каналы. Формула эксcretорной системы $2[(2+2)+(2+2)]=16$.

Шарообразный мускулистый хвост состоит из железистых клеток, его кончик имеет присоскообразную структуру.

Размеры живых церкарий (по 9 экз.): длина тела с хвостом 0,165 – 0,201 (в среднем 0,178), ширина 0,046 – 0,066 (0,059), ротовая присоска 0,036 – 0,046 x 0,030 – 0,036 (0,040 x 0,034), брюшная 0,029 – 0,036 x 0,029 – 0,036 (0,035 x 0,035), расстояние от переднего конца тела до брюшной присоски 0,110 – 0,142 (0,122), эксcretорный пузырь 0,023 – 0,033 x 0,030 – 0,036 (0,026 x 0,035), хвост 0,032 – 0,040 x 0,033 – 0,046 (0,035 x 0,040) мм.

Комментарии. Помимо акватории Карадага, *C. cotylicerca* В обнаружена также в акватории Севастополя в бухтах Карантинная (у *Gibbula divaricata*) и Омега (у *G. euxinica*).

Семейство Gymnophallidae Odhner, 1905

Metacercaria discursata Sinitzin, 1911 (рис. 7)

Х о з я и н: *Spisula subtruncata* (Судакская бухта, глубина 25 м; у 1 из 7 моллюсков; 16 экз.).

Л о к а л и з а ц и я: гонада.

Метацеркарии не инцистированные, овально-удлиненной формы, одной степени развития; поверхность тела покрыта мелкими шипиками. Ротовая присоска расположена субтерминально, а брюшная, несколько меньшая, чем ротовая, – в двух третях длины от переднего конца тела. Соотношение размеров присосок в среднем 1,55: 1. Префаринкс отсутствует, фаринкс шарообразный, пищевод очень короткий, иногда его почти не видно. Небольшие, слегка вздутые кишечные ветви заканчиваются на уровне или выше переднего края брюшной присоски. Стенки кишечника состоят из крупных железистых клеток. У некоторых метацеркарий различимы две пары протоков, по-видимому, желез проникновения, но самих желез уже не видно.

Удлиненно-овальные цельнокрайные семенники расположены латерально от боковых ветвей эксcretорного пузыря. Небольшой слегка лопастной яичник лежит ла-

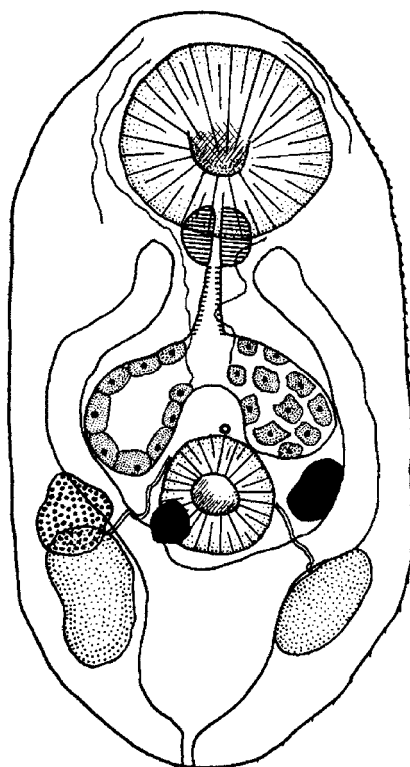


Рис. 7. *Metacercaria discursata* Sinitzin, 1911 (оригинал)

терально, вплотную прилегая к правому семеннику. Зачатки желточников располагаются: левый – на уровне брюшной присоски, правый – под её правым краем. Половое отверстие открывается впереди брюшной присоски.

Экскреторный пузырь Y-образный, с нешироким ветвями, достигающими фаринкса, и недлинным стволом, от которого к заднему концу тела идёт узкий проток. Высота ствола пузыря 0,050 – 0,062 (в среднем 0,058) мм.

Размеры метацирকারий (постоянный препарат; по 10 экз.): длина тела 0,245 – 0,313 (в среднем 0,289), ширина 0,155 – 0,198 (0,175), ротовая присоска 0,074 – 0,087 x 0,081 – 0,094 (0,081 x 0,089), брюшная 0,047 – 0,056 x 0,047 – 0,059 (0,053 x 0,055), фаринкс 0,026 – 0,031 x 0,029 – 0,034 (0,029 x 0,031), длина кишечных стволов 0,047 – 0,068 (0,057), правый семенник 0,051 – 0,074 x 0,028 – 0,037 (0,065 x 0,031), левый семенник 0,053 – 0,069 x 0,028 – 0,037 (0,058 x 0,031), яичник 0,031 – 0,040 x 0,028 – 0,034 (0,035 x 0,030) мм.

Комментарии. Д.Ф. Синецын (1911), описывая *Metacercaria discursata*, не привёл её рисунка, но достаточно подробно обрисовал все морфологические черты, которые та приобретает, развиваясь из церкарии, обнаруженной им в *Abra alba* из Севастопольской бухты и названной *Cercaria discursata*. Авторы обзорной работы (Stunkard, Uzman, 1958) по трематодам родов *Gymnophallus* Odhner, 1900 и *Parvatrema* Cable, 1953 высказали предположение, что найденные в Севастопольской бухте личинки относятся к гимнофаллидам и, к тому же, могут представлять стадии развития одного и того же вида трематод, описанных Д. Ф. Синецыным как *C. discursata* (*M. discursata*) из абрь и как *Adolescaria perla* Sinitzin, 1911 из черноморской мидии. Однако последний вид по морфологическим особенностям никак не соответствует таковым *M. discursata* и отнесён к *Parvatrema duboisi* (Dollfus, 1923) (см.: Гаевская, 2014).

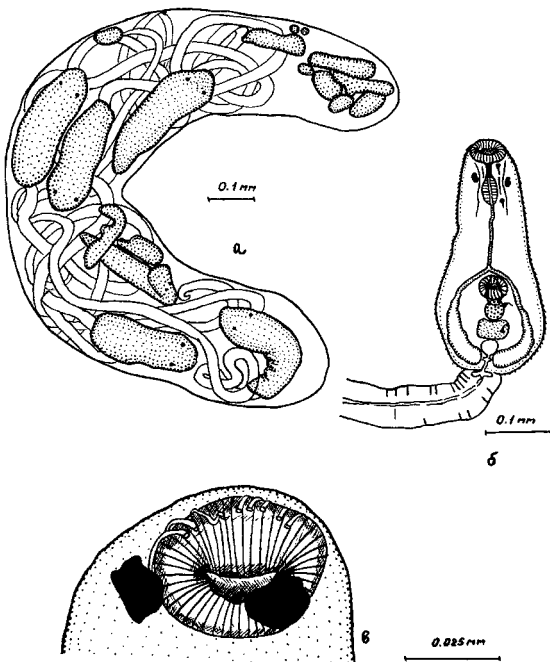


Рис. 8. *Cercaria ophicerca* Palombi, 1934:
а – спороциста; б – церкария; в – передний конец
тела церкарии (оригинал)

Семейство Monorchidae Odhner, 1911

Cercaria ophicerca Palombi, 1934 (рис. 8)

Х о з я и н: *Chamelea gallina* (акватория Карадага; у единственного вскрытого моллюска).

Л о к а л и з а ц и я: гонада.

Дочерние спороцисты неподвижные, мешкообразной или цилиндрической формы, с тонкими прозрачными стенками тела (рис. 8а). На переднем конце расположено родильное отверстие. В этой части тела спороцисты располагаются вполне развитые, готовые к выходу церкарии, в то время как в противоположной части – лишь эмбрионы церкарий на разных стадиях развития. В полости тела спороцист одновременно могут находиться от одного до семи вполне развитых церкарий, несколько зародышей, дифференцированных на собствен-

но тело и хвост, и незначительное количество зародышевых шаров. Размеры тела спороцист зависят от количества развивающихся церкарий. Наименьшие размеры (0,300 x 0,186 мм) имела спороциста, содержащая всего одну личинку.

Размеры живых спороцист (по 30 экз.): 0,300 – 1,665 x 0,150 – 0,420 (в среднем 0,841 x 0,255), фиксированных (по 10 экз.): 0,429 – 1,262 x 0,148 – 0,286 (0,712 x 0,185) мм.

Однажды у *Pitar rudis*, добытого близ мыса Евпаторийский, встретила материнская спороциста *C. ophicerca*, содержащая зародыши дочерних спороцист.

Церкарии (рис. 8б) имеют удлинённое и сильно уплощённое в дорсо-вентральном направлении тело, очертания которого при движении становятся шаровидными, грушевидными, цилиндрическими и т.д. Вся поверхность тела, включая присоски, покрыта крупными шипиками, располагающимися правильными рядами. Пара чёрных глазков расположена дорсально на уровне префаринкса. На верхнем крае ротовой присоски находятся 8 отверстий протоков головных желез (рис. 8г), подходящих к присоске между глазками четырьмя группами по два протока в каждой. Границы некрупных желез очень плохо выражены, видимо, их тоже четыре пары.

На поверхности передней части тела, примерно до уровня брюшной присоски, открываются трубчатые протоки цистогенных желез.

Субтерминальная поперечно-удлинённая ротовая присоска несколько крупнее брюшной. Последняя расположена в средней части тела, выступая над его поверхностью в виде валика.

Все отделы пищеварительной системы хорошо развиты. Имеются префаринкс, округлый фаринкс, длинный пищевод, бифурцирующий несколько выше уровня брюшной присоски на две толстые и широкие кишечные ветви, достигающие заднего конца тела.

Зачатки половых органов представлены треугольными семенниками, располагающимися выше экскреторного пузыря, и расположенным впереди от них и несколько влево яичником. Дорсально от брюшной присоски лежит зачаток бурсы. Половое отверстие открывается впереди брюшной присоски, несколько вправо от медианной линии тела. Округлый удлинённый или грушевидный экскреторный пузырь с толстыми стенками из крупных клеток лежит на некотором расстоянии от заднего конца тела. От его переднебоковых углов вперёд проходят два собирательных канала.

Отличительной чертой церкарий *C. ophicerca* является хвост, длина которого превышает длину тела более чем в 3 раза. Тегумент хвоста толстый, кольчатый. Посередине хвоста продольно проходит выделительный канал, по сторонам которого располагаются каудальные тельца.

Размеры живых церкарий (по 10 экз.): длина тела 0,300 – 0,572 (в среднем 0,388), ширина на уровне брюшной присоски 0,060 – 0,115 (0,088), ротовая присоска 0,034 – 0,043 x 0,037 – 0,056 (0,038 x 0,045), брюшная 0,034 – 0,040 x 0,034 – 0,042 (0,037 x 0,039), расстояние от центра брюшной присоски до переднего конца тела 0,152 – 0,333 (0,209), от глазков до переднего конца тела 0,037 – 0,098 (0,069), фаринкс 0,031 – 0,034 x 0,028 – 0,028 (0,032 x 0,026), длина пищевода 0,040 – 0,180 (0,079), кишечных стволков 0,152 – 0,214 (0,179), длина хвоста 1,039 – 1,500 (1,296), ширина у основания 0,025 – 0,045 (0,032) мм, отношение длины тела к длине хвоста 1: 3,34.

Размеры фиксированных и окрашенных церкарий (по 8 экз.): длина тела 0,277 – 0,356 (в среднем 0,305), ширина на уровне брюшной присоски 0,067 – 0,115 (0,090), ротовая присоска 0,033 – 0,046 x 0,036 – 0,049 (0,038 x 0,044), брюш-

ная 0,033 – 0,040 x 0,033 – 0,043 (0,035 x 0,037), расстояние от центра брюшной присоски до переднего конца тела 0,162 – 0,264 (0,191), от глазков до переднего конца тела 0,040 – 0,076 (0,056), фаринкс 0,030 – 0,039 x 0,021 – 0,033 (0,033 x 0,026), длина пищевода 0,056 – 0,132 (0,080), длина хвоста 0,627 – 1,121 (0,963), ширина у основания 0,026 – 0,033 (0,031) мм, отношение длины тела к длине хвоста 1: 3,16.

Комментарии. У берегов Крыма, помимо акватории Карадага, *C. ophicercus* обнаружена мною близ мыса Евпаторийский, в Каламитском заливе, у западного побережья Крыма, в бухтах Севастополя, у мыса Херсонес и в прибрежье Балаклавы, а также у берегов Кавказа в Новороссийской бухте (Долгих, 1965б, 1966а). Среди хозяев этой трематоды – моллюски *Gouldia minima* (Montagu, 1803), *Pitar rudis*, *Polititapes aureus*.

Семейство Harporidae Nicoll, 1914

Cercaria metentera Sinitzin, 1911 (рис. 9, 10)

Х о з я и н: *Rissoa splendida* (акватория Карадага; у 0,21 % моллюсков).

Л о к а л и з а ц и я: гонада.

Редии мешковидно-расширенные, белые, достигают в длину 1,075 при наибольшей ширине 0,312 мм. Фаринкс хорошо развит, 0,071 – 0,085 x 0,078 – 0,102, длина кишечника 0,142 мм. Полость тела плотно заполнена развивающимися церкариями, однако зрелых личинок в них нет, те встречаются в гонаде моллюска, куда выходят из редий для завершения своего развития. В моллюске насчитывалось 15 редий, в каждой из них – от 12 до 18 эмбрионов.

Церкарии довольно крупные, тело овальное (рис. 9а), с закруглённым передним концом и тупо срезанным задним. Незрелые церкарии мутно-белые, непрозрачные, зрелые – тёмные, коричневатого цвета, непрозрачные из-за большого

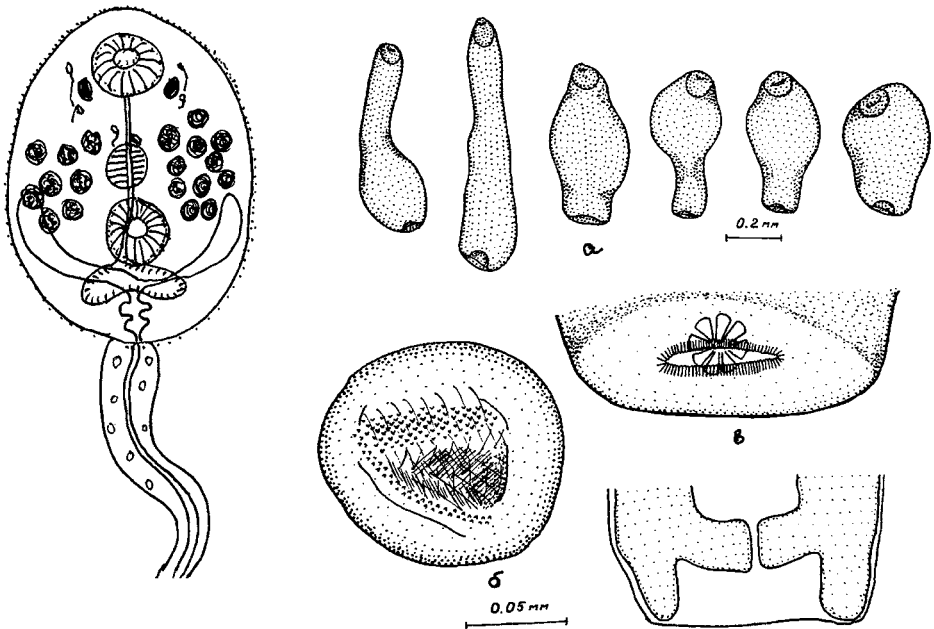


Рис. 9. *Cercaria metentera* Sinitzin, 1911:

а – церкария; б – разнообразная форма тела церкарий; в – шипики на ротовой присоске; г – задний конец тела (оригинал)

количества расположенных на спинной стороне клеток с густой тёмно-зернистой протоплазмой и разбросанных коричневых зёрен пигмента. Неясными светлыми пятнами просвечивают фаринкс, экскреторный пузырь и его ветви. На спинной стороне около ротовой присоски на расстоянии в среднем 0,101 мм от переднего конца тела располагается пара крупных чёрных глазков. Толстый тегумент покрыт шипиками, в передней части тела они гуще, располагаются правильными рядами, по направлению к заднему концу порядок рядов несколько нарушается. Мелкие шипики есть и на присосках (рис. 9). Стилета и стилетных желез нет.

От слегка субтерминальной ротовой присоски идёт длинный префаринкс, затем располагается несколько удлинённый фаринкс с хорошо развитой поперечной и продольной мускулатурой. Пищевод примерно такой же длины, как префаринкс, опускается за брюшную присоску, где разделяется на две относительно коротких (до 0,084 мм), вздутых кишечных ветви, нижний край которых доходит до экскреторного пузыря. Тонкие стенки кишечника сложены одним слоем мелких клеток. Строение пищеварительной системы можно проследить только у незрелых церкарий. Брюшная присоска расположена примерно посередине тела, впереди и медианно от неё располагается половое отверстие. На постоянных препаратах у церкарий обнаруживаются скопления клеток: ниже полового отверстия за брюшной присоской – зачаток гермафродитной бурсы с наружным и внутренним семенными пузырьками; на уровне кишечных стволов, видимо, зачаток поперечно-овального яичника, а ниже его – округлый зачаток семенника.

Экскреторный пузырь Y-образный, в непарном отделе разделён перетяжкой на два плоских пузыря; боковые ветви продолжают до уровня верхнего края брюшной присоски. Непрозрачность тела церкарий затрудняет изучение его выделительной системы. Удалось обнаружить пламенные клетки выше глазков, а также под ними и справа от полового отверстия. Выделительное отверстие открывается терминально на заднем конце тела и снабжено мускулистым сфинктером (рис. 9г).

Тонкий конический хвост церкарии имеет мелкую поперечную исчерченность и прикреплен в широком углублении на заднем конце тела. В хвост заходит экскреторный проток, выделительное отверстие которого открывается латерально на некотором расстоянии от кончика хвоста. При плавании церкарии движутся телом вперёд, при этом оно становится почти шарообразным. В начале движения в хвосте видны капли гликогена, которые постепенно расходуются, хвост сморщивается и, наконец, отрывается. Далее церкарии ползают при помощи присосок, а очертания их тела постоянно меняются (рис. 9б).

Размеры живых церкарий (по 10 экз.): длина тела 0,515 – 0,643 (в среднем 0,566), ширина 0,170 – 0,243 (0,206), ротовая присоска 0,068 – 0,085 x 0,078 – 0,096 (0,074 x 0,087), брюшная 0,068 – 0,098 x 0,072 – 0,098 (0,078 x 0,086), расстояние от глазков до переднего конца тела 0,098 – 0,121 (0,101), фаринкс 0,071 – 0,085 x 0,043 – 0,062 (0,077 x 0,052), длина хвоста 0,604 – 0,858 (0,702), ширина хвоста у основания 0,055 – 0,064 (0,059) мм.

Размеры живой церкарии – типичный экземпляр: длина тела 0,642, максимальная ширина 0,240, ротовая присоска 0,071 x 0,090, брюшная 0,074 x 0,087, расстояние от глазков до переднего конца тела 0,098, фаринкс 0,081 x 0,047, длина хвоста 0,628, ширина хвоста у основания 0,056 мм.

Размеры фиксированных и окрашенных церкарий (по 8 экз.): длина тела 0,314 – 0,467 (в среднем 0,374), максимальная ширина 0,132 – 0,205 (0,161), ротовая присоска 0,066 – 0,083 x 0,066 – 0,083 (0,076 x 0,075), расстояние от глазков до переднего конца тела 0,053 – 0,115 (0,089), фаринкс 0,066 – 0,082 x 0,036 – 0,049 (0,075 x 0,044), длина хвоста 0,555 – 0,650 (0,602), ширина у основания 0,050 – 0,053 (0,051) мм.

Размеры церкарии (постоянный препарат) – типичный экземпляр: длина тела 0,082, ширина 0,175, ротовая присоска 0,069 x 0,083, расстояние от глазков до переднего конца тела 0,099, фаринкс 0,073 x 0,046 мм.

Комментарии. Форма тела и строение пищеварительной системы (длинные префаринкс и пищевод, явственно удлинённый фаринкс, короткие, широкие, яйцевидной формы кишечные ветви, расположенные ниже уровня брюшной присоски) церкарий указывают на их возможную принадлежность к роду *Saccocaelium* Looss, 1902.

Помимо акватории Карадага, *Cercaria metentera* зарегистрирована мною у этого же хозяина в водах Севастополя, где впервые была найдена Д.Ф. Синецким (1911).

Надсемейство Hemiuroidea Faust, 1929

Cercaria laqueator Sinitzin, 1911 (рис. 10, 11)

Х о з я и н: *Rissoa splendida* (акватория Карадага; у 2,56 % моллюсков).

Л о к а л и з а ц и я: гонада, половые протоки, основания жабр, жаберная полость, мантия.

Спороцисты мутно-белые или слегка желтоватые, цилиндрической формы, задний конец тела тупой, передний зауженный и здесь открывается родильное отверстие. Спороцисты мало подвижны, в основном подвижностью отличается передняя часть тела. Стенки тела тонкие, эластичные. Спороцисты заполнены подвижными зародышами церкарий разной степени развития (рис. 10а). У спороцист, ещё не содержащих зрелых церкарий, можно обнаружить скопление зародышевых клеток («яичник» – по Д.Ф. Синецкому), по длине примерно равное длине церкарии с хвостовой камерой, а по ширине в 5 раз превышающее его ширину.

Живые спороцисты (по 21 экз.) размерами 0,715 – 1,030 x 0,114 – 0,286 (в среднем 0,908 x 0,206), фиксированные (по 10 экз.) – 0,390 – 1,275 x 0,120 – 0,330 (0,822 x 0,203) мм.

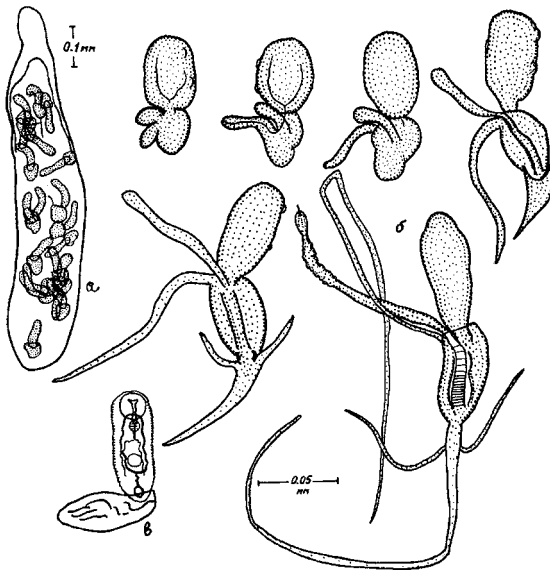


Рис. 10. *Cercaria laqueator* Sinitzin, 1911: а – спороциста; б – последовательные стадии развития церкарий; в – зрелая церкария (оригинал)

В одном моллюске насчитывалось от 3 до 33 спороцист, в среднем 22.

Церкарии очень мелкие (табл. 2, 3), подвижные, цистофорозного типа, с хвостовой камерой, снабжённой пятью отростками (рис. 10б).

Тегумент довольно толстый, кольчатый; у развивающихся церкарий кольчатость появляется тогда, когда длина III отростка хвостовой камеры более чем в полтора раза превышает длину камеры. Над субтерминальной ротовой присоской виден «носочек», длина которого равна расстоянию от передней границы присоски до ротового отверстия. Брюшная присоска меньше ротовой почти в 2 раза, расположена в начале второй половины тела.

Префаринкса нет, фаринкс следует за ротовой присоской, длин-

ный пищевод бифурцирует на две кишечных ветви, протянувшихся к заднему концу тела. Кишечник церкарий интенсивно поглощает нейтральный красный.

Экскреторный пузырь округлый или щелеобразный, находится в задней части тела; половина пузыря лежит за границей верхнего края хвостовой камеры. Раздвоение основного ствола выделительной системы происходит перед задним краем брюшной присоски, а соединение стволов – на уровне фаринкса.

Тело церкарии прикрепляется на ножке внутри хвостовой камеры, которая сплющена в дорсо-вентральном направлении и снабжена пятью отростками, имеющими вид узких, длинных, нежных, прозрачных лент (рис. 10).

I отросток («стрела») отходит со дна хвостовой камеры. С самого начала своего развития он отстаёт в росте от II отростка и в конечном итоге в 2,5 раза меньше его. Перед тем, как быть втянутым в хвостовую камеру, этот отросток в своей верхней половине приобретает гофрированный вид; на самом конце он несколько расширен и заканчивается узким остриём, напоминающим стилет.

II отросток («лента») очень узкий, длинный, отходит от верхнего края хвостовой камеры.

III отросток (чрезвычайно вытянутый «фригийский колпак») превышает длину хвостовой камеры в 5 – 8 раз. В стороне от основания отростка отходят два боковых. Д.Ф. Синицын, описавший этих церкарий, не указывает на присутствие этих отростков, но, возможно, в его материале не было церкарий, у которых они были уже развиты.

У зрелых церкарий I отросток втягивается внутрь хвостовой камеры, а остальные плотно прилегают к ней, в итоге создаётся впечатление, что камера лишена отростков. При попадании церкарий в морскую воду отростки начинают расправляться, причём первым отходит от камеры и раскручивается III отросток (с боковыми), а затем и II отросток. Иногда церкарии начинают втягиваться в хвостовую камеру, но, даже не зайдя в неё полностью, покидают её (рис. 11б).

В ряде случаев в спорцистах можно обнаружить «цисты», т.е. хвостовые камеры с заключёнными в них церкариями. В этой камере церкарии располагаются по её длинной оси, их тело сложено вдвое, причём одна половина сложена ещё раз и направлена к бывшему входному отверстию хвостовой камеры (рис. 11 а). В спорцистах такие «цисты» встречаются одновременно с церкариями, имеющими хвостовую камеру с прижатыми к ней отростками.

Комментарии. Церкарии данного вида встретились также в акватории Севастополя, близ мыса Херсонес и в Новороссийской бухте (Долгих, 1965б, 1966а).

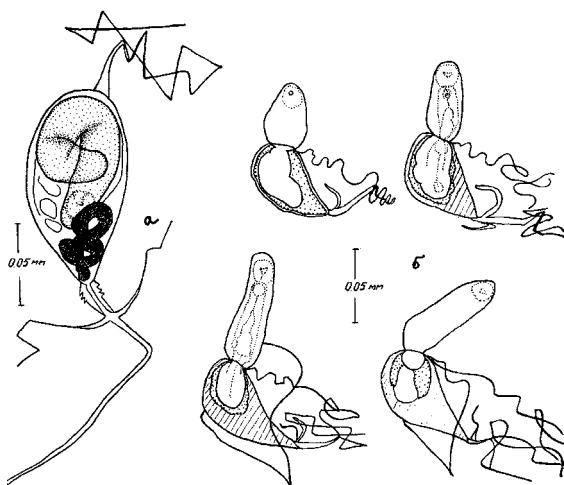


Рис. 11. *Cercaria laqueator* Sinitzin, 1911: а – церкария в хвостовой камере; б – последовательные стадии втягивания тела церкарии в хвостовую камеру и выхода из неё (оригинал)

Табл. 2. Размеры церкарий *Cercaria laqueator* на разных стадиях развития (в μm)

Тело церкарий	Хвостовая камера	Отростки			
		I	II	III	боковые
50 x 36	26 x 28	20x8	36x7	13x16	не развиты
50 x 39	26 x 29	20x7	33x10	16x16	не развиты
53 x 36	31 x 26	33x6	50x7	25x21	10
53 x 36	30 x 31	20x7	26x7	26x13	10
53 x 39	23 x 26	13	13	не развит	не развиты
55 x 40	46 x 30	56x6	89x6	53x16	23
56 x 36	33 x 30	23	53	10	не развиты
56 x 36	33 x 39	40x5	66x5	46x11	16
59 x 33	46 x 260	56	76	59	17; 20
59 x 36	43 x 30	46	73	59	10
66 x 22	59 x 28	не измерялись			
69 x 36	53 x 30	59	139	99	23
71 x 25	62 x 28	не измерялись			
89 x 28	76 x 30	139	281	297	20
92 x 28	69 x 40	168	257	258x10	34
99 x 24	76 x 36	99 (сжат)	422	328	не измерялись
99 x 46	78 x 31	165	300	240	не измерялись
99 x 26	73 x 40	149x8	363x4	304x10	73
109 x 42	74 x 43	146	310	233	31

Табл. 3. Размеры зрелых церкарий *Cercaria laqueator* (в μm)

Тело церкарий	Хвостовая камера	Тело церкарий	Хвостовая камера
79 x 33	66 x 34	92 x 21	66 x 33
83 x 26	66 x 30	99 x 18	66 x 40
86 x 26	69 x 30	110 x 30	69 x 39
89 x 33	69 x 40	112 x 26	66 x 30
89 x 23	69 x 29	133 x 50	71 x 40
92 x 26	66 x 30	133 x 53	62 x 40

Cercaria dogieli Dolgikh, 1968 (рис. 12, 13)

Х о з я и н: *Rissoa splendida* (акватория Карадага; у 2,43 % обследованных моллюсков).

Л о к а л и з а ц и я: гонада, половые протоки, основания жабр, жаберная полость, мантия.

Спороцисты довольно крупные, мешкообразные, слабо подвижные, мутно-белого цвета, иногда слегка желтоватые. Тегумент толстый, в передней части тела кольчатый. Родильное отверстие располагается терминально на переднем конце тела. Полость тела спороцист плотно заполнена зародышами церкарий разной степени развития, при этом более крупные спороцисты содержат большее количество церкарий.

Живые спороцисты (по 18 экз.) размерами 0,716 – 1,101 x 0,210 – 0,298 (в среднем 0,914 x 0,2526), фиксированные (по 20 экз.) – 0,315 – 2,325 x 0,075 – 0,465 (0,694 x 0,207) мм.

В одном моллюске насчитывалось от 8 до 68 спороцист, в среднем 26.

Церкарии мелкие, типичного для гемиурат строения. Все отделы пищеварительной системы развиты. Экскреторный пузырь округлый, основной выделительный канал ниже уровня брюшной присоски разделяется на два, которые на уровне бифуркации кишечника образуют расширение. На уровне заднего края ротовой присоски стволы соединяются.

Тело церкарии прикрепляется на ножке внутри бочонкообразной хвостовой камеры, снабжённой пятью отростками, из которых все, кроме III-го, имеют вид узких прозрачных лент (рис. 12а).

I отросток отходит со дна хвостовой камеры, на конце он несколько расширяется и заканчивается маленьким выступом, похожим на остриё. С самого начала он растёт медленнее II отростка и в конечном итоге оказывается короче его в 2,5 – 4 раза (табл. 4).

II отросток в виде длинной узкой прозрачной ленты, отходящей от верхнего края хвостовой камеры.

III отросток является концевым отростком хвостовой камеры и значительно меньше остальных. С латеральных сторон на нём имеется тонкая прозрачная перепонка, переходящая в два боковых отростка, которые отходят от основания III отростка. Эти боковые отростки по своей длине меньше остальных.

У зрелых церкарий I отросток сложен на дне хвостовой камеры, II скручен в клубок и плотно прилегает к ней, III несколько втянут в углубление на заднем конце камеры и сложен вдвое, его боковые отростки также скручены. При выходе церкарии в воду отростки начинают раскручиваться: сначала расправляется III отросток (с боковыми), а затем отстаёт от камеры и начинает раскручиваться II отросток, достигающий большой длины (рис. 12б).

Иногда в спороцистах можно было обнаружить «цисты», т.е. хвостовые камеры с заключёнными в них подвижными церкариями. Размеры подобных «цист» составляли 0,078 – 0,084 x 0,047 мм. Однако встречались они редко и не во всех заражённых моллюсках.

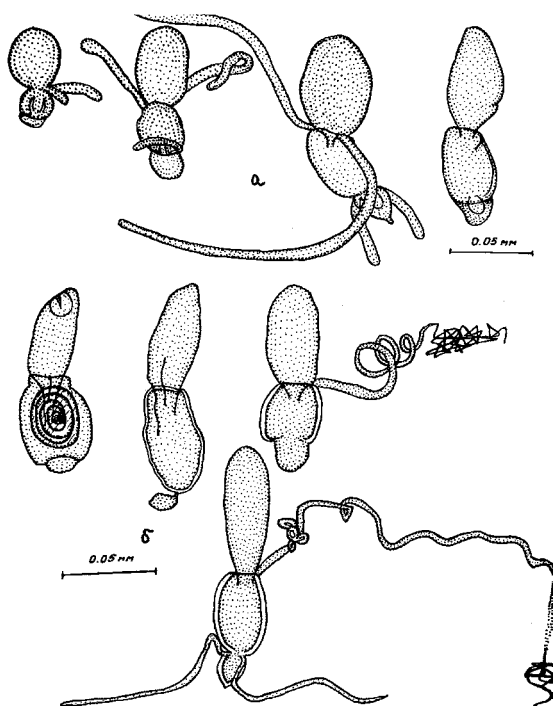


Рис. 12. *Cercaria dogieli* Dolgikh, 1968: а – последовательные стадии развития церкарий; б – распускание отростков хвостовой камеры в воде (из: Долгих, 1968б)

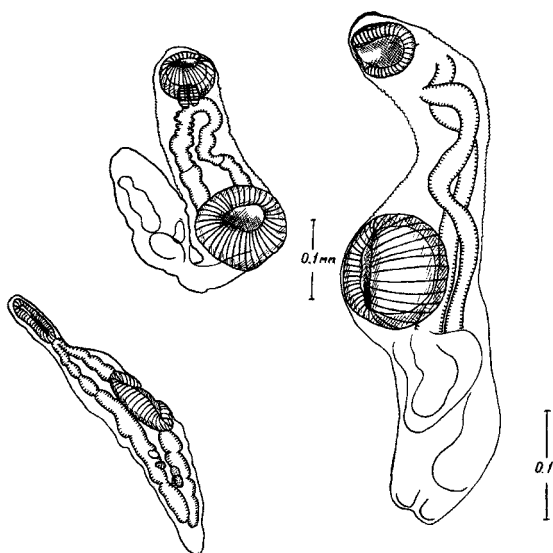


Рис. 13. *Cercaria dogieli* Dolgikh, 1968, «постцеркарии»

Табл. 4. Размеры церкарий *Cercaria dogieli* (в μm)

Тело церкарий	Ротовая присоска	Хвостовая камера	Отростки			
			I	II	III	боковые
90 x 21	-	64 x 48	156	674	21	71
92 x 28	14	71 x 36	99	441	28	71
99 x 29	-	64 x 36	142	319	28	71
106 x 28	21	64 x 32	128	355	28	71

Размеры живых церкарий (по 8 экз.; в μm): длина тела 99 – 136 (в среднем 118), ширина 25 – 47 (35), длина ротовой присоски 18 – 21 (19), брюшной 9 – 10 (10), фаринкса 10 – 11 (10), расстояние от развилки кишечника до переднего конца тела 36 – 50 (48), хвостовая камера 59 – 81 x 40 – 51 (72 x 47).

Иногда в спороцистах встречались «постцеркарии» – крупные церкарии без хвостовой камеры (рис. 13). Достигнув определённых размеров, они выходили в ткани моллюска-хозяина. В вытянутом состоянии длина их тела примерно равна длине спороцисты.

Тело постцеркарий стройное, удлинённое, прозрачное. До уровня брюшной присоски выражена кольчатость тегумента. Субтерминальная ротовая присоска хорошо развита, крупная, мускулистая брюшная присоска расположена в средней части туловища. Префаринкс отсутствует, фаринкс небольшой, широкие кишечные ветви тянутся до заднего конца тела. Выделительная система хорошо видна у живых экземпляров, соединение стволов происходит на уровне фаринкса. На заднем конце тела видно небольшое впячивание, – возможно, зачаток, будущего «хвостового придатка», характерного для многих гемиурат. У церкарий размеры ротовой присоски превышают таковые брюшной почти в 2 раза. В ходе развития у постцеркарий брюшная присоска растёт быстрее ротовой и в конечном итоге превосходит её по размерам.

На постоянных препаратах у личинок видны зачатки семенников и расположенного ниже их яичника. Постцеркарии развиты неодинаково, поэтому приведу результаты измерения трёх из них, обнаруженных в одном моллюске (табл. 5).

Табл. 5. Размеры трёх постцеркарий *Cercaria dogieli* (постоянный препарат; в мм)

Признаки	I	II	III
Длина тела	0,443	0,465	0,518
Ширина тела	0,100	0,093	0,098
Ротовая присоска	0,074 x 0,016 (глубина)	0,056 x 0,050	0,050 x 0,068
Брюшная присоска	0,099 x 0,028 (глубина)	0,102 x 0,084	0,115 x 0,118
Соотношение размеров присосок	1: 1,33	1: 1,82	1: 2,3
Фаринкс	не виден	не виден	0,019 x 0,016

Комментарии. Помимо акватории Карадага, *Cercaria dogieli* найдена у этого же вида моллюсков в севастопольских бухтах и в акватории мыса Херсонес (Юго-Западный Крым).

Cercaria gynetzkinskayae Dolgikh, 1965 (рис. 14, 15)

Х о з я и н: *Rissoa splendida* (акватория Карадага; у 1,3 % моллюсков).

Л о к а л и з а ц и я: гонада.

Спороцисты не крупные, мешкообразные, слабо подвижные, белого цвета, заполнены зародышами церкарий разной степени развития – от зародышевых шаров до вполне зрелых, заключённых в хвостовую камеру. Длина спороцист колеблется от 0,486 до 0,672, ширина от 0,130 до 0,200 мм.

Церкарии мелкие (табл. 6), типичного для гемиурат строения. Тело удлинённое, цилиндрическое. Присоски развиты, причём ротовая крупнее брюшной. Над ротовой присоской имеется «носочек». Все отделы пищеварительной системы развиты. Экскреторный пузырь округлый, основной выделительный канал разделяется ниже уровня брюшной присоски на два; соединительные стволы происходит на уровне заднего края ротовой присоски.

Тело церкарии прикрепляется на ножке внутри крупной хвостовой камеры, имеющей овальную форму с заострёнными концами. Камера снабжена шестью нежными прозрачными отростками (рис. 14).

I и II отростки развиваются так же, как и у *Cercaria dogieli* и *C. laqueator*, и так же как и у сравниваемых видов, длина II отростка намного превышает длину I.

III отросток очень вытянут, на некотором расстоянии от его основания отходят три отростка – два длинных, по длине равных III отростку, и один, очень короткий, слегка изогнутый и направленный на вентральную сторону хвостовой камеры.

Зрелые церкарии находятся в полости хвостовой камеры, где их тело сложено вдвое, при этом один его конец сложен ещё раз (рис. 14б). I отросток втянут внутрь камеры и сложен на её дне. II отросток, видимо, прилегает к хвостовой камере, а при попадании «цист» с церкариями в воду отходит от неё. Остальные четыре отростка расправлены в разные стороны.

Размеры хвостовых камер, содержащих зрелых церкарий, увеличиваются в длину до 0,090 – 0,093 и в ширину до 0,060 – 0,066 мм.

В спороцистах, наряду со зрелыми, заключёнными в хвостовую камеру церкариями, иногда можно обнаружить крупных «постцерка-

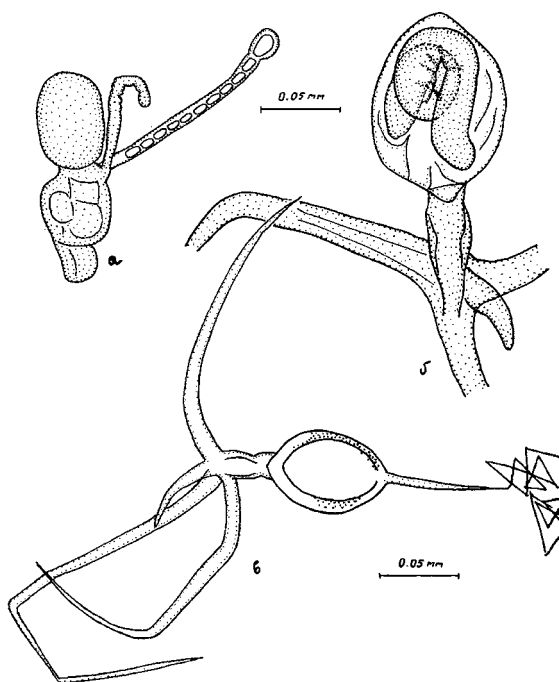


Рис. 14. *Cercaria gynetzkayae* Dolgikh, 1965: а – развивающаяся церкария; б – церкария в хвостовой камере; в – хвостовая камера с отростками (оригинал)

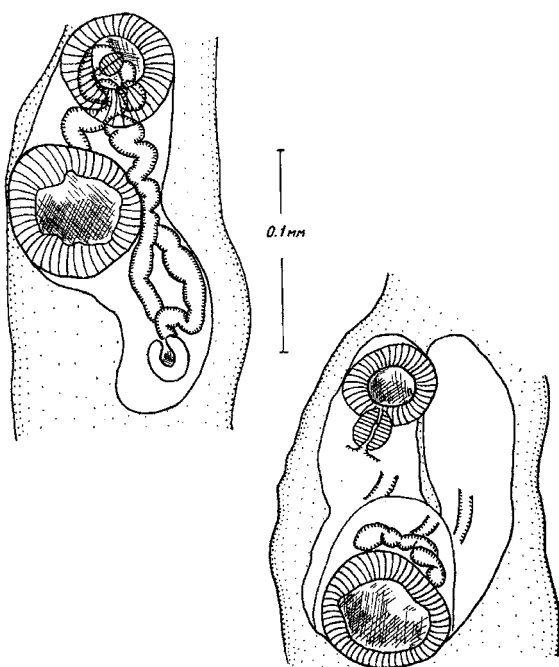


Рис. 15. *Cercaria gynetzkayae* Dolgikh, 1965, постцеркарии в спороцисте (оригинал)

рий». Их тело или сжато, или сложено вдвое. У живых особей видны только присоски, пищеварительная система, выделительная система, заполненная мелкими тёмными конкрециями, и небольшой зачаток будущего «хвостового придатка» (рис. 15). На окрашенных препаратах зачатков половой системы не видно. Кишечные ветви доходят до заднего конца тела.

Табл. 6. Размеры церкарий *Cercaria gynetzinskayae* на разных стадиях развития (VI отросток хвостовой камеры не измерялся) (в μm)

Тело церкарий	Хвостовая камера	Отростки				
		I	II	III	IV	V
53 x 34	40 x 34	65	74	17	не развиты	
54 x 34	43 x 34	62	96	31	не развиты	
54 x 37	74 x 43	217	264	93	62	50
59 x 37	65 x 43	202	232	109	50	53
59 x 37	62 x 37	124	186	78	62	47
81 x 34	71 x 40	оторван	319	100	81	98
109 x 25	74 x 50	оторван	повреждён	170	159	160

Комментарии. Среди многочисленных представителей церкарий *Nemioidea*, известных к настоящему времени, нет ни одного, обладающего описанной выше хвостовой камерой, снабжённой шестью отростками. Исходя из этого, найденные нами церкарии были выделены в новый вид, которому дано условное название *Cercaria gynetzinskayae*.

Помимо акватории Карадага, эти церкарии были зарегистрированы у *Rissoa splendida* в севастопольских бухтах, где заражённость ими моллюсков колебалась от 0,3 до 6,6 % (Долгих, 1965б).

Табл. 7. Размеры трёх постцеркарий *Cercaria gynetzinskayae* (постоянный препарат; в мм)

Признаки	I	II	III
Длина тела	-	0,214	0,174
Ширина тела	-	0,056	0,047
Ротовая присоска	0,056 x 0,058	0,050 x 0,053	0,034 x 0,031
Брюшная присоска	0,065 x 0,071	0,078 x 0,074	0,040 x 0,043
Соотношение размеров присосок	1: 1,33	1: 1,82	1: 2,3
Длина «хвостового придатка»	-	-	0,006

Выводы. 1. Из 1588 экз. моллюсков, принадлежащих к 23 видам, обследованных в акватории Юго-Восточного Крыма от мыса Чауда до Судакской бухты, личинки трематод выявлены у 46 особей (3 %) 7 видов. **2.** Наиболее богат видовой состав трематод у обитателя прибрежных зарослей цистозеры *Rissoa splendida* (4 вида), у *Gibbula divaricata* найдено 2 вида, а у остальных заражённых моллюсков – по одному. У *Chlamys glabra*, добытого в Феодосийском заливе, зарегистрированы цисты с погибшими метацеркариями, определить систематическую принадлежность которых не представлялось возможным.

Литература

Виноградова З.А. Материалы по биологии моллюсков Чёрного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1950. – Вып. 9. – С. 100 – 159.

Гаевская А.В. Влияние освещённости и температуры воды на выход некоторых видов церкарий из черноморских моллюсков // Гидробиол. журн. – 1972. – 8, 5. – С. 104 – 105.

Гаевская А.В. О биологии *Parvatrema timondavidi* Bartoli, 1963 (Trematoda, Gymnophallidae) в Черном море // Паразитология. – 1973. – 7, 1. – С. 61 – 66.

Гаевская А.В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: I – морские, солонатоводные и проходные рыбы. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. – 380 с.

Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mutilidae). X. Трематоды (Trematoda). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – 255 с.

Гаевская А.В., Губанов В.В., Мачкевский В. К., Найдёнова Н. Н., Солонченко А. И., Ткачук Л. П., Холодковская Е. В. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. – Киев: Наук. думка, 1990а. – 132 с.

Гаевская А.В., Солонченко А.И., Лобанова Т.М. Симбионты, обрастатели и вредители черноморских мидий // Справочник. – Симферополь: Редотдел Крымского полиграфиздата, 1990б. – 20 с.

Долгих А.В. О зараженности различных возрастных групп черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lmk. и *Venus gallina* L. личинками трематод // Мат. к научн. конф. Всесоюз. общества гельминтологов. – М., 1964а. – Ч. 1. – С. 99 – 102.

Долгих А.В. *Cercaria gibbulae* sp. nov. – паразит моллюска *Gibbula albida* Gmelin Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1964б. – 17. – С. 361 – 363.

Долгих А.В. Личинки трематод – паразиты моллюсков северной части Черного моря // Моллюски, вопросы теоретической и прикладной малакологии. – Л., 1965а. – С. 70 – 72.

Долгих А.В. Личинки трематод – паразиты моллюсков крымского побережья Чёрного моря: Дисс... канд. биол. наук. – Севастополь – Львов, 1965б. – 344 с.

Долгих А.В. Личинки трематод семейства Orescoelidae Ozaki, 1925 – паразиты черноморских моллюсков // Зоол. журн. – 1966а. – 45, вып. 2. – С. 295 – 297.

Долгих А.В. К изучению гельминтофауны моллюсков Новороссийской бухты // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев: Наук. думка, 1966а. – С. 114 – 133.

Долгих А.В. Зависимость гельминтофауны черноморских моллюсков от их экологии // Гельминтофауна животных южных морей. – Киев: Наук. думка, 1966б. – С. 134 – 139.

Долгих А.В. Новые для фауны Черного моря виды церкарий // Мат. к научн. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтологов. – М., 1967. – Ч. 5. – С. 141 – 152.

Долгих А.В. Гельминтофауна моллюсков северной части Черного моря // Биология моря. – Киев: Наук. думка, 1968а. – Вып. 14. – С. 114 – 126.

Долгих А.В. Новый вид церкарий из черноморских моллюсков – *Cercaria dogieli* nov. sp. // Гидробиол. журн. – 1968б. – №.4. – С. 68 – 71.

Долгих А.В. Материалы по гельминтофауне моллюсков кавказского побережья Черного моря // Биология моря. – Киев: Наук. думка, 1970. – Вып. 20. – С. 3 – 28.

Синицын Д.Ф. Партеногенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках // Зап. Имп. Акад. Наук. – 1911. – 30, 5. – 127 с. + 17 табл.

Giles D. E. New bucephalid cercaria from the mussel *Mytilus californianus* // J. Parasitol. – 1962. – 48, 2, Sect. 1. – P. 293 – 295.

Lauckner G. Diseases of Mollusca: Bivalvia / Diseases of marine animals. – Edit. O. Kinne. – II. – Biol. Anst. Helgoland, Hamburg, FRG, 1983. – P. 477 – 879.

Maillard C., Saad-Fares A. *Bucephalus baeri* n. sp. (Trematoda) parasite de *Dicentrarchus labrax* (Teleostei): Description et cycle évolutif // Z. Parasitenk. – 1981. – 66. – P. 31 – 40.

Stunkard H. W., Uzzmann J. R. Studies on digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema* // Biol. Bull. – 1958. – 115, 2. – P. 276 – 302.

Trematode fauna of molluscs in coastal waters of the South-Eastern Crimea.
A.V. Gaevskaya. The data about the trematode fauna of molluscs inhabiting the coastal waters of the South-Eastern Crimea is given for the first time. 1588 specimens of molluscs belonging to 23 species were dissected. 46 specimens (3 %) molluscs belonging to 7 species were parasitized with 11 trematode species. All larvae are described.

Key words: Trematode, Molluscs, South-Eastern Crimea, the Black Sea.

С.В. Кривохижин¹, канд. биол. наук

НАХОДКИ ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ НЕМАТОДЫ *CRASSICAUDA GRAMPICOLA* JOHNSTON ET MAWSON, 1941 У ЧЕРНОМОРСКИХ КИТООБРАЗНЫХ

Описаны случаи обнаружения в черепных воздушных синусах черноморских китообразных паразитической нематоды *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941. В 1989 – 2006 гг. исследовано 198 животных: 155 азовок (*Phocoena phocoena relicta*), 30 белобочек (*Delphinus delphis ponticus*) и 13 афалин (*Tursiops truncatus ponticus*). Семейство Crassicaudidae является новым для Азово-Черноморского бассейна. Приводятся морфологическое описание найденных экземпляров, данные об экстенсивности и интенсивности инвазии, а также о воздействии гельминта на хозяина. Предполагается, что ввиду редкости краССИКАУДНАЯ инвазия не служит фактором ограничения популяций черноморских дельфинов, но может быть причиной гибели отдельных особей.

Ключевые слова: нематоды, *Crassicauda grampicola*, китообразные, Чёрное море.

Гельминтофауна черноморских дельфинов фундаментально исследована С.Л. Делямуре, его учениками и коллегами на обширном материале, полученном в 1940 – 1960-е гг. (Определитель... 1975). С середины 1970-х и до конца 1980-х гг. фауна червей, паразитирующих у черноморских китообразных, почти не изучалась, а немногочисленные публикации были посвящены уточнению систематики и вопросам воздействия гельминтов на организм дельфинов.

Материал и методы. В 1989 – 2006 гг. автором исследовано 198 дельфинов: 155 морских свиней, или азовок (*Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905), 30 белобочек (*Delphinus delphis ponticus* Varabasch, 1935) и 13 афалин (*Tursiops truncatus ponticus* Varabasch, 1940). 107 особей найдены мёртвыми на побережье Крыма и Кавказа, гибель остальных связана с рыболовством или отловом для содержания в неволе.

Использовались методы полных и неполных гельминтологических вскрытий китообразных, а также патологического исследования органов и тканей. Трематод и цестод фиксировали в 70% этаноле, просветляли в чистом глицерине или молочной кислоте; измерения проводили с помощью светового микроскопа МБИ – 1.

Результаты и обсуждение. В полости внутреннего уха и связанных с ней черепных воздушных синусах животных обнаружено два вида круглых червей из класса Nematoda. Гельминты четко различались размерами, формой тела и другими признаками. Одни – многочисленные мелкие нитевидные нематоды длиной 1,3 – 2,5 см со светло-коричневой плотной кутикулой – найдены только у азовок (извлечённые из недавно погибших дельфинов живые паразиты непрерывно изгибались). Другие – единичные крупные, длиной до нескольких десятков сантиметров, с образующей клубок расширенной передней частью (если в одном синусе находятся несколько особей, их головные концы переплетаются между собой) и тонкой прямой задней частью – встречались у азовок, белобочек и афалин. Эти гельминты неподвижны, в черепе дельфина их передние отделы занимают птеригонидный синус, а задние вытянуты в каудальном направлении и достигают перибульбарной полости. Хвостовой конец взрослой самки отделен характерной перетяжкой, вокруг которой обычно обвит хвост самца. Перетяжка не выражена, если самец отсутствует.

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

Мелкие нематоды (длина тела самцов 13,0 – 22,0 (в среднем 17,5), самок – 17,0 – 26,5 (в среднем 21,8) мм определены как *Stenurus minor* (Kühn, 1829) из сем. Pseudaliidae Railliet, 1916. Стенуроз встречается у 100% морских свиней в Азово-Черноморском бассейне (Десямуре, 1955; Кривохижин, 2000).

Крупные нематоды, самцы которых не имеют бурсы, тело самки близ заднего конца опоясано сжатием, принадлежат к сем. Crassicaudidae Skrjabin et Andreeva, 1934. Отсутствие хвостовых крыльев у самцов характерно для рода *Crassicauda* Leiper et Atkinson, 1914. Обнаруженные нами экземпляры по расположению клоаки, размерам яиц, отсутствию спикул, количеству и расположению сосочков на заднем конце тела самца очень близки к виду *C. grampicola* Johnston et Mawson, 1941, однако отсутствие на хвостах самок типичных для данного вида конических вершин вызывало сомнение в принадлежности к нему, поэтому в работах до 2000 г. мы указывали их как *Crassicauda* sp. (Krivokhizhin, Birkun, 1994).

Крассикауды впервые зарегистрированы нами у азовок и вообще у черноморских дельфинов в 1989 г. и описаны под именем *Crassicauda* sp. (Кривохижин, Боцман, 1990). Однако в дальнейшем после изучения новых экземпляров гельминтов идентифицировали как *C. grampicola* Johnston et Mawson, 1941 (Кривохижин, 2000). У черноморской белобочки этот гельминт впервые обнаружен в 1990 г. (Кривохижин, 1992), а у афалины – в 1991-м (Кривохижин, 2000; Krivokhizhin, 1994). Новым для Азово-Черноморского бассейна является и всё семейство Crassicaudidae. В настоящее время *C. grampicola* – единственный общий для всех трёх подвидов черноморских китообразных вид паразитических нематод.

У черноморских китообразных крассикаудная инвазия встречается сравнительно редко. Так, в нашем материале среди 188 выброшенных на берег, приловленных или погибших вскоре после отлова дельфинов зараженными были четыре азовки, две белобочки и две афалины (табл. 1). Экстенсивность инвазии составила, таким образом, у азовок 2,7% (из 149 обследованных черепов), у белобочек – 7,4% (из 27) и у афалин – 16,7% (из 12). В каждом случае находили от одной до четырех нематод. В молочных железах у исследованных дельфинов *C. grampicola* ни разу не встретилась.

Табл. 1. Случаи обнаружения *C. grampicola* у черноморских китообразных

Вид дельфина	Пол	Длина тела, см	Дата обнаружения	Место обнаружения дельфина	Количество паразитов
Азовка	самка	140	07.04.1989	с. Штормовое, Западный Крым; выброс на берег	4
Белобочка	самец	166	26.01.1990	с. Поповка, Западный Крым; выброс на берег	3
Азовка	самец	112	05.05.1990	с. Поповка, Западный Крым; выброс на берег	1
Белобочка	самка	170	25.01.1991	с. Витино, Западный Крым; выброс на берег	1
Афалина	самец	нет данных	18.04.1991	отловлен в районе Аюдага, Южный Крым; гибель в неволе	1
Афалина	самец	250	08.05.1997	с. Рыбачье, Южный Крым; выброс на берег	1
Азовка	самка	146	07.10.1997	район Балаклавы; случайный прилов в сети	3
Азовка	самец	125	24.05.1998	район Балаклавы; случайный прилов в сети	1

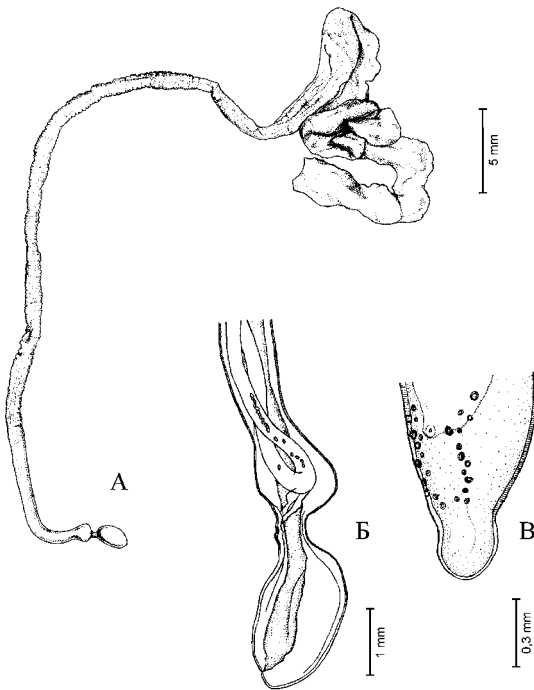


Рис. 1. *C. grampicola* из птеригоидного синуса азовки: А – общий вид самки (часть переднего отдела тела отсутствует); Б – хвостовой конец самки; В – хвостовой конец самца



Рис. 2. Зрелые яйца, извлечённые из матки нематоды *C. grampicola* – паразита азовки (микрофото; $\times 120$)

Толщина тела 0,8 – 1,0 мм. Хвост подогнут или спирально закручен на вентральную сторону. Расстояние от клоаки до тупо закруглённого хвостового конца 0,7 мм. Ширина тела на уровне клоаки 0,6 – 0,7 мм. Спикул нет. Хвостовых сосочков 25 – 26, они расположены вокруг клоаки двумя неправильными рядами. Аданальных сосочков 4, постанальных – по 8 – 9 с каждой стороны. Форма и размеры их варьируют. Толщина кутикулы 0,02 мм, интервалы поперечной исчерченности 0,01 – 0,03 мм.

На материале из птеригоидного синуса азовки, найденной в апреле 1989 г. на западном берегу Крыма в окрестностях Штормового, сделаны зарисовки (рис. 1) и приведенное ниже морфологическое описание паразита.

Самка: фрагмент длиной 98 мм. Тело цилиндрическое, покрыто нежной, тонко поперечно-исчерченной, полупрозрачной кутикулой светло-коричневого цвета. В передней части тело расширено и свёрнуто в сложный клубок; толщина передней части варьирует от 2,1 – 2,5 до 0,7 мм в месте перехода в заднюю, не свёрнутую в клубок часть. Задняя часть тела длиной 47 мм имеет толщину 0,6 – 1,1 мм. Задняя часть хвоста отделена хвостовой перетяжкой толщиной 0,4 мм, длина хвостового придатка 2,2 мм, наибольшая толщина 1,3 мм. В месте перетяжки на расстоянии 2,2 мм от конца тела находится вульва. Вагина длиной 0,4 и шириной 0,22 мм продолжается в две матки. Яйца, 0,048 \times 0,032 мм, снабжены толстыми оболочками (рис. 2). Анус расположен субтерминально, смещен от заднего конца на вентральную сторону на 0,15 мм. Кутикула передней (расширенной) части гладкая, без заметной поперечной исчерченности, задней – с поперечными складками через 0,1 – 0,4 мм, интервал поперечной исчерченности составляет 0,03 мм. На хвостовой перетяжке толщина кутикулы 0,015 мм, интервал поперечной исчерченности 0,01 мм, на хвостовом придатке, соответственно, 0,023 и 0,02 мм.

Самец: длина исследованных фрагментов двух особей – 34 и 58 мм.

Род *Crassicauda* Leiper et Atkinson, 1914 объединяет, по разным оценкам, от 12 до 14 видов паразитов китообразных (Скрябин, 1969; Делямуре и др., 1972; Raga, 1990). Изученные гельминты морфологически наиболее близки к *C. grampicola* Johnston et Mawson, 1941 (табл. 2). Единственное качественное отличие состоит в отсутствии на заднем конце тела самок конической вершины, которая считается характерной для указанного вида (Johnston, Mawson, 1941; Raga, 1987).

Табл. 2. Сравнительная морфометрическая характеристика экземпляров *C. grampicola* из Чёрного и других морей (размеры даны в мм, в скобках – средние значения)

Признак	Воды Австралии (Johnston, Mawson, 1941)	Атлантические и средиземноморские воды Испании (Raga, 1987)	Чёрное море (наши данные)
Самцы			
Длина тела	~ 100*	166	34 – 58*
Ширина задней части тела	0,9	0,72 – 0,97 (0,88)	0,8 – 1,0
Расстояние от клоаки до заднего конца	0,7 – 0,8	0,721 – 0,855 (0,783)	0,7
Половые сосочки	12 + 13	(12 – 14) x 2	25 – 26
Спикулы	нет	нет	нет
Самки			
Длина тела	~ 100*	18 – 20	98*
Ширина передней части тела	1 – 5	1,51 – 1,41 (1,26)	2,1 – 2,5
Ширина задней части тела		н.д.	0,6 – 0,7
Расстояние от ануса до заднего конца	н.д.	субтерминально	субтерминально, 0,15
Расстояние от вульвы до заднего конца	н.д.	2,10 – 2,62 (2,45)	2,3
Коническая вершина хвоста	есть	есть	нет
Вагина	очень короткая	0,168 – 0,188 (0,182)	0,400 x 0,220

Примечание. * – фрагменты без переднего конца тела; «н.д.» – нет данных.

Для уточнения различий в размерах яиц было измерено 25 зрелых яиц, извлечённых из самки нематоды в наших сборах (материал от азовки, Балаклава, 1998) и 20 аналогичных яиц из самки *C. grampicola*, любезно предоставленной профессором J.A. Raga (материал от серого дельфина в водах Испании). В результате получены близкие данные, подтверждающие правильность видовой идентификации (табл. 3).

Табл. 3. Сравнительная морфометрическая характеристика яиц *C. grampicola* (размеры даны в мкм)

Место обнаружения хозяина	Длина яиц		Ширина яиц	
	пределы	в среднем	пределы	в среднем
Воды Австралии (Johnston, Mawson, 1941)	н.д.	40	н.д.	29
Атлантические и средиземноморские воды Испании (Raga, 1987)	40 – 45	44	27 – 30	30
Воды Испании (материал J. A. Raga, наши измерения)	43,1 – 51,3	46,76 ± 0,4	24,6 – 32,8	29,952 ± 0,4
Чёрное море (наши данные)	41,0 – 49,2	47,47 ± 0,5	28,7 – 34,9	31,795 ± 0,5

У всех исследованных нами дельфинов присутствие данных нематод в черепных синусах сочеталось с локальным лизисом костей черепа разной вы-

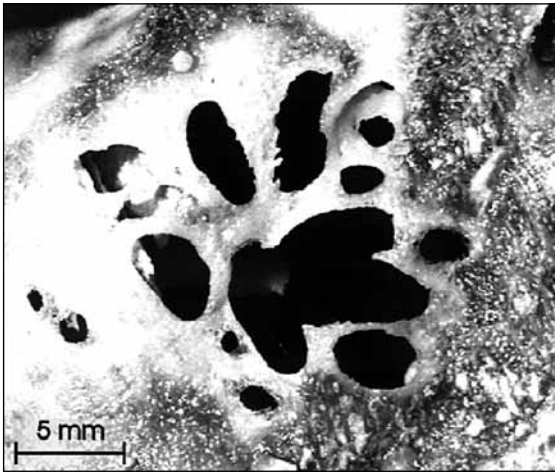


Рис. 3. Остеолитические повреждения черепа с перфорацией верхнечелюстной кости при паразитировании нематод *C. grampicola* в птеригоидном синусе дельфина-белобочки (Поповка, Западный Крым, 1990).

плением в птеригоидном синусе сливкообразных беловатых масс. При реактивном менингите на твердой мозговой оболочке наблюдались фибринозные наложения, топографически соответствовавшие месту перфорации кости. Во всех случаях у азовок крассикауды сосуществовали в птеригоидном синусе с нематодами *S. minor*.

Ранее нематоды *C. grampicola* были описаны у серого дельфина *G. griseus* в водах Австралии (Johnston, Mawson, 1941), Средиземном море и Атлантическом океане (Raga et al., 1982; Raga, 1987); атлантического белобочко дельфина *Lagenorhynchus acutus* в Северо-Западной Атлантике (Geraci et al., 1978); белобочки *D. delphis* (Raga, Balbuena, 1990), афалины *T. truncatus* и полосатого продельфина *Stenella coeruleoalba* (Piccolo et al., 1998) в Средиземном море. Интересно, что кроме воздухоносных полостей черепа *C. grampicola* локализуется в молочных железах дельфинов. Такая двойственность в высшей степени необычна для этого семейства нематод. У всех известных хозяев паразитирование данного вида называли возможной причиной выброса на берег и гибели (при обеих локализациях).

Выводы. 1. *C. grampicola* можно считать сравнительно недавним иммигрантом в Чёрное море (между серединой 1970-х и концом 1980-х гг., очевидно, из Средиземного моря). Здесь данный вид нашел хозяев среди всех трёх эндемичных подвидов мелких китообразных: азовок, белобочек и афалин. 2. Длительное (многолетнее) паразитирование этих крупных нематод у дельфина вызывает остеолитические поражения черепа, которые могут приводить к воспалению мозговых оболочек и, как следствие, выбросу хозяина на берег и его гибели. 3. Ввиду низкой экстенсивности и интенсивности крассикаудная инвазия не служит существенным фактором ограничения популяций черноморских дельфинов, хотя может являться причиной гибели отдельных особей.

Благодарность. Автор выражает искреннюю признательность А.А. Биркуну за всестороннюю помощь в сборе и обработке материала, а также за квалифицированное патологоанатомическое описание. Консультационную помощь любезно оказывали проф. А.С. Скрябин, проф. М.В. Юрахно и проф. J.A. Raga. В камеральной обработке гельминтологического материала участвовала О.С. Шибанова.

раженности (рис. 3), который ранее описан у других видов китообразных как проявление инвазии *C. grampicola* и *Crassicauda* sp. (López et al., 1999; Raga et al., 1982; Robineau, 1975). Влияние крассикауд на череп обусловлено потерей костями фракции, богатой углеродом, возможно, в результате разрушения гликозаминогликанов под действием ферментов нематод (Pascual et al., 2000).

У одной азовки остеолитиз сопровождался реактивным менингитом – очаговым воспалением твердой мозговой оболочки. Выстилка синуса и надкостница при этом оставались внешне неповрежденными, по форме повторяя клубок червей. В одном случае развитие паразитарного синусита сопровождалось накоплением

Список литературы

Делямуре С.Л. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 517 с.

Делямуре С.Л., Скрябин А.С. Гельминты // Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И. Киты и дельфины. – М.: Наука, 1972. – С. 384 – 409.

Кривохижин С.В. Новые данные о гельминтах черноморских дельфинов // Проблемы патологии и охраны здоровья диких животных / Тез. докл. Междунар. симп. (Астрахань, 5–9 окт. 1992 г.) – М., 1992. – С. 21 – 23.

Кривохижин С.В. Новый взгляд на гельминтофауну черноморских дельфинов // Морские млекопитающие Голарктики / Мат-лы Междунар. конф. (Архангельск, 21–23 сен. 2000 г.). – Архангельск: Правда Севера, 2000. – С. 192 – 197.

Кривохижин С.В., Боцман И.В. *Crassicauda* sp. и другие дополнения к гельминтофауне морской свиньи // Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (Светлогорск, 2–5 окт. 1990). – М., 1990. – С. 157 – 158.

Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей (Паразитические беспозвоночные рыб, рыбацких птиц и морских млекопитающих) / Под ред. В.Н. Грезе, С.Л. Делямуре, В.М. Николаевой. – К.: Наук. думка, 1975. – 529 с.

Скрябин А.С. Новая нематода, *Crassicauda costata* sp. n., новый паразит южного кита // Паразитология. – 1969. – № 3. – С. 258 – 264.

Geraci J.R., Dailey M.D., Aubin D.J. St. Parasitic mastitis in the Atlantic white-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*, as a probable factor in herd productivity // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1978. – **35**. – P. 1350 – 1355.

Johnston B.T.H., Mawson P.M. Nematodes from Australian marine mammals / B.T.H. Johnston, // Rec. South Australian Museum. – 1941. – **6**. – P. 429 – 434.

Кривохижин С., Биркун А., Jr. Some changes in the helminth fauna of Black Sea dolphins / S. Krivokhizhin, // European research on cetaceans – 8 / Ed. by P.G.H. Evans. – Lugano. – 1994. – P. 238–239.

López A., Valeiras, S. Pascual et al. Skull lesions in stranded cetaceans in Galicia (NW Spain) due to *Crassicauda* spp. // European research on cetaceans – 12 / Ed. by P.G.H. Evans and E.C.M. Parsons. – ECS: Valencia. – 1999. – P. 342 – 347.

Raga J.A. Notes on Cetaceans of the Iberian coasts. V. *Crassicauda grampicola* Johnston & Mawson, 1941, (Nematoda) cause of injuries in the pterygoids of some specimens of *Grampus griseus* / J.A. Raga, A. Casinos, S. Filella, M.A. Raduan // Säugetierkundliche Mitteilungen. – 1982. – **30** (4). – P. 315 – 318.

Raga J.A. Redescription de *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941 (Nematoda: Spirurida), parasite de *Grampus griseus* (Cuvier, 1812) (Cetacea: Delphinidae) // Vie Milieu. – 1987. – **37** (3/4). – P. 215 – 219.

Raga J.A., Balbuena J.A. A new species of the genus *Crassicauda* Leiper et Atkinson, 1914 (Nematoda: Spiruroidea) from the penis of *Globicephala melas* (Traill, 1809) (Cetacea: Globicephalidae) in the Western Mediterranean Sea // Ann. Parasitol. Hum. Comp. – 1990. – **65**, № 5–6. – P. 255 – 261.

Robineau D. Lésions osseuses liés à la présence de vers parasites du genre *Crassicauda* (Nematoda, Spiruroidea) sur la face ventrale d'un crâne de *Tursiops truncatus* (Cetacea, Delphinidae) // Ann. Soc. Sci. Naturelles. – 1975. – **6**(2). – P. 93 – 97.

Pascual S., Abollo E., Lopez A. Elemental analysis of cetacean skull lesions associated with nematode infections // Diseases of Aquatic Organisms. – 2000. – **42**. – P. 71 – 75.

Parasitic nematodes *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941 in the Black Sea cetaceans. S.V. Krivokhizhin. A description the cases detecting of parasitic nematodes *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941 in the cranial air sinuses of the Black Sea cetaceans. 198 animals: 155 harbor porpoises (*Phocoena phocoena relicta*), 30 common dolphins (*Delphinus delphis ponticus*) and 13 bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus ponticus*) was investigated in 1989 – 2006. Crassicaudidae family is new to the Azov-Black Sea basin. A morphological description discovered nematodes, data extensiveness and intensity of invasion, as well as the impact of the worm on the host are listed. It is assumed that due to the rarity of *Crassicauda* invasion is not a factor limiting populations of Black Sea dolphins, but can be the cause of death of individuals.

Keywords: Nematodes, *Crassicauda grampicola*, Cetaceans, the Black Sea.

*В.М. Кадошников¹, канд. хим. наук, ст. науч. сотр., В.В. Шкапенко¹, мл. науч. сотр.,
Ю.Д. Смирнова², канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Е.Г. Мусич¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.,
И.Р. Писанская¹, мл. науч. сотр.*

ДОННЫЕ ОСАДКИ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ КРЫМА (ЧЕРНОЕ МОРЕ) И ТРАНСФОРМАЦИЯ В НИХ НЕФТЕПРОДУКТОВ

Исследованы донные осадки разных по чистоте акваторий прибрежной зоны Крыма. Рассмотрены вопросы разрушения неполярных углеводородов на поверхности воды и донных осадков. Показано, что промышленно выпускаемые в Украине биодеструкторы могут быть эффективно использованы для деградации нефтяных пленок. Методами ИК (инфракрасной) спектроскопии установлено, что под действием микроорганизмов в препаратах «Родекс» и «Эконадин» неполярные алифатические углеводороды частично преобразуются в циклические структуры, которые при полимеризации могут образовывать гуминоподобные полимеры.

Ключевые слова: донные осадки, нефть, биотрансформация, биодеструкторы, гуматы.

Интенсивное движение туристических судов и личных катеров вдоль Крымского побережья Черного моря, особенно в летний период, сопровождается загрязнением прибрежных акваторий нефтепродуктами – продуктами неполного сгорания углеводородного топлива судов и смазочных материалов. В крупных портах Крыма: Керчь, Феодосия, Евпатория, Севастополь эти процессы усугубляются круглогодичным перемещением торговых большегрузных судов, рыболовных сейнеров и военных кораблей, что многократно увеличивает накопление углеводородов в этих прибрежных биотопах.

Нефтяное загрязнение вызывает необходимость целенаправленного внесения в морскую среду различных химических веществ, которые применяются для борьбы с нефтяными разливами. Первые диспергенты оказались очень токсичными и наносили ущерб морским организмам больший, чем сама нефть. Со временем удалось значительно снизить токсичность диспергентов, однако, по мнению биологов, их применение вызывает большие опасения.

Применяемые методы борьбы с разливами не могут обеспечить безопасное функционирование морских экосистем. Недавние катастрофические разливы нефти требуют совершенно нового подхода к решению проблемы охраны окружающей среды.

Попавшая на поверхность моря нефть со временем проникает в толщу воды, накапливается в донных осадках и таким образом отрицательно влияет на жизнедеятельность всех групп морских организмов, обитающих как на поверхности, так и в толще морской воды и на дне. Лабораторными экспериментами (Цыбань, Федоров, 1985) установлена высокая токсичность нефти и нефтепродуктов для морской флоры и фауны. Даже низкие концентрации нефтяных углеводородов представляют большую потенциальную опасность, поскольку их длительное воздействие может привести к поражению последующих поколений морских организмов, которое в настоящее время трудно предугадать. Существуют определенные сообщества микроорганизмов, которые в условиях окружающей среды

¹ ГУ Институт геохимии окружающей среды НАН Украины, г. Киев, Украина.

² Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

при температуре 5 – 50 °С способны к разрушению нефти и ее производных. Конечными продуктами такого разрушения углеводов являются экологически безопасные компоненты: вода, углекислота, биомасса нетоксичных непатогенных микробов, минеральный субстрат.

Морские донные осадки неразрывно связаны с теми процессами, которые происходят в водной среде. В открытом море они изменяются под действием глобальных процессов: геологических, геохимических, биохимических. В лагунах, бухтах, гаванях донные осадки испытывают воздействие терригенных, техногенных и антропогенных агентов. Как следствие, изменяется первоначальная морфология морского донного осадка, его физико-, био- и геохимические свойства.

Особенно этот процесс проявляется в результате влияния на донные осадки битумоида. Концентрация битумоида в донном осадке связана с накоплением нефтяных углеводов и степенью их преобразования в водорастворимые углеводороды или нерастворимые гуминоподобные полимеры.

Окислительные условия среды способствуют процессам преобразования битумоида в большей степени, чем восстановительные. В результате этого крупнозернистые донные осадки с положительным окислительно-восстановительным потенциалом содержат значительно меньше углеводов, чем высокодисперсные. С нашей точки зрения, в случае накопления битумоида увеличивается не только битумизированность, но и гумифицированность органического вещества, поскольку битумоид тесно связан со специфической для донных осадков частью органического вещества – гуминовыми кислотами. Лабильная составляющая органического вещества также связана с битумоидом и отражает интенсивность преобразования органического вещества.

Основной механизм окисления углеводов разных классов в аэробных условиях, близких к условиям поверхности Земли, – это внедрение кислорода в молекулу углеводорода, замена связей с малой энергией разрыва (С-С, С-Н) связями с большей энергией разрыва (С-О, Н-О) (Зволинский, 2005).

На первом этапе наблюдается преобладание физико-химических процессов, включающих проникновение отдельных компонентов нефти в толщу воды, испарение лёгких фракций, вымывание, окисление атмосферным кислородом и фотохимическое разложение нефтяных углеводов. В первые недели и месяцы после загрязнения происходят в основном абиотические процессы изменения нефти.

На втором этапе, под воздействием аборигенных углеводородокисляющих микроорганизмов, численность которых при этом значительно увеличивается в насыщенном кислородом и прогретом приповерхностном слое воды, происходит разрушение метанонафтоновых фракций, являющихся самым токсичным компонентом нефти для растений и животных. Этап определяется процессами микробиологической трансформации нефтяных углеводов. В этот период в остаточной нефти происходит трансформация н-алканов (С 17 – 30) и начинается окисление простейших ароматических углеводов. Появляются различные метаболиты – эфиры, кетоны, альдегиды, кислоты. Для данного этапа характерны окислительные условия биodeградации остаточной нефти. Этот этап является ведущим для трансформации нефтяных углеводов в малотоксичные вещества. В естественных условиях, без принятия каких-либо дополнительных мер, наступает третий этап с образованием битумоидов, которые, концентрируясь в донных осадках, оказывают негативное влияние на биоту.

В соответствии с этапами биodeградации происходит регенерация биоценозов. Процессы идут разными темпами на разных ярусах экосистем. Полной

обратимости процесса, как правило, не наблюдается. Наиболее сильная вспышка микробиологической активности приходится на второй этап биodeградации нефти. На фоне последующего снижения численности всех групп микроорганизмов до контрольных значений, численность углеводородокисляющих организмов на многие годы остается аномально высокой по сравнению с контролем (Зволинский, 2005).

Для ускорения процесса биodeградации нефти и нефтепродуктов рекомендуется вводить специальную группу нефтеокисляющих микроорганизмов, позволяющих резко сократить первый и второй этап и избежать образования нерастворимых, трудно поддающихся биodeградации продуктов. Для этой цели в Украине выпускаются специализированные биопрепараты «Эконадин» и «Родекс», резко ускоряющие процесс разрушения нефтепродуктов. Эти препараты представляют собой комплекс нефтеразрушающих микроорганизмов, инокулированных на поверхности торфа.

Геохимические данные (Миронов и др., 2003), полученные за длительный период наблюдений, свидетельствуют о том, что крупнозернистые донные осадки (пески, ракушечники, галечники) бухт и открытого побережья менее загрязнены нефтепродуктами. В них по сравнению с тонкозернистыми илами процессы преобразования аллохтонных веществ происходят более активно. В отличие от крупнодисперсных донных осадков, в илах, минеральный состав которых представлен высокодисперсными глинистыми минералами, наблюдается повышенное количество органических веществ. Полученные данные можно интерпретировать двояко: либо дисперсные минералы тормозят разложение нефтепродуктов, либо способствуют их концентрации. В настоящее время трудно однозначно ответить на этот вопрос, который требует дальнейших исследований.

В крымском районе преобладают илистые донные осадки, которые в значительной степени аккумулируют как природное органическое вещество, так и другие органические соединения аллохтонного происхождения, в результате чего создается неблагоприятный окислительно-восстановительный потенциал (Миронов и др., 1975).

Материалы и методы.

За период 2009 – 2013 гг. отбирались пробы грунтов вблизи побережья горного массива Карадагского природного заповедника от мыса Мальчин до бухты Биостанция, а также в акватории Севастопольской бухты в 2011 г. Анализировали количественный и качественный состав илов в пробах (Кадошников и др., 2011, Смирнова, 2012).

Для исследований трансформации нефтепродуктов были использованы образцы илов, отобранные в Севастопольской бухте у «Памятника затопленным кораблям». Содержание твердой фазы составляло 60 – 70%. Для выделения нефтяных углеводородов (НУ) использовался хлороформный метод: сухой остаток донных отложений экстрагировался хлороформом в экстракторе «Соклет», при температуре 50 – 60 °С в течение 5 – 6 часов. При этом, в результате экстракции в колбе-приемнике экстрактора концентрировались углеводороды, растворимые в хлороформе (хлороформная фракция). После завершения экстракции образец донных осадков высушивался до постоянной массы при температуре 105 °С. Содержание нефтяных углеводородов оценивалось по их количеству в хлороформном экстракте. Количество углеводородов определялось в сухом остатке по количеству органического углеводорода – Сорг после полного удаления хлороформа.

Для определения гуминовых кислот в донных отложениях использовалась методика согласно требованиям ISO 10694.

Природу органических веществ в илах оценивали по данным ИК-спектроскопии. Исследования выполнялись на спектрофотометре UR-20, по стандартной методике.

В лабораторных условиях исследовалось разрушение нефти под действием микроорганизмов (препараты «Родекс», «Эконадин»). Из препарата и бентонитовой глины Черкасского месторождения готовились аналитические образцы, в которые вносилось расчетное количество нефти Розбышевского месторождения. Полученная смесь увлажнялась и выдерживалась в биологическом шкафу при температуре 37 °С и постоянной влажности в течение 30 суток. По окончании экспозиции препараты высушивались и экстрагировались хлороформом в экстракторе «Соклет». Из полученных хлороформных экстрактов были приготовлены препараты для ИК-спектроскопии.

Результаты и обсуждения.

Анализ донных осадков узкой прибрежной зоны акватории Карадага показал, что отобранные образцы представлены крупнозернистым песком, состоящим преимущественно из кальцита кварца, аморфных форм кремнезема и полевых шпатов с незначительной примесью глинистых минералов, представленных гидрослюдой, каолинитом, монтморрилонитом, содержащим незначительное количество нефтепродуктов. Содержание в иловой фракции нефтепродуктов незначительно. Наши исследования показали, что содержание углеводов в донных осадках значительно меньше общего содержания органических веществ и составляет 6–7% от их общего содержания.

Как показали наши исследования, заиление донных грунтов заповедной акватории на глубинах 10–15 м ежегодно возрастает, достигая 8% в Коктебельской бухте у мыса Мальчин. При этом резко сократились масса и биоразнообразие донных моллюсков. Так в районе мыса Мальчин эти показатели приближаются к нулю, что обусловлено высокой долей органического вещества в илах, создающего гипоксию (Смирнова, 2012). Однако содержание нефтяных углеводов (НУ) в образцах у Карадага не превышает 0,25% от массы сухого образца, а гумуса составляет до 3% соответственно. В компонентном составе преобладают водорастворимые органические соединения, что указывает на большую потенциальную способность органического вещества к преобразованию. Гумифицированность органического вещества присуща лишь илам крымского побережья, которые характеризуются также высокой битумизированностью и загрязненностью нефтепродуктами (в акваториях портов).

Ракушечники с примесью ила имеют схожие с пелитовыми илами биогеохимические показатели. Однако по содержанию суммы хлороформного битумоида, липидов, белка, углеводов в составе органического вещества они находятся ближе к крупнозернистым донным осадкам, а не к пелитовым илам.

Наиболее полному и глубокому преобразованию подвергается органическое вещество в окислительной обстановке крупнозернистых осадков.

В составе донных илов кроме высокодисперсных кальцитов, основное количество занимают глинистые минералы.

Таким образом, особую ценность для изучения поведения нефти в морских экосистемах представляет информация о взаимодействии нефти со слоистыми силикатами. Как ни удивительно, в ряду глинистых минералов монтмориллонит обладает наименьшей степенью поглощения нефти (Meyers, Quinn, 1973), хотя его влагоемкость и способность сорбировать многие поллютанты значительно выше, чем у других глинистых минералов.

Исследования, выполненные в нашем институте (Соботович и др., 2008) в 2008 – 2014 гг., показали, что при поглощении углеводов, находящихся на поверхности воды, слоистыми силикатами важнейшую роль играет их дисперсность. Особенность поглощения неполярных углеводов глинистыми минералами в присутствии воды определяется специфической структурой глинистых агрегатов (Кадошников и др., 2009).

Согласно физико-химической модели (Кульчицкий, Усъяров, 1981) глинистые агрегаты состоят из микроагрегатов, которые образуются вследствие наложения кристаллитов базальными гранями друг на друга. В результате такой самоорганизации в глинистых агрегатах образуется сложная система макро- и микропор, доступных как для молекул воды, так и для углеводов. Результаты исследований показали, что каналы, по которым происходит поглощение воды глиной, практически недоступны для углеводов. Это объясняется тем, что основное количество гидрофильных центров глинистых минералов находится на ребрах, углах, сколах, и они представлены, в основном, силанольными и алюмоильными центрами.

В отличие от данных, приведенных в работе Б.А. Горлицкого и С.Ю. Лебедева (2007), согласно которым содержание НУ в донных илах Севастопольской бухты составляет до 3%, мы не обнаружили столь высокое загрязнение илов нефтепродуктами в исследуемых нами образцах. С нашей точки зрения, низкое содержание НУ связано с тем, что часть НУ под действием микроорганизмов трансформируется в более сложные гуминоподобные полимеры. Исследования хлороформных экстрактов показали, что в ИК-спектрах остатков нефти, подвергшихся микробиологическому воздействию, значительно уменьшилась интенсивность полос, обусловленных СН-колебанием в алифатических углеводах, что связано с их разрушением (рис. 1 – 3).

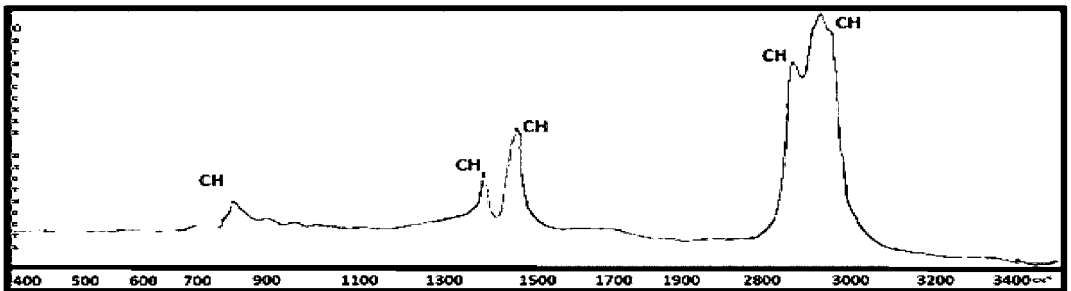


Рис. 1. ИК-спектр образца нефти Розбышевского месторождения

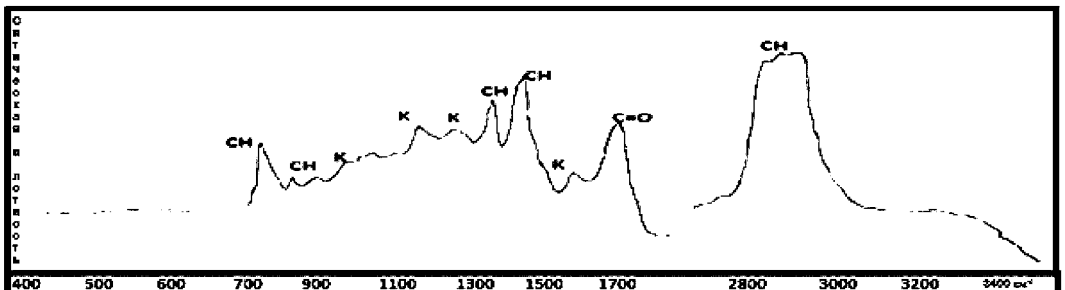


Рис. 2. ИК-спектр хлороформного экстракта образца после воздействия препарата «Эконадин»

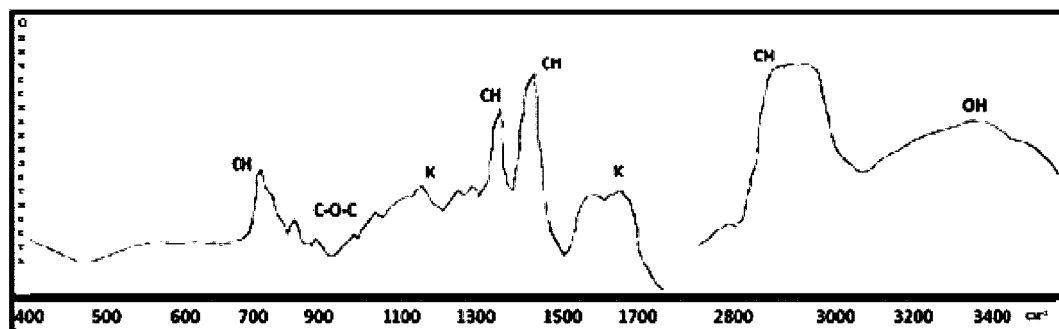


Рис. 3. ИК спектр хлороформного экстракта образца после воздействия препарата «Родекс» («К» – колебания кольца).

В экстрактах после удаления хлороформа появились новые полосы, отсутствующие в сырой нефти (рис.1, табл.1) и идентифицируемые нами как колебания ароматического кольца (1170, 1270, 1610 см^{-1}), и группы, содержащие кислород $\text{C}=\text{O}$, которые образуются вследствие окисления алифатических цепочек кислородом.

Таблица 1. ИК-полосы поглощения сухого остатка после экстракции хлороформом

Функциональная группа	Полосы поглощения см^{-1}		
	Нефть	Эконадин	Родекс
Деформационные колебания СН	730	730	730
Деформационные колебания СН	820	820	815
Деформационные колебания СН	-	890	875
Деформационные колебания СН и кольца	-	980	980
Валентные колебания С-О-С, С-ОН	-	-	1040
Колебания кольца	-	1170	1170
Колебания кольца валентные С-О-С	-	1270	-
Деформационные колебания СН	1380	1380	1380
Деформационные колебания СН	1470	1470	1470
Колебания кольца $\text{C}=\text{C}$, $\text{C}=\text{O}$, ОН деформационные	-	1610	1650
Валентные $\text{C}=\text{O}$	-	1710	1720
Валентные $\text{C}=\text{O}$	-	1740	-
СН валентные	2870	2870	2800
СН валентные	2935	2935	3000

Образование растворимых в хлороформе циклических структур из нафтеновых углеводородов активно происходит под действием микроорганизмов в присутствии глинистых минералов, которые, с нашей точки зрения, являются катализаторами и играют важную роль в условиях гидротрофного окисления.

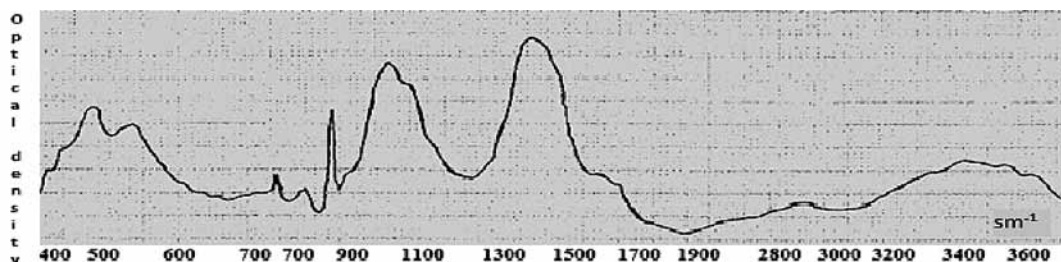


Рис. 4. ИК-спектр хлороформного экстракта донных осадков Севастопольской бухты.

В природных условиях в грунтах при избытке кислорода процесс циклизации и уплотнения углеводородной цепи алифатических углеводородов приводит к образованию высокомолекулярных смол и является, с нашей точки зрения, главной причиной образования битумоидов, которые существенно замедляют процессы самоочищения. В то же время, эти же процессы в условиях недостатка кислорода в донных отложениях способствуют трансформации нефтяных углеводородов в гуминоподобные полимеры.

Исследования хлороформных экстрактов донных осадков Севастопольской бухты показало, что на ИК-спектрах значительно уменьшилась интенсивность полос, обусловленных СН-колебаниями в алифатических углеводородах (рис 4).

Выводы

Образование растворимых в хлороформе циклических структур из нафтеновых углеводородов активно происходит под действием микроорганизмов в присутствии глинистых минералов, которые, с нашей точки зрения, являются катализаторами и играют важную роль в условиях гидротрофного окисления. В природных условиях в грунтах при избытке кислорода процесс циклизации и уплотнения углеводородной цепи алифатических углеводородов приводит к образованию высокомолекулярных смол и является, с нашей точки зрения, главной причиной образования киров, а в донных осадках – битумоидов, которые существенно замедляют процессы жизнедеятельности биоты. В то же время, эти же процессы в условиях недостатка кислорода в донных отложениях способствуют трансформации нефтяных углеводородов в гуминоподобные полимеры. Проведенные нами работы показали, что композиции, включающие глинистые минералы и микроорганизмы (биодеструкторы), могут быть эффективными для разрушения пленок нефтепродуктов на поверхности воды.

Анализ хлороформных вытяжек из илов донных осадков и глинисто-нефтяной смеси, подвергшихся действию микроорганизмов-биодеструкторов, позволяет предположить, что в донных осадках нефтяные углеводороды частично трансформируются в гуминоподобные вещества.

Благодарности. ГУ Институт Геохимии окружающей среды НАН Украины благодарит директора КаПриЗ, канд. биол. наук Морозову А.Л., ученого секретаря КаПриЗ канд. биол. наук, Костенко Н.С. за содействие в отборе донных отложений в прибрежной зоне Карадага и за содействие в выполнении совместных работ.

Литература

Горлицкий Б.А., Лебедев С.Ю. Некоторые аспекты экологической безопасности портовых акваторий и пресноводных бассейнов Украины /Сб. научных трудов ИГОС. – 2007. – Вып. 14. – С. 150 – 155.

Зволинский В. Если нефть разольется. // «Нефть России», г. Москва, 2005 г. – № 5. – С. 49 – 51

Кадошников В.М., Задвернюк В.П., Злобенко Б.П., Спасова Л.В., Писанская И.Р., Природні дисперсні силікати – матеріал для руйнування плівок нафтопродуктів на поверхні води. Т. 2 // Екологічна безпека: Проблеми і шляхи її вирішення / V Міжнародна науково-практична конференція. – Алушта, АР Крим, Україна, 7 – 11 вересня 2009 р. – С. 255 – 258.

Кадошников В.М., Шкапенко В.В., Горлицкий Б.А., Писанская И.Р., Смирнова Ю.Д. Тяжелые металлы в донных отложениях Севастопольской бухты. // Мінералогічний журнал. 2011. – Т. 33. – № 4. – С. 73 – 80.

Кульчицкий Л.И., Усъяров О.Г. Физико-химические основы формирования свойств глинистых пород. – М.: Недра, 1981. – 178 с.

Миронов О.Г. Нефтеокисляющие организмы в море. – Киев: Наукова думка, 1973. – С. – 185.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Кучеренко М.И., Тархова Э.П. Самоочищение в прибрежной акватории Черного моря – Киев: Наукова думка, 1975. – С. – 235.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольской бухты в XX веке. – Севастополь, 2003. – С. – 185.

Смирнова Ю.Д. Метод упрощенной оценки заиления прибрежных морских грунтов // Системы контроля окружающей среды – 2012 / Сборник научных трудов МГИ НАНУ. – 2012. – Вып. 18. – С. 160 – 164.

Соботович Э.В., Задвернюк В.П., Кадошников В.М., Злобенко Б.П., Писанская И.Р., Федоренко Ю.Г. Природа взаємодії бентоніту з полярними і неполярними органічними речовинами // Мін. Журнал. – 2008. – Т. 30. – № 4. – С. 32 – 41

Цыбань А.В., Федоров В.Д. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – С. – 128.

Meyers P.A., Quinn J.G., Association of hydrocarbons and minerals particles in saline solution / Nature. – 1973. – 244, № 5410. – P. 87 – 94

The bottom sediments of a coastal zone of the Crimea (the Black Sea) and a transformation of oil products in its

Kadoshnikov V.M., Shkapenko V.V., Smirnova Y.D., Musich E.G., Pisanska I.R.

The bottom sediments from different purities of water areas of a coastal zone of the Crimea is investigated. Questions of destruction of unpolar hydrocarbons on the surface of the water and of the bottom sediments are given. It is shown that the biodestructors products for oil which industrially make in Ukraine can be effectively used for degradation of oil films. Using the methods of the IR (infrared) spectroscopy we showed that unpolar aliphatic hydrocarbons under the influence of microorganisms from biodestructor «Rodex» and «Ekonadin» turns into a cyclic structure that may form humic polymers during polymerisation.

Key words: Bottom Sediments, Petroleum, Biotransformation, Humates, Biodestruction.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

УДК (591.1+591.105) (477.75)

Ю.А. Силкин¹, канд. биол. наук., ст. науч. сотр., зав. лаб., Е.Н. Силкина¹, канд. биол. наук
**ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА КАРАДАГЕ:
ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ**

Начало развития физиолого-биохимических исследований на Карадаге было положено в предвоенные годы прошлого столетия директором Карадагской биологической станции Н.В. Ермаковым. С момента возникновения этого направления и до настоящего времени оно является флагманом экспериментальных исследований на биостанции. На Карадаге работали такие известные физиологи и биохимики, как акад. Е.М. Крепс, чл.-корр. Г.Е. Шульман, чл.-корр. Е.Е. Фесенко, д-р. биол. наук Э.М. Плисецкая, д-р. биол. наук Л.Г. Лейбсон и др. Карадаг был и всегда будет уникальным местом для проведения физиолого-биохимических исследований ввиду своего географического положения, большого видового разнообразия морских гидробионтов и высокого уровня материально-технической базы.

Ключевые слова: физиология, биохимия, гидробионты, история, Карадаг.

Физиолого-биохимические исследования на Карадаге имеют давние и славные традиции. С самого начала создания биологической станции на Карадаге ее основатель – Т.И. Вяземский спроектировал и построил лабораторный корпус, музей и аквариальные комнаты для осуществления работ по изучению физиологии морских организмов. Сам Т.И. Вяземский писал о назначении станции так: «Научная станция на Карадаге устраивается для содействия научным знаниям по всем отраслям естествознания и примыкающим к естествознанию наукам» (ГАМО, ф.224, оп.1, дело 66, л.2, цитируем по: Д.К. Михаленок, (1994)). С самого начала работы Карадагской биологической станции публикуются отчеты и сборник «Труды Карадагской биологической станции». Благодаря этому мы имеем достаточно полное представление обо всех направлениях научных исследований, проводимых на станции, среди которых физиология и биохимия занимают достойное место.

Период с 1914 – 1965 гг. Первое упоминание о физиологических исследованиях до Великой Отечественной войны связано с изучением И.Д. Стрельниковым (1935) действия солнечной радиации на температуру тела некоторых литоральных животных. Начало развития работ по биохимии также было положено в предвоенные годы, когда непродолжительное время директором Карадагской биостанции был биохимик, проф. Н.В. Ермаков, занимавшийся проблемами теплопроводности кожных покровов рыб. В «Медицинском журнале АН УССР» в 1939 г. вышла его статья: «Теплопровідність шкіряних покрівів риб» (Ермаков, 1939). Немного ранее этих событий на станции уже работали приезжие специалисты из Москвы, Ленинграда, Киева и других научных центров Советского Союза. Интересные исследования по изучению специфичности тканевых протеиназ в 1937 – 38 гг. проведены сотрудниками неизвестного нам института (Гольдштейн и др., 1938). Г.Ф. Гаузе и Н.П. Смараглова (1938) исследовали влияние различных изомеров никотина в связи с некоторыми проблемами эволюции

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник» г. Феодосия, РФ.

нервной системы у животных.

В конце 1930-х – начале 1940-х на станции работал выдающийся советский биохимик акад. Е.М. Крепс, который в те годы занимался проблемами эволюции функции дыхания. Евгений Михайлович Крепс – один из «столпов» сравнительной биохимии и физиологии – любил и не один раз посещал Карадагскую научную станцию. Евгений Михайлович с Карадагом был знаком еще до 1917 г. (Крепс, 1989), однако его исследовательская деятельность началась здесь позже. Весной 1941 г. Е.М. Крепс вместе со своей женой, по просьбе Л.А. Орбели, был командирован на Карадагскую станцию для изучения фермента угольной ангидразы (или карбоангидразы) в крови и тканях беспозвоночных. Проведение работ по изучению карбоангидразы планировалось на морских организмах. Однако в июне 1941-го грянула война, и экспедиции, еще только начавшей работу, пограничные власти запретили выходы в море. Планы пришлось менять, и Евгений Михайлович занялся изучением карбоангидразы у насекомых. Это было перспективное и плодотворное исследование ввиду уникальности газообмена у насекомых (трахейный тип дыхания), коренным образом отличавшегося от газообмена водных беспозвоночных. Уже первые результаты показали правильность выбранного направления. Оказалось, что гемолимфа насекомых не содержит карбоангидразы и поэтому не ускоряет ни реакции гидратации CO_2 , ни реакции дегидратации HCO_3^- . Более того, в гемолимфе насекомых был обнаружен ингибитор, тормозивший процесс неферментативной гидратации CO_2 и дегидратации углекислоты. Ингибитор был термостабилен, что указывало на его небелковую природу, и содержал азот. Важность этого открытия заключалась в том, что из-за вывода углекислого газа через трахеи наличие ингибитора в гемолимфе насекомых, препятствовавшего связыванию CO_2 , было важным эволюционным приобретением. Благодаря этому приобретению эффективность выделения углекислого газа у насекомых значительно повышается, что особенно важно при мышечной активности и высокой температуре.

Суть этих исследований мы освещаем так подробно потому, что по их результатам были подготовлены две статьи, опубликованные в 1942 г. в «Докладах Академии наук СССР» (Крепс, 1942), а более подробный вариант – в «Известиях Академии наук СССР» (Крепс, Ченькаева, 1942). Важность этих исследований была отмечена в английском журнале «Nature», как одно из немногих достижений советской биологии в годы войны и выполненных на Карадаге. Уже много позже, в 1979 г. украинский биохимик И.П. Генсцицкий из Института зоологии АН УССР выяснил, что специфическим ингибитором в гемолимфе насекомых является путресцин. Путресцин образуется при гнилостном бактериальном разложении белковых соединений, но у насекомых синтезируется в организме и играет важную биологическую роль (Крепс, 1989).

С 1939 по 1941 гг. сотрудником станции З. А. Аблямитовой-Виноградовой проводился сбор материала по годовой динамике химического состава 12 видов морских беспозвоночных: мидий (*Mytilus*), морского гребешка (*Pecten*), устрицы (*Ostrea*), крабов (*Cancer*), креветки (*Crangon*), опубликованные в послевоенные годы (Аблямитова-Виноградова, 1948, 1949; Виноградова, 1949б). В этих же организмах она определяла содержание воды, жира, общего азота, зольный остаток, рассчитывала содержание белка и углеводов.

В послевоенные годы Аблямитова-Виноградова продолжила работы по химическому составу гидробионтов. В 1946 г. у ряда рыб: морского ерша – *Scorpaena porcus* L., налима – *Gaidropsarus mediterraneus* L., уточки – *Diplecogaster bimaculatus bimaculatus* (Bonnaterre), конька – *Hippocampus guttillatus microstephanus* (Slaste-

пенко) были исследованы явления линьки, что является не обычным для рыб (Аблямитова-Виноградова, 1949; Виноградова, 1947а, 1949а, 1950). Параллельно, в 1946 – 1949 г.г., ею исследовались особенности размножения и роста ряда моллюсков в лабораторных условиях (Виноградова, 1947б, 1961). Одновременно З.А. Виноградова (1951) провела обширное исследование по содержанию витамина А в печени 31 вида рыб. Максимальное накопление витамина А было обнаружено в печени катрана (*Squalus acanthias* L.), белуги (*Huso huso* L.), камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pallas)). Высокий уровень этого витамина был отмечен в печени скатов – морской лисицы (*Raja clavata* L.) и морского кота (*Dasyatis pastinaca* L.). Содержание витамина А у лисицы положительно коррелировало с количеством оплодотворенных яиц.

Определением содержания железа, щелочных и щелочноземельных металлов в мышцах некоторых черноморских рыб в начале 1950-х занималась Ф.А. Кручакова (1952).

Наряду с биохимическими исследованиями на станции выполнялись и физиологические работы. Так, В.А. Хирина (1950) изучала питание некоторых бентосоядных рыб Черного моря у берегов Карадага.

Роль нервной системы в механизмах влияния электрического тока на рыб, в конце 1940-х изучали Б.В. Краюхин и М.А. Литвинова (1950). К сожалению, библиографические ссылки не содержат более подробной информации о перечисленных сотрудниках. Однако не вызывает сомнения тот факт, что физиолого-биохимические исследования в этот период велись на станции в широком диапазоне, а их результаты находили отражение в статьях, публикуемых в самых рейтинговых журналах Советского Союза: Доклады АН СССР, Доповіди АН УРСР, Известия АН СССР, Український біохімічний журнал, Медичний журнал АН УРСР, Биохимический журнал, Рыбное хозяйство, Биологический журнал.

Период с 1952 по 1965 гг. характеризуется некоторым спадом исследований в области физиологии и биохимии морских гидробионтов по ряду причин. Тем не менее, с приходом на работу молодых специалистов возобновляются работы в эти годы по физиологии рыб. Так, изучением поведения рыб при использовании фото- и хеморецепторных систем занимались В.А. Рекубратский и Д.А. Морозов. Ими были освещены особенности защитного, пищедобывательного и оборонительного поведения стайных и донных видов рыб. Юркевич Г.Н. исследовал интенсивность дыхания мышц и печени рыб в зависимости от их экологии, типов движения и физиологического состояния. Сотрудниками отдела радиобиологии ИнБЮМ под руководством проф. Г.Г. Поликарпова на Карадаге разрабатывались вопросы, связанные с изучением закономерностей взаимодействия между радиоактивной средой и морскими организмами. Ими было показано, что естественная радиоактивность приземного слоя воздуха и кила обусловлена членами уранового и ториевого семейств, причем радиоактивность приземного воздуха была выше утром, чем вечером.

В сентябре 1961 г. по распоряжению руководства станции из состава лаборатории химии выделяется биохимическая группа. Работы физиолого-биохимического направления возрождаются под руководством Ирины Николаевны Найденовой. Формирование группы шло медленно. С 1962 по 1965 гг. из группы по разным причинам ушли Н.С. Андреева, Н.В. Корзун, Э.А. Чухлова, но за этот, же период были приняты на работу А.Л. Морозова (1962 г.), М.Г. Бирюкова (1964 г.), Л.П. Пономарева (Астахова). Основной задачей группы являлось изучение изменений физиологического состояния рыб с помощью биохимических

показателей, при этом основной упор делался на динамику изменений показателей фосфорного, белкового обменов в течение годового цикла рыб. Благодаря этим исследованиям была подготовлена материальная, методическая и кадровая основа для значительного углубления и детализации выбранного направления исследований.

Период с 1965 – 1991 гг. Карадагская биологическая станция реорганизуется в отделение Института биологии южных морей АН УССР. В учреждении создается отдел экспериментальной гидробиологии, в состав которого входит лаборатория биохимии рыб. Одним из основных направлений исследований лаборатории является изучение физиолого-биохимических основ энергетического обеспечения мышечной функции рыб. С приходом нового поколения специалистов: В.В. Трусевича, Т.П. Кондратьевой, а позднее – Е.Н. Коваль (Силкиной) (1971 г.), Ю.А. Силкина (1975 г.), О.С. Русиновой (1978 г.), А.Я. Столбова (1978 г.), И.А. Граф (1979 г.), Ю.С. Аликина (1982 г.) в этом направлении разворачиваются масштабные работы под руководством А.Л. Морозовой.

Благодаря усилиям назначенного и.о. директора Карадагского отделения А.Л. Морозовой и ученого секретаря В.В. Трусевича происходит переоснащение лабораторий КО ИнБЮМ. В лабораторный арсенал поступает специальное оборудование, улучшается снабжение научно-исследовательских работ расходными материалами, реактивами и объектами исследований. Расширилась методологическая и консультативная поддержка исследований со стороны ведущих специалистов из главных научно-исследовательских центров Советского Союза: Е.М. Крепса, С.Е. Северина, В.П. Скулачева, А.А. Болдырева, Е.А. Либермана, Л.Г. Лейбсона, Э.М. Плисецкой, М.Н. Масловой, М.В. Савиной, Е.Е. Фесенко, В.И. Новоселова и т.д.

Карадагское отделение ИнБЮМ ежегодно принимало специалистов из ведущих научных учреждений: Физиологического института им. Павлова (г. Ленинград), Института эволюционной физиологии и биохимии им. Сеченова (г. Ленинград), Московского Государственного Университета им. Ломоносова (г. Москва), Института биофизики (г. Пущино), Института биохимии им. Палладина (г. Киев), Института гидробиологии (г. Киев) и др. Карадаг в этот период представлял из себя «огнедышащий вулкан» экспедиционных и «доморощенных» исследователей. В этой «кипящей лаве» новых методов и подходов, столкновений идей и гипотез рождались «алмазные россыпи» новых знаний.

Одни из первых организовали экспедиции на Карадаг ученые из Физиологического института. Возглавляемые Гербертом Романовичем Броуном эти экспедиционные исследования были самыми продолжительными и очень плодотворными. Начатые в 1969 г., они продолжались до 1991 г. и были прекращены только после распада СССР. В состав экспедиций входили такие научные «метры», как Г.Н. Акоев, Ю.Н. Андрианов, О.Б. Ильинский, Б.В. Крылов. Основная цель всех этих экспедиций состояла в решении фундаментальных вопросов физиологии электрорецепторных систем, а также сенсорной структуры боковой линии низших водных позвоночных. Эксперименты проводились в основном на морской лисице (*Raja clavata*) и на морском коте (*Dasyatis pastinaca*). Уникальность этих исследований, признанная мировым научным сообществом, нашла отражение в большом числе статей в отечественных и зарубежных журналах (Brown, et al., 1974) и монографиях мирового уровня (Броун, Ильинский. 1984).

Параллельно с этими изысканиями на Карадаге работали штатные сотрудники – к.б.н. Н.А. Михайленко, а чуть позже – к.б.н. В.Л. Черепнов. Эти ученые изучали электрорецепторные системы у морских костистых рыб: морского звездочета (*Uranoscopus scaber* L.) и морского петуха (*Trigla lucerna* L.). Особенно

плодотворным было сотрудничество Николая Андреевича Михайленко с научными сотрудниками Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова и в частности с Владимиром Давидовичем Бароном. Цикл работ, выполненных в рамках этого сотрудничества, расширил и углубил представления о строении, структуре, роли и эволюции электрогенерирующих систем у рыб. Было доказано, что электрогенераторная и электрорецепторная функции рыб играют исключительную роль в их жизни, обеспечивая значительные преимущества в борьбе за существование (Барон, Михайленко, 1976; Барон, 1982; Барон и др., 1982; Михайленко, 1973).

Особенно хотелось отметить экспедиционные исследования, проводимые учеными Института биофизики (г. Пущино) под руководством тогда к.б.н., а ныне – член-корр. РАН, директора Института биофизики клетки РАН Е.Е. Фесенко. Впервые экспедиция приехала в Карадаг в 1978 г., а затем разворачивала работу ежегодно до 1982 года. Коллектив экспедиций менялся в зависимости от задач, но в основной «костяк» входили В.И. Новоселов, В.Л. Ратнер, Г.Б. Крапивинский, Л. Д. Крапивинская, А.А. Никонов, Н.К. Агафонова. Дирекция Карадагского отделения выделила экспедиции отдельное лабораторное помещение, которое было оборудовано Институтом биофизики новейшими приборами для проведения уникальных работ в рецепторной области рыб самыми современными, на то время, биофизическими и биохимическими методами. Исследования пущинских ученых были направлены на решение физиолого-биохимических основ обонятельной рецепции хрящевых рыб на примере черноморского ската – морской лисицы. Работа этих экспедиционных исследований была столь успешной, что руководство Института биофизики предложило организовать на базе Карадагского отделения лабораторию рецепции на постоянной основе. Необходимость создания такой лаборатории диктовалась лидирующими позициями пущинских ученых в мировой науке в решении физиолого-биохимических механизмов обонятельной рецепции. Значительная часть биохимических и электрофизиологических работ в то время была посвящена поиску рецепторных белков рыб, связывающихся растворенные в воде аминокислоты даже в минимальных количествах. Из обонятельной ткани ската и карпа удалось выделить белок с центром связывания, имеющим очень высокое сродство к соответствующим L-аминокислотам ($K_d = 10^{-10}$ М). Этот рецепторный белок был ассоциирован с ГТФ-связывающим белком. Пущинцы на несколько лет опережали аналогичные исследования американских ученых (Ричард Эксел и Линда Бак), которые, кстати, за цикл этих работ в 2004 г. стали лауреатами Нобелевской премии. При организации такой постоянной лаборатории Карадагское отделение имело шанс провести радикальное материально-техническое обновление приборного и методического обеспечения профильных научно-исследовательских лабораторий, что позволило бы поднять физиолого-биохимические исследования на Карадаге на качественно новый уровень. Однако этим планам не суждено было сбыться.

Плодотворное влияние на работу отдела экспериментальной гидробиологии оказало курирование его работ и тесные контакты с отделом физиологии ИнБЮМ (г. Севастополь), которым руководил д.б.н., проф. Г.Е. Шульман (ныне чл. – корр. НАН Украины). Долгое время тематика этих двух структурных подразделений была общей, и сотрудники отдела экспериментальной гидробиологии ежегодно участвовали в отчетных сессиях ИнБЮМ.

Изучение энергетического обеспечения мышечной функции рыб, проводимое в лаборатории биохимии рыб отдела экспериментальной гидробиологии Карадагского отделения, в значительной степени было простимулировано со-

трудничеством с отделом гидробионики Института гидромеханики (г. Киев). Сотрудники этого института в 1966 г. сконструировали, изготовили и привезли в Карадаг биогидродинамический стенд, первоначально установленный вблизи лабораторного корпуса, а затем – в одной из аквариальных комнат, что позволило проводить эксперименты не только летом, но и весной и осенью. Появление этого уникального оборудования обеспечило высокие темпы и высокий, по мировым стандартам, методический уровень исследований. Основной целью развернутых исследований явилось изучение углеводно-фосфорного и белкового обмена у рыб разной подвижности и экологической специализации при плавании в разных режимах.

Несомненное влияние на развертывание работ по исследованию обмена гликогена и глюкозы в тканях рыб оказали контакты с ведущими учеными из Института эволюционной физиологии и биохимии им. Сеченова – проф. Л.Г. Лейбсоном и д.б.н. Э.М. Плисецкой, изучавшими роль эндокринной системы в регуляции углеводного обмена у низших позвоночных. Некоторая часть их экспериментальных работ была выполнена на Карадаге с использованием прибрежных рыб. Ими было показано, что накопление углеводных субстратов в тканях рыб и их гормональная регуляция зависят не только от факторов окружающей среды, но и от уровня двигательной активности рыб. Поражала не только эрудиция этих ученых, но и их скрупулезное отношение к выполнению самих экспериментов.

Исследования А.Л. Морозовой, В.В. Трусевича, Л.П. Астаховой, Т.П. Кондратьевой, Е.Н. Коваль (Силкиной) убедительно продемонстрировали, что в основе локомоторных способностей рыб лежат субстратное обеспечение углеводно-липидными резервами, их быстрая мобилизация и доставка из депонированных отделов, а также мощность процессов, обеспечивающих ресинтез макроэргических фосфатов. По материалам этих исследований были защищены три кандидатские диссертации (А.Л. Морозовой «Исследование содержания углеводов и фосфорных соединений в тканях ставриды и скорпены при различном функциональном состоянии», В.В. Трусевичем «Динамика содержания макроэргических фосфатов в тканях ставриды при плавании», Е.Н. Силкиной «Особенности углеводного обмена в скелетных мышцах и печени рыб при различной естественной подвижности»), а также написана монография под редакцией д.б.н. Г.Е. Шульмана «Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб».

Благодаря постоянным контактам с выдающимися учеными страны в отделе экспериментальной гидробиологии качественно повысился уровень биохимических исследований. Так, переход исследований по изучению углеводного обеспечения мышечной функции рыб на ферментативный уровень был осуществлен благодаря методической помощи сотрудников из ИЭФиБ им. Сеченова (Ленинград). Под руководством зав. лабораторией функциональной биохимии мышц В.П. Нестерова (ИЭФиБ, Ленинград) к.б.н. Т.П. Серебренниковой, Е.М. Философовой и В.К. Шмелевым было проведено изучение мобилизационных способностей углеводов с помощью ключевых ферментов углеводного обмена в мышцах морских рыб.

Ю.А. Силкин исследовал ключевой фермент гликогенолиза – гликогенфосфорилазу, О.С. Русинова – особенности функционирования глюкозо-6Ф-дегидрогеназы – ответственной за мобилизацию глюкозо-6Ф-дегидрогеназы – одного из главных путей ресинтеза гликогена. Эти работы показали, что быстрая мобилизация углеводных субстратов в мышцах рыб при нагрузках обеспечивается за счет активации фосфорилазы **a** и **b**, как в белых, так и красных мышцах. При этом активность глюкозо-6Ф-дегидрогеназы прогрессивно убывает. В

«восстановительный» период после длительного плавания ситуация меняется на противоположную и характеризуется возрастанием активности дегидрогеназы пентозофосфатного цикла и падением активности ферментов гликогенолиза.

В 1980 г., в связи с поступлением Ю.А. Силкина в заочную аспирантуру Института эволюционной физиологии и биохимии им. Сеченова в лабораторию эволюции неорганических ионов (руководитель д.б.н. И.А. Скульский) направление его работ меняется. С этого периода начинается изучение механизмов, обеспечивающих ионное равновесие в системе плазма – эритроциты у хрящевых и костистых рыб Черного моря. Методы определения ионов в биологических жидкостях отработывались в лабораториях ИЭФиБ под руководством д.б.н. Д.Г. Флейшмана и к.б.н. А.А. Солюс. Изучались физиологические и биохимические особенности функционирования ионных переносчиков, как в физиологических, так и экспериментальных условиях воздействия сред низкой ионной силы. Финалом этих исследований явилась защита в 1990 г. Ю.А. Силкиным кандидатской диссертации по теме: «Исследование пассивной проницаемости эритроцитов хрящевых и костистых рыб Черного моря для ионов натрия и калия». Под руководством к.б.н. Г.П. Гусева исследования по этому направлению продолжались до 1995 г.. Благодаря чему удалось завершить работы по изучению особенностей функционирования в эритроцитах рыб калиевых каналов, которые до настоящего времени являются единственными по этому направлению исследований у морских рыб (Silkin, Silkina, Sherstobitov, Gusev, 2001). Большую методическую помощь по проблемам энергетики митохондрий рыб оказала д.б.н. М.В. Савина также из лаборатории И.А. Скульского, которая помогла не только отработать методы исследований, но и обеспечила лабораторию биохимии на Карадаге новым биохимическим оборудованием.

Интересными были контакты с Институтом биологии развития им. Н.К. Кольцова (г. Москва) в лице д.б.н. Н. Д. Озернюка – ныне директор этого института и с.н.с., к.б.н. Н.Г. Шеремета. Эти ученые занимались исследованием энергетического обмена у разных возрастных групп рыб. Они имели продолжение, когда на базе Карадага Межведомственная Икhtiологическая Комиссия и ИБР РАН в 2003 г. организовали семинар с привлечением сотрудников Отдела физиологии ИнБЮМ и нашей лаборатории.

В 1978 г. к биохимической части исследований подключаются и физиологические работы, проводимые к.б.н. А.Я. Столбовым, а позже к.б.н. Ю.А. Аликиным, прибывшими в 1982 – 1987 гг. (Институт физиологии СО АН СССР, Новосибирск), и Ю.Н. Дьяконовым – в 1988 г. (Институт экологии Волжского бассейна АН СССР). Ими изучались особенности функционирования жаберного аппарата, сердечно-сосудистой системы и особенности дыхательной активности отдельных органов и тканей рыб с разной двигательной активностью. Из этого же института на Карадаг несколько раз приезжал д. б. н. В.В. Хаскин. Дискуссии с его участием по тематике отдела и ценные рекомендации по рукописям диссертаций сотрудников плодотворно влияли на их исполнение. Директор Института физиологии СО АН ССР А.Д. Слоним – специалист по экологической физиологии также приезжал на Карадаг и участвовал в 1982 г. в симпозиуме по механизмам терморегуляции животных.

Параллельно с физиологическими исследованиями на Карадаге выполнялись работы по изучению морфологии мышц. Так, ультраструктуру белых и красных мышц у рыб различной двигательной активности успешно изучала к.б.н. И.А. Граф.

Столь разносторонний подход и привлечение новых специалистов к решению научной проблемы энергообеспечения двигательной активности мышц вывел

исследования по энергетике плавания рыб на Карадаге в разряд одних из самых глубоких и передовых, с высоким рейтингом цитирования в последующие годы.

Одновременно с экспедиционными исследованиями маститых ученых на базе отдела экспериментальной гидробиологии Карадага проходило специализацию большое число студентов разных вузов СССР. Некоторые из них впоследствии или остались работать на Карадаге или плодотворно работают в других научных учреждениях – Ю.А. Силкин, Е.Н. Коваль (Силкина), О.С. Русинова, В.М. Крикун (Ефимова), А.А. Солдатов, И.И. Руднева и т.д.

После перевода в 1982 г. А.Л. Морозовой, и В.В. Трусевича на работу в Институт биологии южных морей интенсивность работ по изучению физиолого-биохимических механизмов локомоторной функции рыб на биостанции заметно снижается. С одной стороны это было связано с отсутствием централизованного руководства группы и с износом основных средств, а с другой – уходом или сменой научных интересов многих сотрудников и отсутствием адекватной замены для поддержки разрабатываемых направлений исследований.

Со второй половины 1980-х годов в лаборатории биохимии рыб наряду с разработкой традиционных тем исследований формируются два новых направления:

- изучение внутриклеточного механизма регуляции цитозольных и мембранно-связанных форм гликолитических ферментов в условиях гипоксии;
- изучение фундаментальных основ трансмембранного переноса ионов и физиолого-биохимических свойств мембранных АТФаз в эритроцитах рыб.

Развитие этих направлений было обусловлено научными интересами не только оставшимися сотрудниками лаборатории – Ю.А. Силкиным, но и пришедшего в состав лаборатории в 1986 г. к.б.н. В.И. Луцка (ученик кафедры биохимии МГУ, руководитель д.б.н. А.А. Болдырев). Заметим, что А.А. Болдырев часто бывал на Карадаге и являлся организатором проведения на базе Карадагского отделения симпозиумов по структурным особенностям и функционированию $\text{Na}^+\text{K}^+\text{АТФазы}$.

В рамках первого направления успешно исследовались закономерности регуляции свойств ферментов гликолиза в разных гипоксических состояниях, обусловленных взаимодействием энзимов с внутриклеточными мембранными компонентами клеток. Рассматривались аспекты роли этого вида регуляции в общей регуляции гликолиза в тканях рыб. По материалам этих исследований в 2002 году В.И. Луцк защитил докторскую диссертацию: «Біохімічні механізми адаптації риб до умов водного середовища: аноксія, гіпоксія та фізичне навантаження».

В 1997 г. из состава лаборатории биохимии выделяется группа сотрудников – Ю.А. Силкин, Е.Н. Силкина, А.П. Яхно, интересы которых постепенно концентрируются на изучении физиолого-биохимических свойств АТФаз плазматической мембраны эритроцитов рыб. Основной упор при этом делается на исследование экто-АТФаз – ферментов плазматических мембран клеток, активный центр которых ориентирован во внеклеточное пространство.

И, наконец, следует сказать, что в истории физиологических исследований на Карадаге особое место в эти годы занимали работы по биоакустике и слуховой рецепции, особенностям и механизмам акустической ориентации дельфинов и ластоногих, проводимые в лаборатории биоакустики морских млекопитающих. Это направление исследований возникло в начале 1960-х годов, когда для содержания морских млекопитающих был приспособлен малый бассейн у лабораторного корпуса. У истоков развития этого направления стояли Д.А. Морозов, А.А. Титов, В.М. Лекампев, Г.Л. Заславский, немного позднее – В.А. Рябов,

А.В. Занин, М.А. Поляков, Е.С. Бабушина. Расширение исследований потребовало улучшения экспериментальной базы, которое воплотилось в строительство нового дельфинарияума общим возмещением 110 т, сданного в эксплуатацию 18 августа 1977 г. При дельфинариуме были оборудованы операционные, лаборатории по обработке акустических и звуковых сигналов, обработке фото- и видеоматериалов, первые электронно-вычислительные комплексы для анализа экспериментальных данных. В течение последующих десяти лет наблюдался «бум» исследовательской активности, подтвердивший уникальные возможности акустического сонара и слухового анализатора водных животных. С распадом СССР большая часть исследований была свернута, что повлекло значительный отток ведущих специалистов и сокращение количества содержащихся в неволе дельфинов.

Период с 1991 г. – до настоящего времени. Первые десять лет этого периода можно охарактеризовать как сложный и противоречивый процесс, обусловленный как внешними, так, и внутренними причинами.

К внешним причинам следует отнести процесс становления украинской государственности, протекавший на фоне глубокого экономического кризиса со всеми вытекающими последствиями. К внутренним причинам относится значительное сокращение численности сотрудников лаборатории за счет увольнения, выезда за рубеж, выхода на пенсию. Тем не менее, исследования лаборатории продолжались даже в этих трудных условиях. Особенно плодотворной и активной была работа заведующего лабораторией к.б.н. В.И. Луцака, которому удалось наладить взаимодействие с сотрудниками отдела физиологии ИнБЮМ и совместные исследования с зарубежными учеными. С 1991 по 1995 г. В.И. Луцаком, самим и в соавторстве, было опубликовано 20 статей в отечественных и зарубежных журналах, что явилось своеобразным рекордом за всю историю существования лаборатории.

В 1995 г. из-за недостаточного финансирования перестает работать бригада рыбаков, что существенно ухудшает обеспечение сотрудников материалом для исследования, приводит к «замораживанию» ряда работ и оттоку квалифицированных кадров. Последствия этого, к сожалению, не преодолены и до настоящего времени и одной из первостепенных задач учреждения является постепенное восстановление базовых структур для проведения морских работ. К этому относятся не только возвращение в штат бригады рыбаков, которые обеспечивали бы доставку рыб и других гидробионтов, но и строительство новых аквариальных для их содержания и проведения экспериментальных исследований. Здесь уместно вспомнить замечательную плеяду рыбаков-карадагцев, которые на протяжении полувека (с 1940-х по 1990-е годы) обеспечивали материалом, все исследования, проводимые на Карадаге. Это – И.А. Алексеев, П.В. Знаменщиков, Л.П. Чернов, А.А. Литвинов, В.П. Морочко, Н.И. Кондратьев, И.М. Нуйкин, М.М. Сыч, А.А. Цабанов, С.В. Возный и многие другие.

В 1996 г. Карадагский филиал ИнБЮМ реорганизуется в Карадагский природный заповедник НАНУ. Акценты исследований смещаются в сторону мониторинговых проблем, затронувших и тематику лаборатории биохимии рыб. Часть сотрудников переориентировала свои исследования для выполнения этой важной уставной задачи заповедника. Так, был достигнут существенный прогресс в создании бионических автоматизированных систем для качественной оценки состояния прибрежной морской акватории, в которых в качестве сенсора среды использовались мидии. Эти исследования были осуществлены к.б.н. В.В. Трусевичем и к.б.н. В.Ф. Гнубкиным. Кроме того, к.б.н. Ю.Д. Смирновой исследовался бактериальный фон прибрежной акватории заповедника, состоя-

ние популяции мидий и брюхоногого моллюска – рапаны, составляющих классическую модель «хищник – жертва».

И все же в лаборатории продолжают исследования биохимических особенностей и функционального назначения экто-АТФаз плазматических мембран эритроцитов черноморских хрящевых и костистых рыб. Особенно интересные данные удалось получить по фосфолипидному составу мембран эритроцитов рыб (Силкин и др., 2012) и теплопродукции суспензий эритроцитов методом прямой колориметрии (Силкин и др., 2011, 2014). Результаты этих исследований позволили сформулировать гипотезу функционального назначения экто-АТФаз плазматических мембран эритроцитов рыб, согласно которой экто-АТФазы являются модификаторами вязкоэластичных свойств плазматической мембраны эритроцитов и источником подогрева пристеночного слоя плазмы. Вследствие такого комбинированного воздействия создаются условия, облегчающие прохождение крупными ядерными эритроцитами рыб мелких капилляров. Этот механизм может лежать в основе так называемых «неньютоновских» свойств крови, когда ее вязкость меняется с изменением радиуса сосуда, по которым она течет. С уменьшением радиуса сосуда происходит уменьшение вязкости крови, что и послужило основанием назвать ее «неньютоновской» жидкостью (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Подводя итоги краткого обзора по истории развития физиолого-биохимических исследований на Карадаге, отметим, что они в настоящее время сохраняют большой потенциал по следующим направлениям:

- изучение биохимических механизмов адаптации морских гидробионтов к постоянно меняющимся условиям среды;
- выявление физиолого-биохимических особенностей обмена на тканевом, клеточном и субклеточном уровне у гидробионтов, как в эволюционном, так и экологическом плане. Именно эти исследования можно проводить на самом высоком уровне, учитывая большое видовое разнообразие рыб и других гидробионтов в прибрежье Карадага – стратегически важного «подарка» природы;
- изучение механизмов обеспечения реологии крови, теплопродукционной способности клеточных суспензий, структуры мембран форменных элементов, функционирования мембранных АТФаз и биоэнергетики митохондрий эритроцитов.

Успешному развитию исследований должны способствовать пополнение состава лаборатории талантливой, увлеченной и преданной делу научного поиска молодежью. Скорейшее обновление приборного парка и разработка новых методологических подходов. Решающим моментом развития направления считаем тесную кооперацию исследований с ведущей организацией в лице Института морских биологических исследований (г. Севастополь), а также другими научно-исследовательскими центрами России.

Март 2014 г. явился для Крыма и Карадага временем поистине революционных перемен. Грядущие перемены в Карадаге, как нам представляется, затронут значительное «переформатирование» уставных задач, структуру, материально-техническое и методическое обновление, как всей организации, так и лаборатории биохимии и физиологии морских гидробионтов. На наш взгляд, дополнительно к уже перечисленным задачам, перспективным направлениям следует добавить:

- поиск среди представителей морской флоры и фауны биологически активных веществ, способных лечить, продлевать и поддерживать высокое качество жизни людей;

– разработку фундаментальных основ функционирования отдельных органов и тканей и клеток гидробионтов для разработки новых подходов и методов лечения сердечно-сосудистой системы людей;

– поиск перспективных объектов для марикультуры и разработка технологий их выращивания.

Карадаг был и всегда будет уникальным местом для проведения физиолого-биохимических исследований. Наша задача и задача будущих сотрудников состоит в сохранении и преумножении этих славных традиций.

Литература

Аблямітова-Виноградова З.А. Про хімічний склад безхребтових Чорного моря // Укр. біохім. журн. – 1948. – **20**. – Вип.1. – С. 90 – 93.

Аблямітова-Виноградова З.А. О химическом составе беспозвоночных Черного моря и его изменениях // Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР. – 1949. – Вып. 7. – С. 3 – 50.

Аблямітова-Виноградова З.А. Линька морского ерша // Природа. – 1949. – № 11. – С. 50 – 60.

Барон В.Д., Михайленко Н.А. Черноморский звездочет – переходная форма в эволюции электрических органов у рыб? // ДАН СССР. – 1976. – **229**, № 4. – С. 983 – 986.

Барон В.Д. Электрогенераторные системы рыб: эволюция и механизмы адаптации. М.: Наука. – 1982. – 342 с.

Барон В.Д., Броун Г.Р., Михайленко Н.А., Орлов А.А. Восприятие ампулами Лоренцини электрических разрядов морских рыб // ДАН СССР. – 1982. – **265**, № 4. – С. 990 – 993.

Броун Г.Р., Андрианов Ю.Н., Ильинский О.Б. О способности электрорецепторной системы черноморских скатов к восприятию магнитного поля // ДАН СССР. – 1974. – **216**, № 1. – С. 232 – 234.

Броун Г.Р., Ильинский О.Б. Физиология электрорецепции. – Л.: Наука, 1984. – С. 247.

Виноградова З.А. До питання про линьку морського йорша *Scorpaena porcus* L. // Доповіді АН УРСР. – 1947а. – № 5. – С. 55 – 56.

Виноградова З.А. Матеріали до питання про вплив деяких вітамінів на ріст і розмноження безхребтових Чорного моря // Доповіді АН УРСР. – 1947б. – № 5. – С. 681 – 683.

Виноградова З.А. О годичном цикле линьки у морских ершей // Доклады АН СССР. – 1949а. – **60**. – Вып. 4. – С. 705 – 707.

Виноградова З.А. О химическом составе беспозвоночных Черного моря // Доклады АН СССР. – 1949б. – **65**. – Вып. 6. – С. 891 – 894.

Виноградова З.А. О явлении линьки у некоторых рыб Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР. – 1950. – Вып. 9. – С. 70 – 80.

Виноградова З.А. Витамины в печени рыб Черного моря // Рыбное хозяйство. – 1951. – № 4. – С. 56 – 58.

Виноградова З.А. О размножении и росте моллюсков Черного моря в лабораторных условиях // Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР. – 1961. – Вып. 17. – С. 65 – 84.

Гольдштейн Б., Гінзбург М., Мільграм Є. Проблема специфічності тканинних протеїназ (катепсину) // Біохім. ж. – 1938. – **11**. – С. 327 – 356.

Гаузе Г.Ф., Смарагдова Н.П. Исследования над ядовитым действием оптических изомеров никотина в связи с некоторыми проблемами эволюции нервной системы у животных // Биол. ж. – 1938. – **7**. – Вып.2. – С. 412 – 428.

Єрмаков М.В. Теплопровідність шкіряних покривів риб // Медиц. журн. АН УРСР. – 1939. – **9**. – Вып. 2. – С. 429 – 435.

Крєпс Е.М. О дыхательной функции крови насекомых // ДАН СССР. – 1942. – **34**, № 4–5. – С. 154 – 157.

Крєпс Е.М., Ченькаева Е.Ю. Новые данные по обмену CO₂ у ракообразных и насекомых (материалы по эволюции функции дыхания) // Известия АН СССР. – 1942. – Серия биол. – № 5. – С. 310 – 321.

Крєпс Е.М. О прожитом и пережитом. – М.: Наука. – 1989. – С. 200.

Краюхин Б.В., Литвинова М.А. О роли нервной системы в механизме влияния электрического тока на рыб // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1950. – Вып. 9. – С. 64 – 69.

Кручакова Ф.А. Содержание щелочных и щелочно-земельных металлов и железа в мышцах некоторых рыб и беспозвоночных Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1952. – Вып. 12. – С. 111 – 115

Михайленко Н.А. Органы звукообразования и электрогенерации у черноморского звездочета *Uranoscopus scaber* (Uranoscopidae) // Зоол. журн. – 1973. – 42, № 9. – С. 1353 – 1359.

Михаленок Д.К. К 80-летию создания Карадагской научной станции. // Сб. научн. тр. – 1997. – С. 134 – 144.

Силкин Ю.А., Васильева В.Ф., Силкина Е.Н. Методика хронического получения образцов у *Raja clavata* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1993. – 29, № 5,6. – С. 654 – 656.

Силкин Ю.А., Силкина Е.Н., Забеленский С.А. Особенности фосфолипидного и жирнокислотного состава плазматических мембран эритроцитов черноморских рыб // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2012 г. – 48, №1. – С. 38 – 44.

Силкин Ю.А., Силкина Е.Н., Столбов А.Я. Анализ тепловых явлений в эритроцитах скорпены (*Scorpaena porcus* L.) // Биофизика. – 2014. – 59. – Вып. 6. – С. 1097 – 1100.

Силкин Ю.А., Столбов А.Я., Силкина Е.Н. Определение теплопродукции клеточной суспензии эритроцитов скорпены (*Scorpaena porcus* L.) // Нейронаука для медицины и психологии: 7-й Междун. междисциплинарный конгресс (Судак, Крым, Украина, 3 – 13 июня 2011 г.) / Труды. – М.:МАКС Пресс, 2011. – С. 390 – 391.

Стрельников И.Д. К вопросу о продукции теплоты насекомыми при движении и под действием солнечной радиации (оттиск) // Известия научн. Института им. П.Ф.Лесгафта. – 1935. – 9. – Вып. 1. – С. 13.

Хирин В.А. Материалы по питанию некоторых бентосоядных рыб в прибрежной зоне Черного моря у Карадага. // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1950. – Вып. 10. – С. 53 – 65.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. – М.: Мир, 1982. – 1. – 414 с.

Brown H.R., Andrianov G.N., Ilyinsky O.B. Magnetic field perception by electroreceptors in Black sea skates. // Nature. – 1974. – 249. – № 5453. – P. 178 – 179.

Silkin Yu.A., Silkina E.N., Sherstobitov A.O., Gusev G.P. Activation of potassium channel in erythrocytes of marine teleost *Scorpaena porcus* // Membr. Cell Biol. – 2001. – 14. – № 6. – P. 773 – 782.

Physiological and biochemical studies on the Karadag: past, present and future. **Yu.A. Silkin, E.N. Silkina**

Physiological and biochemical studies on Karadag have a long and glorious tradition. The beginning of this trend began in the pre-war years of the last century, the director of the Karadag Biological Station, N.V. Ermacov. Since the beginning of this trend, and to date it is the flagship of the experimental research. Karadag worked on such famous physiologists and biochemists, as academician E.M. Kreps, corresponding member E.G. Shulman, ph.d. E.M. Plisetskaya, ph.d. L.G. Leibson, ets. Karadag has and always will be a unique venue for physiological and biochemical studies because of its geographical position, the level of development of material and technical base and a large species of marine aquatic organisms.

Keywords: Physiology, Biochemistry, Aquatic Life, History, Karadag.

*И.В. Сысоева¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., В.И. Василенко¹, вед. инж.,
А.А. Сысоев¹, мл. науч. сотр., В.Ф. Жук¹, науч. сотр., Ю.Н. Токарев¹, д-р биол. наук, зав. отд.,
Ю.Б. Белогурова¹, вед. инж.*

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МИКРОПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖЬЯ КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА С ПОМОЩЬЮ БИОХИМИЧЕСКИХ И БИОФИЗИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

На основе анализа интенсивности поля биолюминесценции, концентраций АТФ и хлорофилла «а» микропланктона, полученных в результате дневной и ночной съемок в сентябре 2012 г., описано распределение этих биофизических и биохимических показателей в поверхностных водах побережья Карадагского природного заповедника. По содержанию АТФ микропланктона исследуемые воды в осенний период можно оценить как мезотрофные. Наибольшие величины метаболически активной биомассы и потенциала первичной продукции отмечены в районах, прилегающих к Карадагской биологической станции, наименьшие – в прибрежной зоне, прилегающей к Коктебельской бухте. По данным съемок биолюминесценции в поверхностном слое пелагиали максимумы светоизлучения были приурочены к прибрежной зоне вблизи биологической станции, в то время как распределение метаболически активной биомассы и продукционного потенциала микропланктона было гораздо шире. Сопоставление данных вертикального распределения биолюминесценции и биохимических параметров микропланктона показало, что в формировании поля биолюминесценции доминирующую роль играли гетеротрофные организмы. Представлены наиболее вероятные причины выявленного распределения.

Ключевые слова: Чёрное море, фитопланктон, биолюминесценция, АТФ, хлорофилл «а».

Одной из главных задач в практике гидробиологических исследований является оценка состояния базового трофического звена – микропланктона, определяющего вектор развития биомассы морских сообществ. Состояние микропланктонного сообщества примыкающей к Карадагскому природному заповеднику (КаПриЗ) акватории находится под пристальным вниманием экологических и природоохранных организаций на протяжении многих лет.

Результаты изучения ряда гидробиологических, гидрологических и биохимических показателей данного региона приведены в некоторых предшествующих работах (Ломакин и др., 2011; Смирнова, 2009). Однако подобные исследования носят всё же фрагментарный характер и должны постоянно пополняться комплексом новых материалов, основанных на современных методах оценки экологической ситуации. В нашей работе были использованы биофизические и биохимические методы оценки экологического состояния микропланктонного сообщества данного региона.

Как известно, одной из главных негативных характеристик экологического состояния морской среды в настоящее время признана эвтрофикация вод, в том числе связанная с влиянием хозяйственных и бытовых сбросов. Поскольку, однако, в данном районе техногенные источники токсикантов практически отсутствуют, в наших исследованиях исключен токсикологический подход оценки качества вод и акцент исследований смещен исключительно сторону оценки и районирования трофности вод.

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь, РФ.

Таким образом, целью данной работы являлась оценка биомассы и продукционной способности микропланктона примыкающей к КаПриЗ акватории на основании материалов биолюминесцентной съёмки, а также определение концентраций АТФ (показателя метаболически активной биомассы) и хлорофилла «а» (показателя потенциала первичной продукции) микропланктона данного региона.

Материалы и методы. Съёмки были проведены в середине сентября 2012 г. в течение одних суток во время дневной и ночной съёмок (рис. 1). Пробы микропланктона отбирали с поверхности и исследуемых горизонтов 6-литровым пластиковым батометром и обрабатывали на содержание АТФ и хлорофилла «а». В береговых условиях методом вакуумной фильтрации пробы осаждали на мембранные фильтры «Сарториус» диаметром 47 мм, с размером пор 0,45 мкм. Для определения АТФ фильтры с осажденными пробами сразу после фильтрации подвергали экстракции в кипящем трис-ацетатном буфере, после чего экстракты замораживали и хранили при -18°C до дальнейшей обработки. Для определения хлорофилла «а» фильтры с осажденными пробами высушивали в холодильнике при температуре $+5^{\circ}\text{C}$, затем хранили при -18°C до дальнейшей обработки. В лабораторных условиях анализ АТФ проводили хемилюминесцентным методом на приборе АТР Luminometer 1250, ЛКВ, Швеция, анализ хлорофилла «а» – спектрофотометрическим методом на приборе Spocol – 11 (Карл Цейс, ГДР). Всего собрано и обработано 16 проб микропланктона.

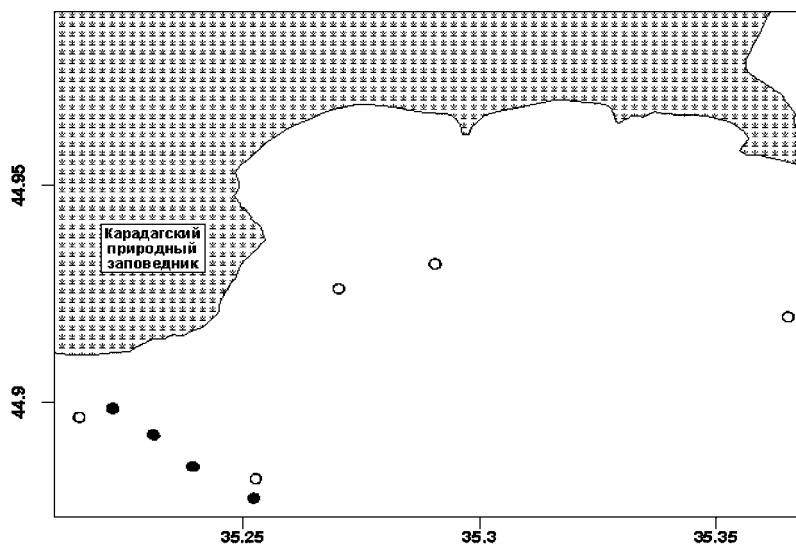


Рис. 1. Схема станций, выполненных в акватории Карадагской бухты в сентябре 2012 г.: белыми кружками обозначены дневные станции, черными – ночные

Интенсивность биолюминесценции регистрировали *in situ* при помощи зондирующего комплекса «Сальпа-М» [Токарев, 2006; Токарев и др., 2009]. В качестве физических параметров водной толщи в любое время суток на горизонте нахождения прибора исследуются солёность и температура, а также биооптические характеристики (биолюминесценция и мутность). В дневное время, кроме того, измеряется фотосинтетически активная радиация (ФАР).

Результаты и обсуждение. По полученным данным дневных съёмок для исследованной акватории концентрации АТФ микропланктона в поверхност-

ных водах в целом колебались от 62 до 100 $\text{нг} \cdot \text{л}^{-1}$, что характерно для мезотрофных вод (Karl, 1980). Распределение АТФ микропланктона поверхностных вод во время дневной съемки показало обратную стратификацию метаболически активной биомассы от ординарной, характерной для ранних стадий продукционно-деструкционной сукцессии: отмечено нарастание биомассы от береговой линии к глубинным районам в северной части полигона (рис. 2). Минимальные значения зарегистрированы в районе прибрежья, граничащего с Коктебельской бухтой. С другой стороны, на юге полигона наблюдались высокие концентрации в прибрежном районе.

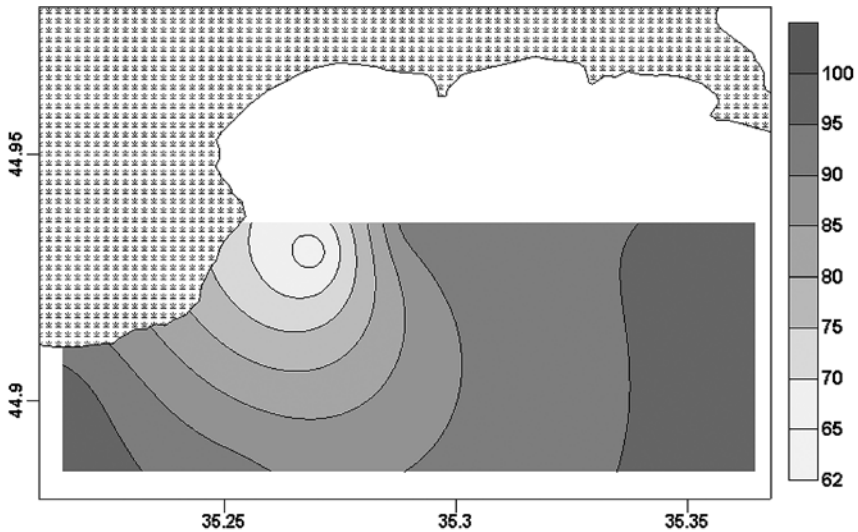


Рис. 2*. Распределение в сентябре 2012 г АТФ ($\text{нг} \cdot \text{л}^{-1}$) микропланктона поверхностных вод, прилегающих к КапРиз (дневная съемка)

Подобная картина распределения отмечена и для хлорофилла «а» микропланктона поверхностных вод (рис. 3). Диапазон колебаний концентраций зеленого пигмента составлял $0,33 - 0,50 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. Самые низкие концентрации зарегистрированы в районе, прилегающем к Коктебельской бухте. В целом, характер распределения представленных биохимических параметров микропланктона довольно хорошо согласуется с результатами работ по изучению загрязненности вод карадагского побережья (Токарев, 2006). Так, по мнению цитируемых авторов, наиболее сильное негативное влияние на экологическую ситуацию района оказывают бытовые стоки, расположенные в непосредственной близости от биологической станции. Низкие концентрации растворённой органики и общей взвеси в районе прибрежной части акватории, прилегающей к Коктебельской бухте, авторы связывают с подпиткой распресненными субмаринными водами (Токарев, 2006).

По данным биолюминесцентной съемки, в поверхностных водах обозначился слабый пик интенсивности свечения лишь в южной прибрежной части полигона с максимальными значениями до $400 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$. На большей части полигона во время дневных съемок в поверхностных водах интенсивность биолюминесценции была близкой к нулевым значениям (рис. 4), что связано с фотоингибированием свечения микропланктона в это время суток [Токарев, 2006]. Так, превышение ночного уровня интенсивности свечения над дневным у фотосинтезирующих организмов составляет от 10 до 100 раз (Шульман, Токарев, 2006). При этом, на примере динофитовой водоросли *Gonyaulax polyedra* по-

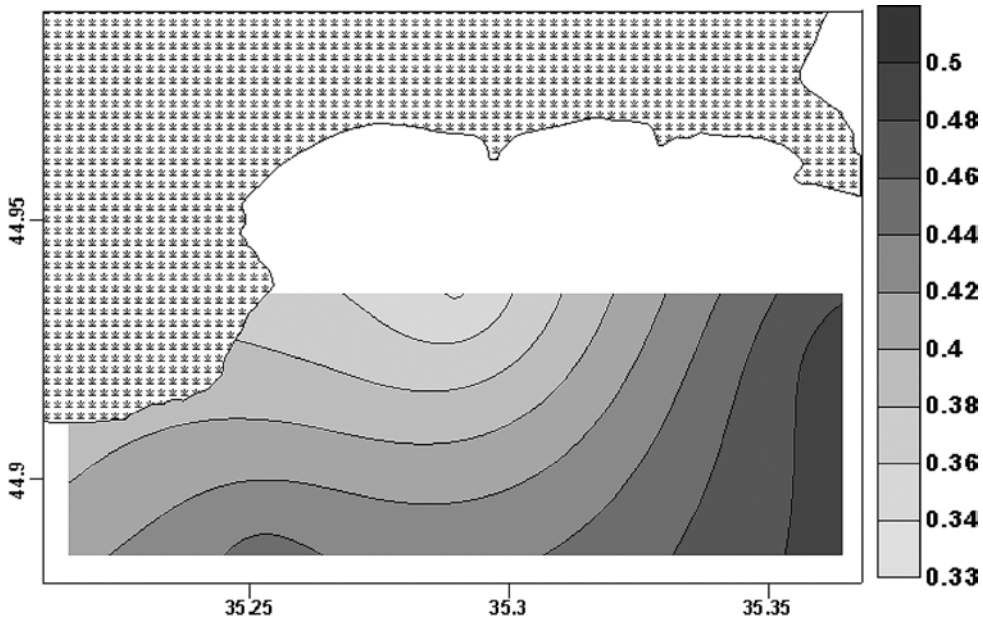


Рис. 3*. Распределение в сентябре 2012 г ($\mu\text{г} \cdot \text{л}^{-1}$) хлорофилла «а» микропланктона поверхностных вод, прилегающих к КаПриЗ (дневная съемка)

казано, что циркадный ритм её физиологической активности вызывал не только суточные колебания числа внутриклеточных микроисточников светоизлучения, но и значительное (до 20 раз) изменение количества биохимических компонентов светопроизводящей реакции (Fritz et al., 1989; Sullivan, Swift, 1994). Иными словами, процессы фотосинтеза и биолюминесценции у планктонных водорослей не могут проходить одновременно.

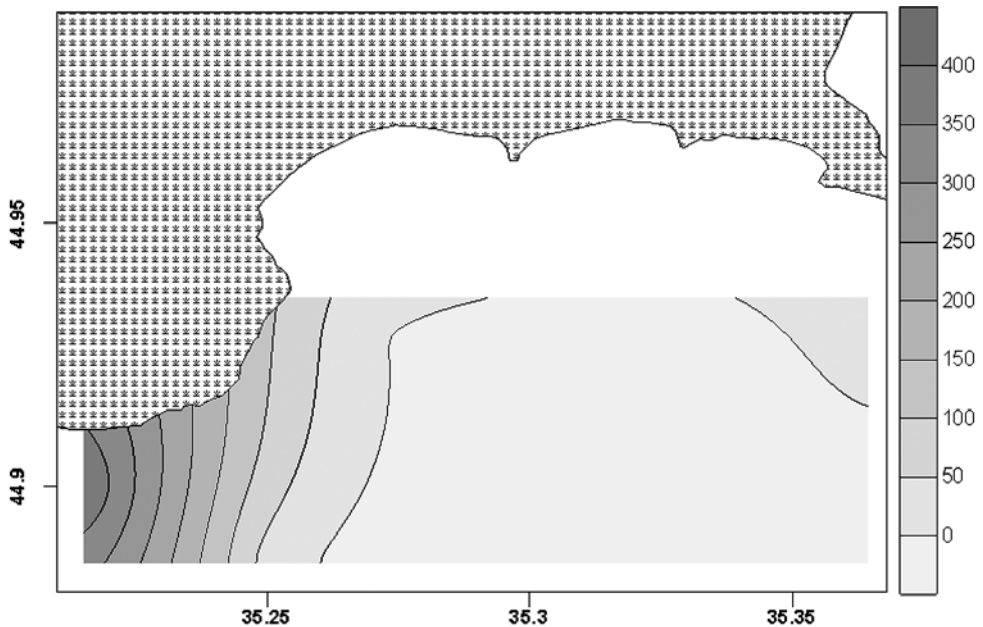


Рис. 4*. Распределение интенсивности биолюминесценции в сентябре 2012 г. в поверхностных водах, прилегающих к КаПриЗ (дневная съемка)

По данным ночной съёмки, на небольшом по площади полигоне, расположенном вблизи биологической станции, диапазон концентраций АТФ микропланктона поверхностных вод был шире, чем при дневной съёмке: от 80 до 160 нг•л⁻¹. Максимальные значения отмечены в центре исследуемой акватории, минимальные – в её юго-восточной части (рис. 5А).

Аналогичный характер распределения выявлен и для хлорофилла «а» микропланктона поверхностных вод (рис. 5Б). Концентрации фотосинтезируемого пигмента колебались от 0,44 до 0,92 мкг•л⁻¹. По сравнению с дневной съёмкой в поверхностных водах значительно возросла интенсивность биолюминесценции: диапазон значений составил от 1300,0 до 3000,0•10⁻¹²Вт•см⁻²•л⁻¹ (рис. 5В). Максимальные значения биолюминесцентного потенциала приурочены к северо-западной части полигона, прилегающей к побережью, минимальные – к его юго-восточному, более мористому району.

Во время ночной съёмки были проведены работы по сопоставлению данных по концентрации АТФ и хлорофилла «а» микропланктона с материалами по интенсивности биолюминесценции на отдельных горизонтах. Наиболее тесная связь интенсивности биолюминесценции по вертикали обнаружена с концентрациями АТФ, но существенно слабее – с содержанием хлорофилла «а». Такой характер связей может быть обусловлен тем, что большую часть метаболически активной биомассы светящегося микропланктона составляли гетеротрофные организмы, которые массово развиваются в среде, богатой растворённой органикой. Подобная ситуация может быть вызвана двумя причинами: поздней стадией продукционно-деструкционной сукцессии, или локальной подпиткой из бытовых стоков. В пользу второй версии вероятного источника растворённой органики указывает статистический анализ сопоставления данных биохимических характеристик всех проб исследованной акватории с результатами исследования

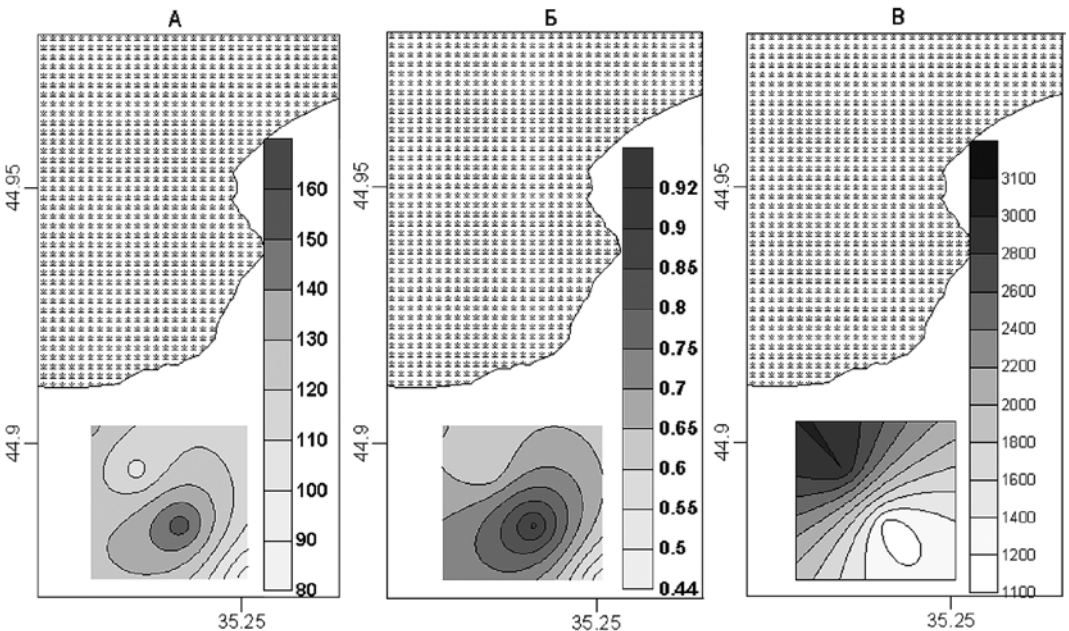


Рис. 5*. Распределение в сентябре 2012 г. АТФ (А, нг•л⁻¹), хлорофилла «а» (Б, мкг•л⁻¹) микропланктона и интенсивности биолюминесценции (В, 10⁻¹²Вт•см⁻²•л⁻¹) в поверхностных водах, прилегающих к КаПриЗ (ночная съёмка)

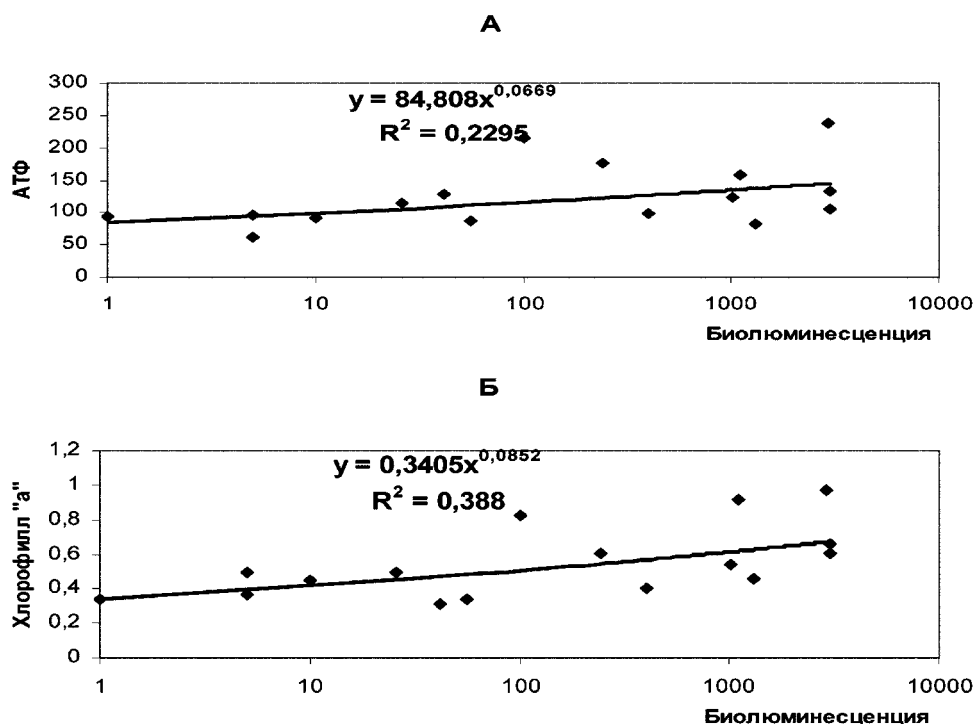


Рис. 6. Соотношения концентраций АТФ (А, $\text{нг} \cdot \text{л}^{-1}$) и хлорофилла «а» (Б, $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) микропланктона с интенсивностью биолюминесценции ($10^{-12} \text{Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$) по результатам всех собранных проб

биолюминесценции: связь интенсивности биолюминесценции с хлорофиллом «а» была несколько более корректной ($R^2 = 0,34$), чем с АТФ ($R^2 = 0,23$) (рис. 6).

Подобный вывод требует, однако, существенного замечания. Сравнительно низкие величины корреляции и детерминации выявленных связей объясняются, на наш взгляд, слабой статистической обеспеченностью собранного материала, что послужило причиной объединения в один массив данных, собранных в дневное и ночное время суток. Между тем на важные ограничения для подобных массивов указывает тот факт, что в условиях Чёрного моря поле биолюминесценции формируется более чем на 90% динофитовыми планктонными водорослями, для которых чрезвычайно важна циркадная ритмика светоизлучения, обуславливающая разные биохимические и биофизические механизмы их жизнедеятельности в светлое и тёмное время суток. Иными словами, приведенные результаты, несмотря на несомненную перспективность использованных методик, носят предварительный характер и требуют продолжения сезонных съёмки по оценке функционального состояния микропланктонного сообщества КаПриЗ.

Выводы. На основе изучения концентрации АТФ и хлорофилла «а» выявлена общая картина распределения микропланктона поверхностных вод побережья Карадагского природного заповедника. **1.** По содержанию АТФ микропланктона исследуемые воды побережья Карадагского природного заповедника в осенний период можно оценить как мезотрофные. **2.** Наибольшие показатели метаболически активной биомассы и потенциала первичной продукции отмечены в районах, прилегающих к биологической станции, наименьшие – в прибрежной зоне, прилегающей к Коктебельской бухте. **3.** По данным съёмки биолюминесценции в поверхностном слое исследованных вод максимумы светоизлучения были приурочены

к прибрежной зоне вблизи биологической станции, в то время как распределение метаболически активной биомассы и продукционного потенциала микропланктона гораздо шире. **4.** Сопоставление вертикального распределения биолюминесценции и биохимических параметров микропланктона показало, что в формировании поля биолюминесценции доминирующую роль играли гетеротрофные организмы. **5.** Расположенные вблизи биологической станции бытовые стоки являются наиболее вероятным источником зарегистрированных в исследуемой акватории повышенных концентраций биохимических параметров микропланктона.

Благодарности. Авторы считают своим долгом выразить огромную признательность коллегам из отдела биофизической экологии ИнБЮМ, участвовавшим в плодотворных дискуссиях при обсуждении представленного в статье материала.

Литература

Ломакин П.Д., О.А. Трощенко, А.И. Чепыженко, А.А. Чепыженко. Характеристика загрязнения прибрежных вод у Карадагского заповедника по данным оптических измерений // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. – 2011. – № 4. – С. 76 – 84.

Смирнова Ю.Д. Результаты многолетних исследований узкой прибрежной зоны акватории Карадагского природного заповедника (гидрохимия, гидробиология) // Карадаг – 2009 / Сб. научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 462 – 473.

Токарев Ю.Н. Основы биофизической экологии гидробионтов. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 342 с.

Токарев Ю.Н., Василенко В.И., Жук В.Ф. Новый гидробиофизический комплекс для экспрессной оценки состояния прибрежных экосистем // Современные методы и средства океанологических исследований / Материалы XI Международной научно-технической конференции (25 – 27 ноября 2009, Москва). – М.: Изд-во РАН, 2009. – С. 23 – 27.

Шульман Г.Е., Токарев Ю.Н. Функциональное разнообразие как важный фактор существования биотических компонентов экосистем // Морський екологічний журнал. – 2006. – 5, №1. – С. 35 – 56.

Fritz L., Hastings J.W., Morse D. Here tonight, gene tomorrow: the bioluminescent organelles of the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* are formed and degraded on a daily bases // J. Phycol. – 1989. – 25, №2. – P. 5.

Karl D.M. Cellular nucleotide measurements and applications in microbial ecology // Microbiol. Rev. – 1980. – N. 44. – P. 739 – 796.

Sullivan J. M., Swift E. Photoinhibition of mechanically stimulated bioluminescence in the autotrophic dinoflagellate, *Ceratium fusus* (Pyrrophyta) // J. Phycol. – 1994. – 30. – P. 633 – 637.

Estimation of the Karadag nature reserve coastal microplankton ecological state with help of the biochemical and biophysical indices. I.V. Sisoyeva, V.I. Vasilenko, A.A. Sisoyev, V.F. Juk, Yu.N. Tokarev, Yu.B. Belogurova. On the base of the bioluminescence field intensity, ATF and chlorophyll “a” concentration in microplankton analysis obtained in day and night surveys in September 2012 description of these biophysical and biochemical indices distribution in the surface water on the Karadag Nature Reserve coast has been given. By ATF content in microplankton the studied waters in autumn period can be characterized as mesotrophic. The most values of the metabolically active biomass and primary production potential were registered in the regions, adjacent to the Karadag biological station, while the less values were in the coastal zone, adjacent to Koktebel bay. According to the data of bioluminescent surveys minimum of light emission were timed to the coastal zone near biological station, whereas distribution of the metabolically active biomass and productive potential was pointed to more wide. Comparing of the bioluminescence vertical distribution data and microplankton biochemical parameters has shown, that heterotrophic organisms played dominant role in the bioluminescence field formation. The most probably reasons of revealed distribution have been presented.

Key words: the Black sea, Phytoplankton, Bioluminescence, ATF, Chlorophyll “a”.

И.В. Головина¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., О.Л. Гостюхина¹, канд. биол. наук, науч. сотр.
**АНТИОКСИДАНТНЫЙ КОМПЛЕКС ЧЕРНОМОРСКОЙ КАМБАЛЫ КАЛКАН
КАК ИНДИКАТОР ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ РЫБ**

Изучены особенности системы антиоксидантной (АО) защиты и пероксидного окисления липидов в тканях черноморской камбалы калкан *Scophthalmus maeoticus*, обусловленные физиологическим состоянием рыб (полом особи, стадией зрелости гонад, продолжительностью голодания). В печени, красных и белых мышцах, жабрах и гонадах определяли активность каталазы (1.11.1.6), пероксидазы (1.11.1.7), глутатионпероксидазы (1.11.1.9), глутатионредуктазы (1.6.4.2), содержание восстановленного глутатиона и малонового альдегида. Установлено, что АО комплекс тканей самок испытывает в период нереста большую нагрузку, чем у самцов, в том числе и непосредственно при переходе гонад со стадии зрелости VI-IV на стадию VI-V. Во многих случаях величина исследованных показателей достоверно выше у самок, и перестройки в АО системе при смене стадии зрелости гонад охватывают у них большее число тканей. На примере пероксидазы показаны компенсаторные изменения активности фермента в тканях камбалы при краткосрочном голодании (до 8 сут).

Ключевые слова: антиоксидантный комплекс, пероксидное окисление липидов, самцы, самки, нерест, стадия зрелости гонад, калкан черноморский, *Scophthalmus maeoticus*

Одним из универсальных биохимических маркеров благополучия организма является интенсивность процессов пероксидного окисления липидов (ПОЛ) и состояние его антиоксидантной системы (АОС). При окислительном стрессе происходит усиление накопления продуктов ПОЛ, в частности малонового диальдегида (МДА). Для защиты от повреждающего действия активных форм кислорода служит АОС, важными элементами которой являются ферменты (каталаза, пероксидаза, глутатионпероксидаза, глутатионредуктаза и др.) и низкомолекулярные соединения (глутатион и др.). Особенности АОС и ПОЛ исследуются у рыб, в том числе различных видов камбал, в связи с эколого-физиологической спецификой видов, паразитарной инвазией рыб, антропогенным загрязнением водоемов (Алешко, Лукьянова, 2008; Руднева, Скуратовская, 2009; Силкина, Микряков, 2005; Ferreira, Moradas-Ferreira et al., 2005; Napierska, Podolska, 2008). Установлены многочисленные аномальные гистоморфологические изменения в органах камбал, которые, по-видимому, являются результатом хронического воздействия загрязнения, ведущего к физиологическому ослаблению особей и снижению пополнения популяций (Сяпина и др., 2000; Ханайченко и др., 2008). Способность животных противостоять различным стресс-факторам во многом определяется антиоксидантной системой и соотношением ее активности с уровнем пероксидного окисления липидов. Важной задачей является сбор базовой информации о соответствующих показателях у рыб в природных условиях.

Цель настоящей работы: изучить особенности параметров антиоксидантной системы и пероксидного окисления липидов в тканях черноморской камбалы калкан в период нереста, обусловленные физиологическими различиями рыб (пол особи, стадия зрелости гонад, продолжительность голодания).

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь, РФ.

Материал и методы. Объектом исследования служили половозрелые экземпляры черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) длиной 35–45 см, выловленные в апреле – мае 2006 г. в открытых прибрежных водах в районе Севастополя в период нереста. Калкан относится к рыбам с порционным нерестом, по шестибальной шкале выловленные особи находились на стадии зрелости гонад VI-IV и VI-V.

Препарирование, гомогенизацию и центрифугирование тканей камбалы (печени, гонад, жабр, красных и белых мышц) проводили общепринятыми методами при температуре 0–4°C. Активность ферментов измеряли в 1-сантиметровых кварцевых кюветах объемом 3 мл при температуре 25°C на СФ–26. В супернатанте определяли активность каталазы (1.11.1.6) – по реакции с молибдатом аммония, пероксидазы (1.11.1.7) – по реакции пероксида водорода с бензидиновым реактивом, глутатионпероксидазы (ГП, 1.11.1.9) – по накоплению окисленного глутатиона (GSSG), глутатионредуктазы (ГР, 1.6.4.2) – по убыли НАДФН; в гомогенате определяли содержание восстановленного глутатиона (GSH) по реакции с аллоксановым реактивом и ТБК-активных продуктов (ТБК-АП) – по образованию триметинового комплекса, как описано ранее при изучении тканевой специфики перечисленных показателей (Гостюхина и др., 2010). Активность каталазы и пероксидазы выражали в мкмольх H_2O_2 /мин/мг белка, ГП – в мкмольх GSSG/мин/мг белка, ГР – в мкмольх НАДФН/мин/мг белка, содержание восстановленного глутатиона (GSH) – в мкг/г сырой ткани. Об уровне ПОЛ судили по накоплению ТБК-активных продуктов (продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой) и выражали в мкмольх МДА/г сырой ткани. Содержание белка определяли методом Лоури. Статистическую обработку проводили с использованием t-критерия Стьюдента, отличия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$, результаты представлены как $x \pm Sx$, объем выборочных совокупностей составлял 6 – 10 особей.

Результаты и обсуждение. В период нереста у самок камбалы по сравнению с самцами достоверно выше активность ГП в печени, красных и белых мышцах, ГР – в красных мышцах, каталазы – в печени, содержание глутатиона в белых мышцах, жабрах и гонадах, а также уровень ПОЛ в белых мышцах и жабрах, $p \leq 0.05$ (рис. 1).

Показатели АО комплекса, величина которых в период нереста достоверно выше в тканях самцов камбалы немногочисленны (рис. 2). Это установлено только для активности ГР в гонадах, пероксидазы – в гонадах и белых мышцах, каталазы – в красных и белых мышцах.

В целом, АО комплекс тканей самок калкана испытывал большую нагрузку, чем у самцов, что, вероятно, связано с более значительными физиолого-биохимическими изменениями в организме самок в связи с подготовкой к нересту. К аналогичному выводу пришли исследователи, изучавшие процессы ПОЛ и ферментные системы антиоксидантной защиты и детоксикации в печени азовской тарани в нерестовый период и установившие половые различия в содержании малонового диальдегида, активности супероксиддисмутазы (СОД), каталазы, ацетилэстеразы, глутатион-S-трансферазы (Бугаев и др., 2010). Показано, что самки осетра обладают большей скоростью гидролиза белковых компонентов пищи по сравнению с самцами (Волкова, 2010). Установлена половая специфика активности лизосомальных ферментов и активности цитохрома P-450 в тканях щуки, окуня и сига, а также различия в реакции этих ферментов у самок и самцов на воздействие поллютантов (Высоцкая и др., 2008). В то же время не обнаружено половых особенностей активности антиоксидантных ферментов (каталазы,

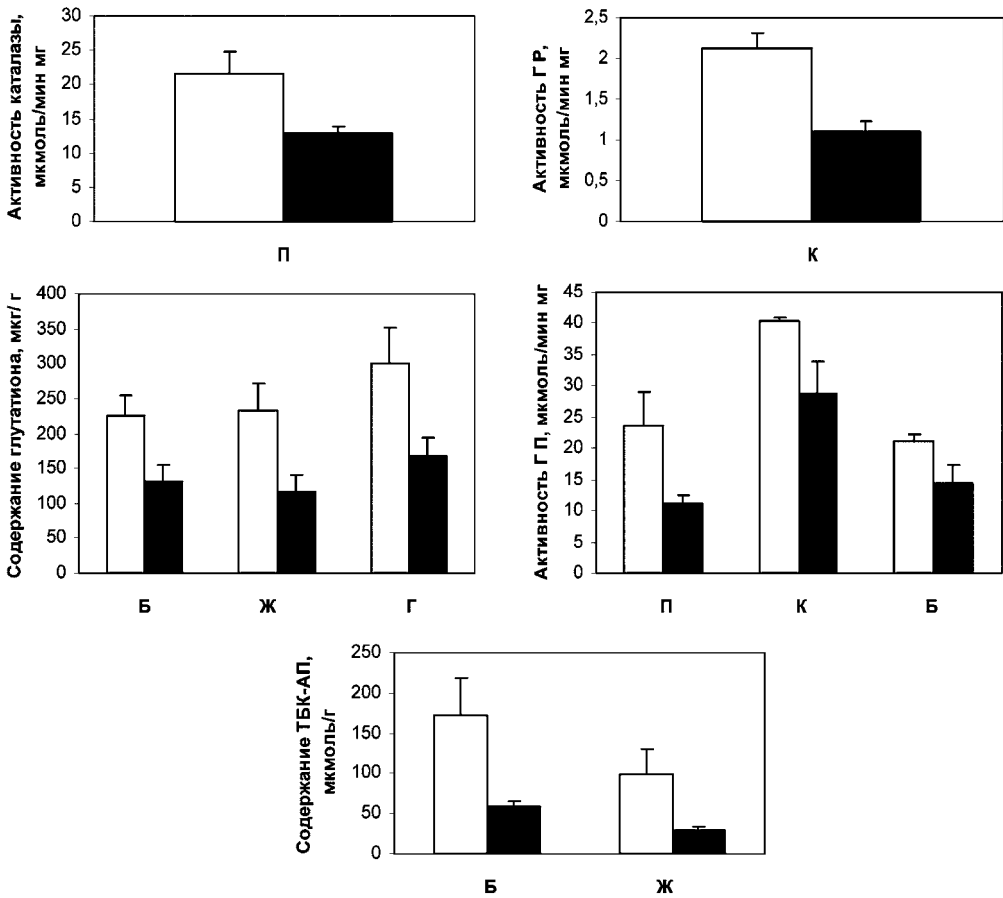


Рис. 1. Показатели АОС и ПОЛ, величина которых в период нереста выше в тканях самок камбалы калкан. Светлые столбцы – самки, темные столбцы – самцы. П – печень, К – красные мышцы, Б – белые мышцы, Ж – жабры, Г – гонады

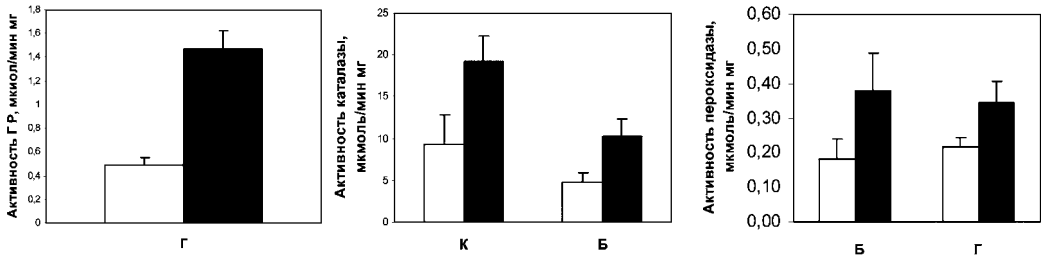


Рис. 2. Показатели АОС, величина которых в период нереста выше в тканях самцов камбалы калкан. Светлые столбцы – самки, темные столбцы – самцы. К – красные мышцы, Б – белые мышцы, Г – гонады

СОД, пероксидазы, ГР и глутатионтрансферазы) в крови шести видов рыб Черного моря, за исключением активности каталазы у мерланга и активности СОД у морского ерша (Руднева, Скуратовская, 2009). Достоверных различий не выявлено при изучении биохимических параметров в печени у самок и самцов полосатой камбалы, за исключением активности супероксиддисмутазы (Алешко, Лукьянова, 2008).

По нашим данным, наиболее ярко у камбалы калкан половые различия проявились в активности ГП и каталазы (печень, красные, белые мышцы), а также содержании глутатиона (белые мышцы, жабры, гонады): в трех тканях из пяти установлена половая специфика величины этих показателей. В свою очередь, среди тканей «лидировали» белые мышцы, поскольку в них по всем использованным биохимическим маркерам, кроме активности ГР, установлены достоверные различия между самцами и самками. По-видимому, это связано с увеличением двигательной активности рыб в период нереста, с необходимостью совершать резкие бросковые движения, в которых задействованы именно белые мышцы. У самок это сопровождается повышением уровня ПОЛ в «быстрых» мышцах в три раза по сравнению с самцами, $p < 0,05$. Вероятно, самцы адаптированы к таким мышечным нагрузкам и поэтому сохраняют низкий уровень ПОЛ в мышцах. Во время нереста они агрессивны, подвижны и раздражительны, что нашло отражение во вдвое более высокой, чем у самок, активности пероксидазы и каталазы в белых мышцах, а также каталазы в красных мышцах, $p < 0,05$.

Для морской камбалы и трески показано, что различия в энергетическом обеспечении белых мышц самцов и самок, связанные с их разной ролью в репродуктивном процессе, особенно выражены в период нереста (Овчинникова, Тимакова, 2008). Установлены половые различия в обмене адениловых нуклеотидов у обоих видов рыб: в белых мышцах самцов выше абсолютное и относительное содержание АТФ, количество адениловых нуклеотидов и величина аденилатного энергетического заряда. Например, содержание АТФ в белых мышцах самок камбал в это время было ниже, чем у самцов на 37,5 %.

В нерестовой период у рыб уровень метаболизма исключительно высок, имеет половую специфику и максимальную вариабельность показателей обмена веществ у особей разного пола, ресурсы организма мобилизуются для достижения эффективного воспроизводства потомства, процессы обеспечения пластических и энергетических нужд формирующихся гонад и половых продуктов интенсивнее протекают у самок (Шатуновский, 1980; Shulman, Love, 1999).

Использованные нами показатели являются чувствительными индикаторами физиологического состояния рыб и дают возможность проследить те изменения, которые происходят в антиоксидантном комплексе при смене стадии зрелости гонад.

Достоверные изменения величины всех исследованных показателей установлены в тканях самок камбалы при переходе их гонад в текучее состояние (VI-V), эти процессы имели тканевую специфику и чаще происходили в гонадах и жабрах самок (рис. 3). Изменение величины активности АО ферментов не имело общей картины, и было выше в тканях самок как VI-IV, так и VI-V стадиях зрелости гонад. Содержание глутатиона было значительно выше в жабрах и гонадах текучих самок, а уровень ПОЛ преобладал в печени и гонадах самок на предыдущей стадии.

У самцов в отличие от самок величина только двух показателей (содержание глутатиона и ТБК-АП) значительно изменялась при переходе их гонад в текучее состояние, $p \leq 0,05$ (рис. 4). Как и у самок, содержание глутатиона было выше у самцов с текучими половыми продуктами, но это касалось только одной ткани – белых мышц. Поскольку у самцов с нетекучими гонадами уровень ПОЛ преобладал во всех тканях, кроме жабр, можно предположить, что на этой стадии ткани самцов испытывали большую окислительную нагрузку, чем у самок, и антиоксидантно-прооксидантные процессы в них были менее сбалансированы. У самцов, находящихся на VI-V стадии зрелости гонад, содержание глутатиона повышалось в белых мышцах при одновременном уменьшении уровня ПОЛ в

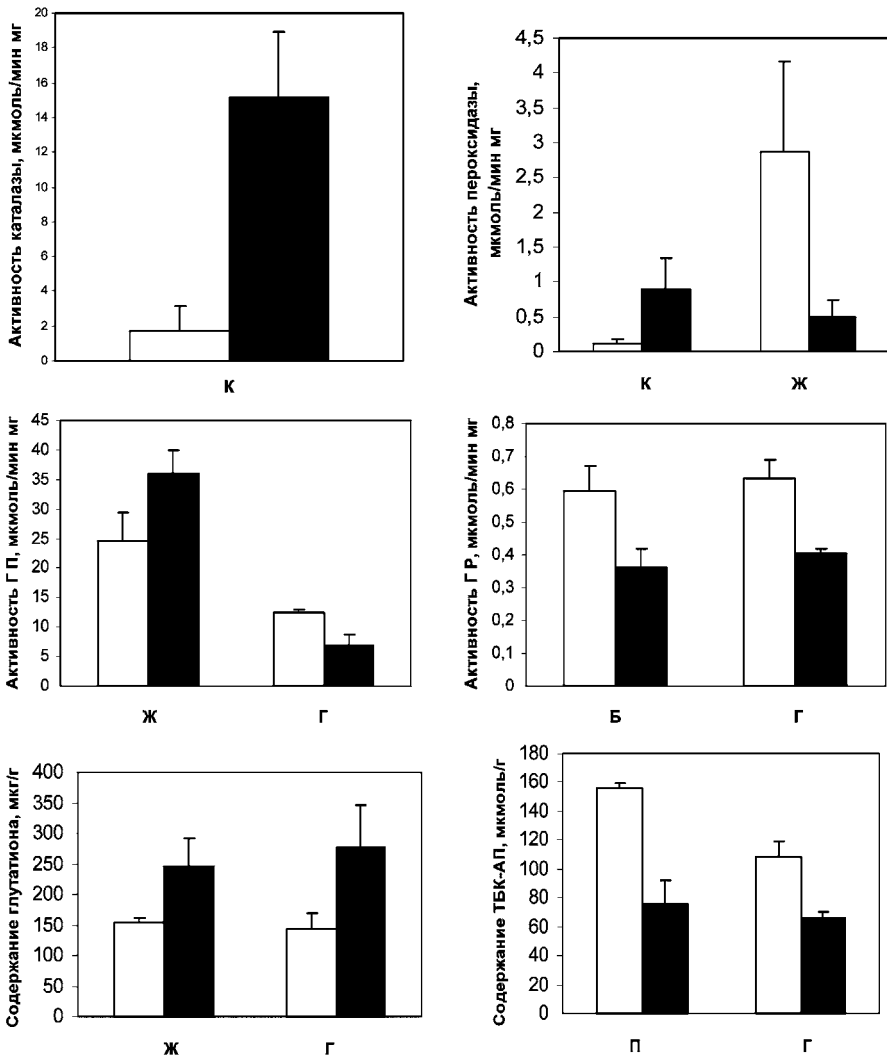


Рис. 3. Показатели АОС и ПОЛ, величина которых достоверно отличается в тканях самок камбалы калкан на стадии зрелости гонад VI-IV (светлые столбцы) и VI-V (темные столбцы). П – печень, К – красные мышцы, Б – белые мышцы, Ж – жабры, Г – гонады

этой ткани, $p < 0,05$. Такая динамика, вероятно, является следствием значительной роли глутатиона в антиоксидантной защите, так как он участвует не только в осуществлении функций связанных с ним ферментов, но и в поддержании окислительно-восстановительного баланса в клетке в целом, предотвращает избыточное окисление полиненасыщенных жирных кислот мембран.

Таким образом, в период нереста у самок калкана во многих случаях не только достоверно выше величина исследованных показателей, чем у самцов, но и перестройка в АО системе при смене стадии зрелости гонад охватывает большее число параметров и тканей.

Возможной причиной этого является отличающийся гормональный фон у самцов и самок калкана. Известно, что уровень половых гормонов резко возрастает во время созревания и снижается после нереста (Шатуновский, 1980; Shulman, Love, 1999). Общая гонадотропная активность гипофиза у самок и самцов рыб (камбалы калкан, бычка кругляка) в нерестовый период значительно раз-

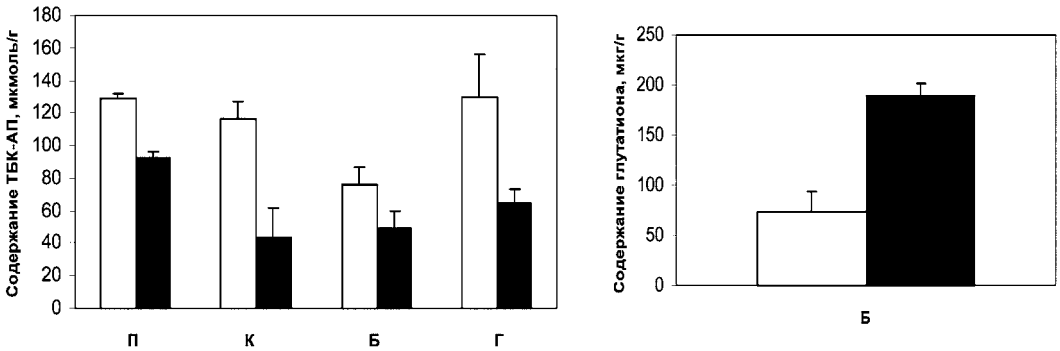


Рис. 4. Показатели АОС и ПОЛ, величина которых достоверно отличается в тканях самцов на стадии зрелости гонад VI-IV (светлые столбики) и VI-V (темные столбики). П – печень, К – красные мышцы, Б – белые мышцы, Г – гонады

личается: у самок длительное время сохраняется на довольно высоком уровне, а у самцов резко снижается с переходом гонад на VI стадию зрелости (Бурлаков, Моисеева, 2009). Имеются сведения об изменении активности лизосомальных ферментов (ДНКазы, РНКазы, β -глюкозидазы, фосфатазы и катепсина D) в тканях (мускулатура, печень, почки, селезенка, сердце, жабры, яичники, семенники) морской и озерной формы атлантического лосося на разных стадиях созревания гонад (Крупнова и др., 2000). Установлена корреляция активности пищеварительных ферментов севрюги и осетра со стадией зрелости гонад (Волкова, 2010). Однако подобные данные отсутствуют для показателей АО комплекса и ПОЛ.

На рис. 5 представлены результаты определения активности пероксидазы в тканях камбал, которых не кормили и выдерживали в аквариумах объемом 4 м³ с проточной морской водой при температуре воды такой же, как в море в этот период (16–18°C). По срокам акклимации рыб разделили на три группы, равномерно представленные особями разного пола и стадии зрелости гонад: контрольная (I), 3–4 суток (II) и 8 суток (III) содержания.

Достоверное увеличение активности пероксидазы установлено в жабрах, красных и белых мышцах рыб II-й группы, $p \leq 0,05$. На восьмые сутки активность фермента в белых мышцах и жабрах возвращалась к контрольному уровню и только в красных мышцах значительно возрастала, $p \leq 0,05$. В печени и гонадах активность пероксидазы была стабильна в течение всего эксперимента. Кратковременное голо-

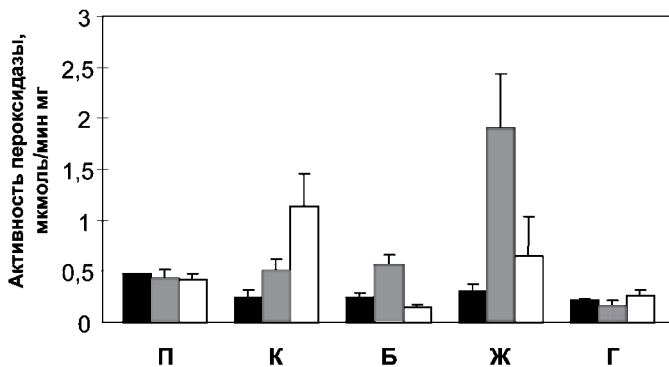


Рис. 5. Влияние кратковременного голодания на активность пероксидазы в тканях камбалы калкан. П – печень, К – красные мышцы, Б – белые мышцы, Ж – жабры, Г – гонады. Контроль – черные столбцы, 3–4 сут – серые столбцы, 8 сут – белые столбцы

дание привело к флуктуации активности фермента в некоторых тканях в пределах нормы, аналогично тем компенсаторным реакциям, что ранее нами были показаны для других параметров АО комплекса камбалы (Гостюхина, Головина, 2011).

Голодание является распространенным физиологическим состоянием рыб на протяжении годового и жизненного цикла, в том числе непосредственно в нерестовый период (Шатуновский, 1980; Shulman, Love, 1999). Рыбы, как правило, хорошо приспособлены даже к длительному голоданию, их мышцы содержат большое количество протеолитических ферментов, необходимых для мобилизации тканей тела при отсутствии пищи.

Выводы. В результате сравнительного анализа состояния антиоксидантной системы и перекисного окисления липидов в тканях самцов и самок черноморской камбалы калкан *Scophthalmus maeoticus* установлена связь исследованных параметров с физиологическим состоянием рыб – полом особи, стадией зрелости гонад, продолжительностью выдерживания в аквариуме без кормления. В целом, АО комплекс тканей самок испытывает в период нереста большую нагрузку, чем у самцов, в том числе и непосредственно при переходе гонад со стадии зрелости VI-IV на стадию VI-V. Во многих случаях величина исследованных показателей достоверно выше у самок, и перестройки в АО системе при смене стадии зрелости гонад охватывают у них большее число тканей. На примере пероксидазы показано, что кратковременное голодание приводит к флуктуации активности фермента в некоторых тканях в пределах нормы. Влияние физиологических особенностей на состояние АОС и интенсивность процессов ПОЛ в тканях рыб необходимо учитывать при использовании исследованных параметров в мониторинговых программах.

Литература

Алешко С.А., Лукьянова О.Н. Сезонные изменения некоторых параметров биотрансформации и антиоксидантной системы в печени полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* из Амурского залива Японского моря // Биология моря. – 2008. – № 2. – С. 148 – 151.

Бугаев Л.А., Левина И.Л., Войкина А.В., Федорова Е.А., Кузнецова Л.Я. Активность систем антиоксидантной защиты и детоксикации у азовской тарани (*Rutilus rutilus*) в нерестовый период // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов / Материалы III Междунар. конф. (Петрозаводск, 22 – 26 июня 2010 г.). – 2010. – С 16 – 17.

Бурлаков А.Б., Моисеева Е.Б. Изменение общей гонадотропной активности гипофизов порционно-нерестующего бычка-кругляка *Gobius melanostomus* в репродуктивном цикле // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных / Материалы II Междунар. науч. конф. – Саранск, 2009. – С. 28–30.

Волкова И.В. Особенности функционирования пищеварительной системы рыб различных трофических групп: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Астрахань, 2010. – С.44.

Высоцкая Р.У., Амелина В.С., Такшеев С.А., Ломаева Т.А. Активность ферментов у окуня и щуки под влиянием отходов горнометаллургического комбината // Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований / Материалы Всерос. конф. с междунар. участием (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008. – С. 16 – 19.

Гостюхина О.Л., Головина И.В. Особенности системы антиоксидантной защиты тканей черноморской камбалы калкан при кратковременном голодании // Доп. НАН України. – 2011. – № 4. – С. 143 – 147.

Гостюхина О.Л., Головина И.В., Вахтина Т.Б. Антиоксидантный комплекс камбалы-калкана *Psetta (Scophthalmus) maxima maeotica* (L., 1758) как индикатор физиологического состояния организма: тканевые особенности // Морск. экол. журн. – 2010. – 9, № 3. – С. 87 – 95.

Крупнова М.Ю., Немова Н.Н., Высоцкая Р.У., Сидоров В.С., Костылев Ю.В. Преднерестовое голодание атлантического лосося (семга и озерная форма) *Salmo salar* L. // Атлантический лосось: биология, охрана и воспроизводство / Тез. докл. Междунар. конф. (Петрозаводск, 4 – 8 сент., 2000). – Петрозаводск, 2000. – С. 29 – 30.

Овчинникова С.И., Тимакова Л.И. Исследование сезонных, половых и видовых особенностей биоэнергетического состояния белых мышц трески и морской камбалы // Вестник МГТУ. – 2008. – 11, № 3. – С. 432 – 437.

Руднева И.И., Скуратовская Е.Н. Половые особенности активности антиоксидантных ферментов крови некоторых прибрежных видов рыб Черного моря // Вопр. ихтиологии. – 2009. – 49, № 1. – С. 125 – 128.

Силкина Н.И., Мукряков В.Р. Особенности показателей перекисного окисления липидов у *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) и их хозяев – *Abramis brama* (L.) // Паразитология. – 2005. – 39, № 2. – С. 117 – 123.

Сяпина И. Г., Арбузова Л. Л., Жадько Е. А., Соколовский А. С. Гистоморфологические изменения в органах камбалы *Pleuronectes obscurus* из загрязненной части Амурского залива Японского моря // Биология моря. – 2000. – 26, № 4. – С. 265 – 271.

Ханайченко А.Н., Гиригосов В.Е., Ельников Д.В., Данилюк О.Н. Аномалии пигментации черноморской камбалы калкана *Psetta* (= *Scophthalmus*) *maxima maeotica* (Pleuronectiformes: Scophthalmidae) // Морск. экол. журн. – 2008. – 7, № 2. – С. 87 – 95.

Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. – М.: Наука, 1980. – С. 288.

Ferreira M., Moradas-Ferreira P., Reis-Henriques M.A. Oxidative stress biomarkers in two resident species, mullet (*Mugil cephalus*) and flounder (*Platichthys flesus*), from a polluted site in River Douro Estuary, Portugal // Aquat. Toxicol. – 2005. – 71, № 1. – P. 39 – 48.

Napierska D., Podolska M. Relationship between biomarker responses and contaminant concentration in selected tissues of flounder (*Platichthys flesus*) from the Polish coastal area of the Baltic Sea // Oceanologia. – 2008. – 50, № 3. – P. 421 – 442.

Shulman G.E., Love R.M. The Biochemical Ecology of Marine Fishes, Advances in Marine Biology. – San Diego: Acad. Press, 1999. – 36. – P. 351.

The antioxidant complex of the Black Sea turbot as indicator of physiological state of fish. I. V. Golovina, O. L. Gostyukhina. The peculiarities of antioxidant (AO) defense system and lipid peroxidation in tissues of the Black Sea turbot *Scophthalmus maeoticus* related with physiological differences of fish (sex, gonad maturity stages, duration of starvation) were compared. Activity of catalase (1.11.1.6), peroxidase (1.11.1.7), glutathione peroxidase (1.11.1.9), glutathione reductase (1.6.4.2), content of malondialdehyde (MDA) and reduced glutathione (GSH) were determined in liver, red and white muscles, gills and gonads. Antioxidant complex of females was established to have higher load during spawning period than that of males', including changing from the VI-IV stage of gonads maturity to the VI-V stage. In many cases values of investigated parameters was significantly higher in females. Reorganization of females' AO system under changing of stages of gonads maturity involves more tissues than in males. Compensatory changes of enzyme activity under short-term starvation (up to 8 days) were shown by the example of peroxidase.

Key words: Antioxidant Complex, Lipid Peroxidation, Males, Females, Spawning, Gonad Maturity Stages, the Black Sea Turbot, *Scophthalmus maeoticus*.

В.А. Рябов¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.
АКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ ДЕЛЬФИНА АФАЛИНА

Впервые акустические сигналы двух квазистационарных черноморских дельфинов афалин (*Tursiops truncatus ponticus*) зарегистрированы двухканальной системой в полосе частот до 220 кГц с динамическим диапазоном 81дБ. Благодаря этому сигналы были сопоставлены дельфинам. Показано, что дельфины наряду со «свистами» и «щелчками» продуцировали пачки взаимно когерентных импульсов (КИ) и пачки взаимно некогерентных импульсов (НИ). Форма и спектр КИ неизменны в пределах пачки, но изменяются от пачки к пачке, а форма и спектр НИ изменяются от импульса к импульсу. В связи с этим высказано предположение, что набор спектральных составляющих каждого НИ представляет собой слово разговорного языка дельфина, а пачка НИ – сентенция. Все акустические сигналы дельфина, по-видимому, бифункциональны, и используются дельфинами и для коммуникации и для ориентации как зондирующие сигналы его сонаров.

Ключевые слова: дельфин, разговорный, язык, акустика, сигнал, пачка, сонар, некогерентный, импульс, когерентный.

Китообразные – вторично водные животные, которые полностью вернулись к жизни в море. Полагают, что они произошли от мелких копытных или от плотоядных, которые питались в прибрежных водах, пока полностью не адаптировались к жизни в море, приблизительно 50 – 70 млн. лет тому назад (Kellogg, 1936; Barnes, Mitchell, 1978; Fordyce, 1980; Gingerich et al., 1983). До настоящего времени сохранились 65 видов Odontoceti, которые представляют собой хищных плотоядных млекопитающих (Leatherwood et al., 1982; Watkins, Wartzok, 1985). В процессе адаптации к водным условиям среды обитания Odontoceti претерпели экстенсивные модификации черепа, которые, по-видимому, обусловлены у них и развитием эхолокационной системы. При этом одна из наиболее ярких модификаций черепа – удлинение (Miller, 1923) в числе других причин связана с развитием нового периферического отдела слуха (нового наружного уха) в нижней челюсти (Ryabov, 2003, 2004, 2007, 2008a, 2008b, 2010, 2014b, Рябов, 2014b), а сближение левой и правой половин нижней челюсти в области подбородочных каналов вызвано оптимизацией размеров апертуры и базы нового наружного уха.

Перемещение регуляторных функций от подкорковых узлов в кору головного мозга у дельфинов произошло относительно быстро, и уже 15 – 25 млн лет назад вес их головного мозга превзошел вес мозга человека (1400 г). Средний вес мозга бутылконосых дельфинов – 1587 г, он сложнее и имеет большее количество извилин, чем мозг человека (Ridgway, 1986). Но, несмотря на то, что различные эксперименты с дельфинами ведутся с середины прошлого века, вопрос о необходимости такого большого мозга и о наличии у дельфинов высших форм сознания и высоко развитого языка общения пока дискутируется.

В то же время достигнуты определенные успехи в изучении акустических сигналов дельфинов. Акустические сигналы зубатых китов разнообразны и яв-

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

ляются основным средством необходимым им для осуществления сложного согласованного социального поведения и получения информации об окружающей среде. Следует специально отметить, что в условиях недостаточной видимости сигналы становятся единственным сенсорным посредником животных. Эти сигналы разделены на три основных класса – последовательности стереотипных «щелчков», пачки широкополосных импульсов и «свисты».

Эхолокационные «щелчки» бутылконосых дельфинов очень короткие, длительностью около 50 мкс (Ау, 1993), поэтому широкополосны, охватывают частоты 2–200 кГц с максимумом энергии на частотах около 120–130 кГц. Пиковый уровень звукового давления (УЗД) «щелчков» изменяется в широком диапазоне, от 150 до 230 дБ относительно 1 мкПа на расстоянии 1 м (Ау, 1993). Типичная последовательность эхолокационных «щелчков» начинается с низких УЗД, которые возрастают до определенного высокого уровня, и в конце, уменьшаются. Как правило, дельфин излучает «щелчок», принимает его отражение от подводного объекта (эхосигнал) и затем излучает следующий «щелчок», с некоторой задержкой, 15–45 мс. Предполагается, что эта задержка нужна для обработки эхосигнала в слухе дельфина. В связи с этим величина межимпульсных интервалов между «щелчками» поддерживается на уровне несколько большем времени двойного пути звука до цели, т.е. она определяется дальностью цели и возрастает с дальностью. Типичные межимпульсные интервалы в последовательностях эхолокационных «щелчков» 10–300 мс. Эти сигналы излучаются в ростральном направлении с шириной характеристики направленности (ХН) в вертикальной и горизонтальной плоскостях около 10–12°, по уровню –3 дБ (Ау, 1993). В литературе эти сигналы описаны в основном в контексте эхолокационного поведения животных.

Большинство видов дельфинов продуцируют два типа звуков, которые рассматриваются как коммуникационные в их социальных взаимоотношениях, – пачки широкополосных импульсов и «свисты» (Herzan, Tavolga, 1980). Несколько видов дельфинов не продуцируют «свисты», и, возможно, общаются импульсными звуками (Dawson, 1991).

Пачки импульсов состоят из последовательности широкополосных импульсов, похожих на эхолокационные щелчки (Lammers et al., 2003a), но в отличие от них, имеют очень малые (0,5–10 мс) межимпульсные интервалы и существенно меньшие УЗД. Следует отметить, что импульсные сигналы дельфинов имеют высокую частоту следования, изменение которой человек хорошо слышит, поэтому они качественно описываются в литературе с использованием таких терминов, как «жужжание», «скрип», «стоны», «хлопки», «лай», «визг», «свист», и т.д. (Caldwell, Caldwell, 1967; Herzing, 1996). И хотя предположение об использовании пачек импульсов дельфинами для коммуникации обсуждается с 1960-х годов (Caldwell, Caldwell, 1967; Dawson, 1991), их наличие и функциональное назначение до сих пор не понятно. В связи с тем, что они регистрируются во время высокой социальной активности и на малых расстояниях (2–14 м) от дельфинов (Lammers et al., 2003a), а межимпульсные интервалы у них короче времени обработки обычно связанного с эхолокацией (15–45 мс), было сделано предположение, что они играют роль в коммуникации дельфинов. Следует отметить, что в связи с техническими ограничениями, подавляющее большинство этих работ было выполнено в полосе частот до 20 кГц (Caldwell, Caldwell, 1967 и др.) и за редким исключением – до 200 кГц, в работах зарубежных авторов (Dawson 1991; Lammers et al., 2003a).

Многие виды дельфинов продуцируют продолжительные частотно-модулированные (ЧМ) акустические сигналы, содержащие большое количество гар-

моник, в целом число кратных фундаментальной частоте. Человек слышит эти сигналы как свист, поэтому их стали называть «свистами». Длительность «свистов» может быть от десятых долей секунды до нескольких секунд. Дельфины могут продуцировать «свисты» одновременно с пачками импульсов и «щелчками» (Cranford, 2000). В связи с тем, что большая часть спектра фундаментальной частоты «свистов» попадает в диапазон частот до 20 кГц, в подавляющем большинстве работ они регистрировались с помощью обычной звукозаписывающей техники, т.е. только до 20 кГц, поэтому обсуждались со всеми вытекающими отсюда недостатками.

Большинство видов дельфинов, которые продуцируют «свисты», являются стайными животными и живут большими группами, поэтому было высказано предположение, что «свисты» играют важную роль для социальных коммуникаций животных (Janik, 2000). Как «свисты» могут быть использованы для коммуникации – тема, наиболее дискутируемая в литературе. В современных исследованиях показано, что фундаментальная частота большинства «свистов» охватывает диапазон частот 2–35 кГц, а гармоник – до 100 кГц (Lammers et al., 2003a; Rasmussen, Miller, 2002). Однако до настоящего времени не понятна также необходимость и функциональное назначение гармоник «свиста», являющихся его неотъемлемой составляющей. Большой репертуар контекстно-специфических «свистов», которые изменяются в соответствии с ситуацией или активностью животных, был описан и обсуждается (Lilly, 1963; Dreer, Evans, 1964). Характеристики «свистов» могут существенно изменяться от «свиста» к «свисту». В то же время при наблюдении за животными в бассейне авторы (Caldwell, Caldwell, 1967) впервые отметили, что дельфины излучали индивидуально различные, но по некоторым характеристикам стереотипные, «свисты-автографы». Гипотеза о «свистах-автографах» предполагает, что дельфины используют эти сигналы для оповещения о своей личности и положении в пространстве другим членам социальной группы (Caldwell et al., 1990). Эта гипотеза нашла поддержку среди многочисленных работ (Caldwell et al., 1990; Herzing, 1996; Janik, 2000 и др.). Замечено также, что дельфины могут имитировать «свисты-автографы» других дельфинов группы (Caldwell et al., 1990).

В связи с тем, что гармоники являются неотъемлемой составляющей «свиста», предложена гипотеза о том, что эта особенность сигнала может служить также и признаком, позволяющим слушающим животным определять ориентацию и направление движения сигнализирующего дельфина (Lammers, Au, 2003b).

Было также высказано предположение, о том, что «свисты» служат для установления связи, координации действий и поддержания сплоченности между рассеянными животными в группе (Janik, 2000). Исходя из максимального УЗД «свиста», чувствительности слуха дельфина, уровня окружающих шумов и затухания звука с расстоянием, было рассчитано максимальное расстояние, на котором дельфины могут устанавливать связь с использованием «свистовых» сигналов, – около 10,5 км (Rasmussen et al., 2006).

Материал обзора указывает на большой интерес исследователей к изучению акустических сигналов дельфинов. В то же время только эхолокационные «щелчки» исследованы наиболее полно, в полосе частот до 200 кГц, при известном положении дельфина относительно регистрирующего гидрофона. Подавляющее большинство исследований пачек акустических импульсов и «свистов» дельфинов регистрировалось и описано в основном в полосе частот до 20 кГц, хотя все эти сигналы существенно более широкополосные. Кроме того, акустиче-

ские сигналы записывались оборудованием с недостаточным динамическим диапазоном, в основном у свободно плавающих животных, без контроля положения животных относительно гидрофона, не учитывался импульсный характер звуков. Следовательно, сигналы были зарегистрированы с неизбежными частотными, амплитудными и нелинейными искажениями. Вместе с тем, при регистрации сигналов одноканальной системой в группе дельфинов, невозможно сопоставление сигналов и животных.

Поэтому для решения проблем регистрации и интерпретации функций сигналов дельфинов, в настоящем эксперименте, впервые разработана и использована методика двухканальной записи сигналов двух квазистационарных дельфинов. Во время записи сигналов дельфины чувствовали себя естественно и свободно обменивались различными типами сигналов, по-видимому, даже не подозревая, что их в это время записывали. Цель работы – изучить характеристики и интерпретировать функции акустических сигналов черноморских дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus ponticus*) в свете теории сигналов и эхолокации. Конкретные задачи работы – запись и последующий анализ сигналов, продуцируемых двумя дельфинами одного вида с помощью двухканальной системы записи в условиях закрытого бассейна, в полосе частот 0,1 – 220 кГц.

Материал и методы. Эксперименты выполнялись на двух взрослых черноморских бутылконосых дельфинах вида афалина (*Tursiops truncatus ponticus*) с кличками «Яша» (самец) и «Яна» (самка), в закрытом бетонном бассейне размерами 27 × 9,5 × 4,5 м Карадагской научной станции. Дельфины находятся в бассейне около 20 лет, обладают нормальным слухом.

Эксперимент (рис. 1) выполнялся без специальной дрессировки и без пищевого подкрепления дельфинов. Для записи акустических сигналов дельфинов

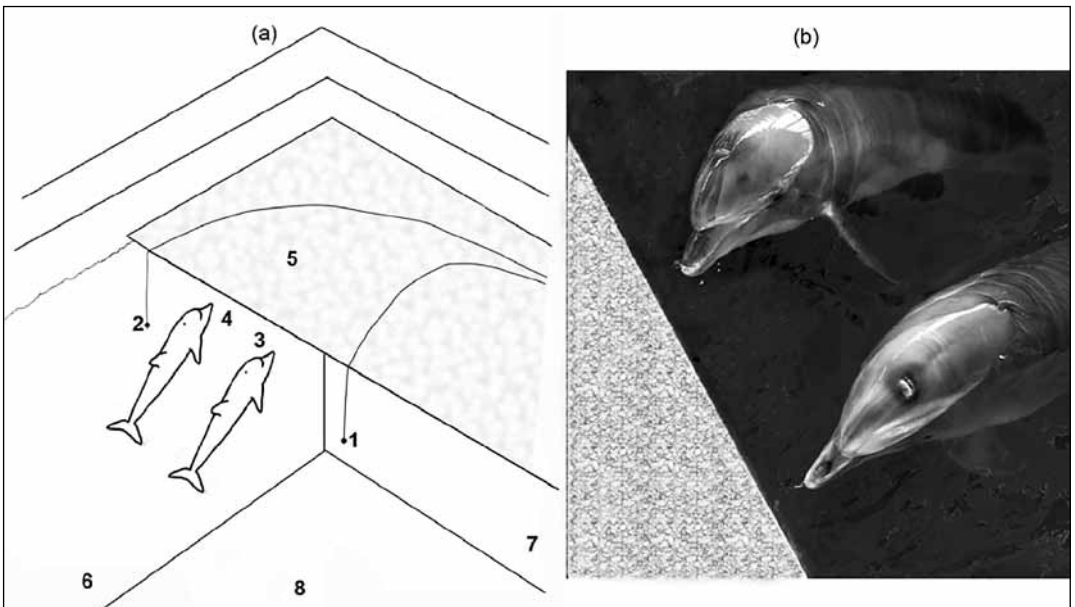


Рис. 1. Конфигурация эксперимента. (а) 1 и 2 – гидрофоны первого (I) и второго (II) канала, соответственно, расположены на расстоянии 3,5 м друг от друга и глубине 1 м. 3, 4 – дельфины Яна и Яша, соответственно. Расстояние между дельфинами около 1 м. 5 – мостки, расположены на 0,1 м выше уровня воды. 6, 7 и 8 – длинная, короткая стенки и дно бассейна, соответственно. Расстояние между гидрофоном (2) и стенкой (6) 0,45 м. Расстояние от гидрофонов (1, 2) до стенки (7) 3 м. Уровень воды в бассейне 4 м. (б) Фотография квазистационарного положения дельфинов во время записи звуков

использованы промежутки времени, когда они сами по привычке подходили к мосткам и держались у поверхности воды почти без движения (рис.1, b), квазистационарно. Сигналы записаны двухканальной системой записи, которая фиксирует момент времени прихода каждого сигнала на гидрофон своего канала.

Принадлежность продуцирования каждого сигнала каждому конкретному дельфину и сопоставление интересующих нас отражений этих сигналов от границ бассейна (стенки, дно, поверхность воды) выполнены во время анализа двухканальной записи. Для этого учтены: межканальная разница моментов времени фиксации каждого сигнала и межканальная разность амплитуд звукового давления данного сигнала на гидрофонах I и II канала, а также известные расстояния между дельфинами, гидрофонами и границами бассейна. Расстояние между гидрофонами I и II канала (база 3,5 м) было выбрано таким, чтобы получить необходимую для последующего анализа межканальную разницу в амплитудах и временах прихода каждого сигнала на гидрофоны и в то же время расположить их в дальнем акустическом поле дельфина (приблизительно 1,5 м). В то же время, гидрофоны погружены на глубину 1 м чтобы, по возможности, уменьшить вероятность экранирования сигналов идущих в направлении дальних от каждого животного гидрофонов телом другого животного. Кроме того, для оценки влияния на записываемые сигналы реверберации бассейна гидрофоны были расположены таким образом, чтобы один из них находился близко у стенки бассейна (2), а другой – посредине бассейна (1) (рис. 1, а).

Гидрофоны (1 и 2) сферические, диаметром 14 мм, изготовлены из пьезокерамики, имеют калиброванную чувствительность $-203,5$ и -206 дБ относительно 1 В/мкПа, или 66,5 и 50 мкВ/Па, соответственно. Частотная характеристика гидрофонов имела неравномерность ± 3 дБ до частот около 160 кГц и ± 10 дБ до частот около 220 кГц. Каждый канал записи сигналов состоял из гидрофона, фильтра верхних частот (0,1 кГц), усилителя напряжения (40 дБ) и одного из каналов многоканального 14-разрядного аналого-цифрового преобразователя (АЦП) USB – 3000. Оцифрованные сигналы дельфинов с АЦП непрерывно записывались на жесткий диск ноутбука через интерфейс USB 2.0. Динамический диапазон АЦП составлял 81 дБ, частота дискретизации каждого канала АЦП составляла 1 МГц. Частотная характеристика АЦП каждого канала при данной частоте дискретизации была ровной до 160 кГц и плавно спадала до -3 дБ на частоте 200 кГц. Запись и обработка сигналов осуществлялись пакетами программ – PowerGraph 3.3.8 и Adobe Audition 3.0. Спектры сигналов (рис. 2) рассчитаны с использованием БПФ на 4096 точек с весовой функцией Хэмминга, и БПФ на 1024 точки – для остальных рисунков. Для статистической обработки выполнено несколько десятков записей сигналов, которые дельфины свободно продуцировали по своему желанию. Для анализа и обсуждения выбрана одна из наиболее характерных записей (рис. 2) продолжительностью 34 секунды. Во время записи сигналов в бассейне других животных не было.

Результаты. Временная зависимость всех звуков, которыми дельфины обменивались на протяжении 34 секунд записи, и сонограмма области со «свистами» с 3,5 по 13 секунды показана на рис. 2. Дельфины излучали импульсные звуки пачками с временными интервалами между пачками во много раз больше межимпульсных интервалов. Длительность импульсов в пачках изменялась от 80 до 600 мкс. Последовательность пачек обозначена цифрами (1–10). Форма каждого импульса сложная, изменялась от импульса к импульсу в каждой пачке, поэтому спектр каждого импульса также изменялся от импульса к импульсу

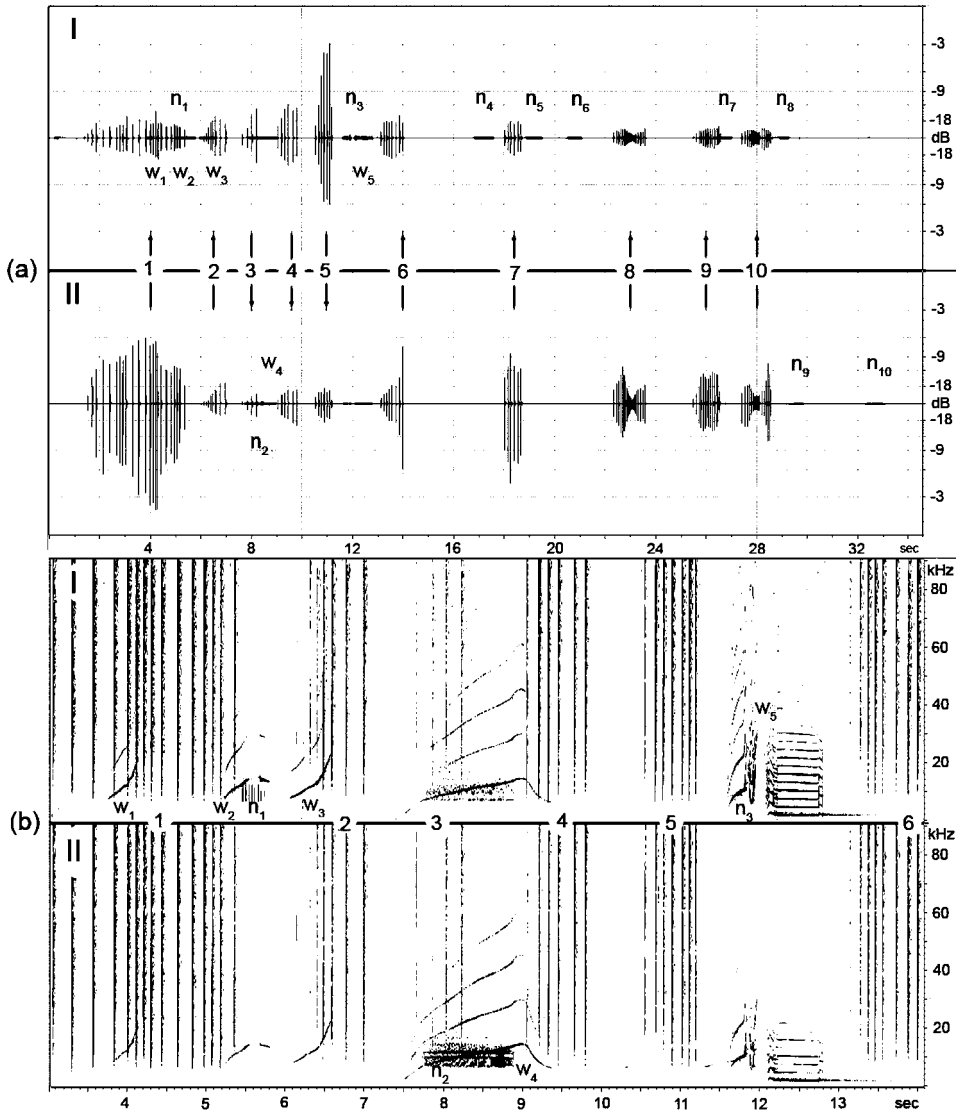


Рис. 2. Временная зависимость (а) сигналов дельфинов и сонограмма области «свистовых» сигналов (б). По осям абсцисс – амплитуда звукового давления сигналов относительно 350 Па и частота, соответственно. Цифры – последовательность пачек НИ. Стрелки – направление передачи сообщения в пределах пачки НИ. w_n и n_n – локализация n -го «свиста» и n -ой пачки КИ, соответственно. I и II – первый и второй каналы, соответственно

(рис. 3, а). Эти сигналы были классифицированы мной в свете теории сигналов и эхолокации как взаимно некогерентные импульсы (НИ) (Ryabov, 2011; 2014a; Рябов, 2014a). Амплитудный спектр НИ имел много максимумов и минимумов и перекрывал весь диапазон слуха дельфина, от 6–15 до 160–200 кГц. Однако учитывая, что слуховые пороги афалины начинают существенно возрастать на частотах выше 135 кГц, сонограммы сигналов (рис. 3, б и 5, б) показаны только до 160 кГц. Амплитуда звукового давления НИ (рис. 2) изменялась от 15 до 330 Па. Пачки НИ содержали от 4 до 27 импульсов. Межимпульсные интервалы между НИ находились в диапазоне от 19 до 300 мс (табл. 1). Стрелки возле цифр, обозначающих номер каждой пачки НИ, указывают направление передаче сообще-

ния от Яши к Яне или наоборот (рис. 2, а). Продуценты НИ были определены с учетом межканальных различий временных задержек каждого импульса, измененных при растяжении временного масштаба.

Кроме пачек НИ были записаны также пачки импульсов, форма и спектр которых неизменны в границах пачки, но существенно различаются от пачки к пачке (рис. 3б, 4), поэтому в свете теории сигналов и эхолокации были классифицированы мной как пачки взаимно когерентных импульсов (КИ) (Ryabov, 2011; 2014а; Рябов, 2014а). Амплитуда звукового давления КИ не превышала 3–5 Па, т.е. почти на два порядка меньше амплитуды НИ (рис. 3). На рис. 2 они заметны с трудом, поэтому продуцент КИ обозначен условным знаком n_n (где n – порядковый номер сигнала) в месте локализации сигнала, соответственно. Форма этих импульсов сложная, поэтому спектр КИ занимал область частот от 7–10 до 22–100 кГц, и имел много максимумов и минимумов. Иными словами встречаются пачки относительно узкополосных и более широкополосных импульсов. Длительность КИ 350–650 мкс. Величина межимпульсных интервалов между КИ всегда изменялась, как правило, плавно уменьшаясь от начала к концу пачки и редко наоборот (рис. 4, а). Относительное изменение межимпульсных интервалов в пачке составляло от 1,1 до 5,6 и не зависило от длительности пачки. Межимпульсные интервалы находились в диапазоне от 41 до 1 мс. Пачки КИ насчитывали от 20 до 611 импульсов (табл. 2). Характеристики каждой последующей пачки КИ кардинально отличались от предыдущей.

Табл. 1. Основные характеристики НИ

Номер пачки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число импульсов в пачке	23	8	4	6	7	8	6	27	14	19
Межимпульсные интервалы (мс)	90–300	80–230	180–240	160–212	89–136	87–181	95–170	19–126	68–112	31–138
Длительность пачки (мс)	3850	860	580	770	620	890	620	1250	1100	1120

всего 122 импульса

Табл. 2. Основные характеристики КИ

Номер пачки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число импульсов в пачке	24	611	20	86	73	56	119	72	202	104
Межимпульсные интервалы (мс)*	8,5–6	2–1,8	1–2,5	28–5	13–5	19–6,5	41–13,5	15–4	9,5–3,8	29,5–5,7
Относительное изменение межимпульсных интервалов	1.4	1.1	2.5	5.6	2.6	2.9	3	3.7	2.5	5.2
Длительность пачки (мс)	300	1100	40	850	820	505	670	410	758	822

всего 1465 импульсов

* Первая цифра в строке «межимпульсные интервалы» обозначает величину межимпульсного интервала в начале пачки – вторая в конце

Дельфины продуцировали пять частотно-модулированных (ЧМ) «свистов» с гармониками до 100 кГц (рис. 2, б). Продуцент «свистов» обозначен условным знаком w_n (где n – порядковый номер «свиста») в месте локализации «свиста», соответственно. Фундаментальная частота «свистов» изменялась в диапазоне 8–21, 8–16, 8–22, 3–16 и 2,8–28 кГц, а число гармоник на гидрофоне, ближнем к «свистающему» дельфину, составляло 1, 3, 2, 4 и около 20, с первого по пятый «свист», соответственно. У первых трех «свистов» на дальнем гидрофоне от «свистающего» дельфина гармоника отсутствовали, у четвертого их количество было таким же, у пятого «свиста» – около 7 гармоник.

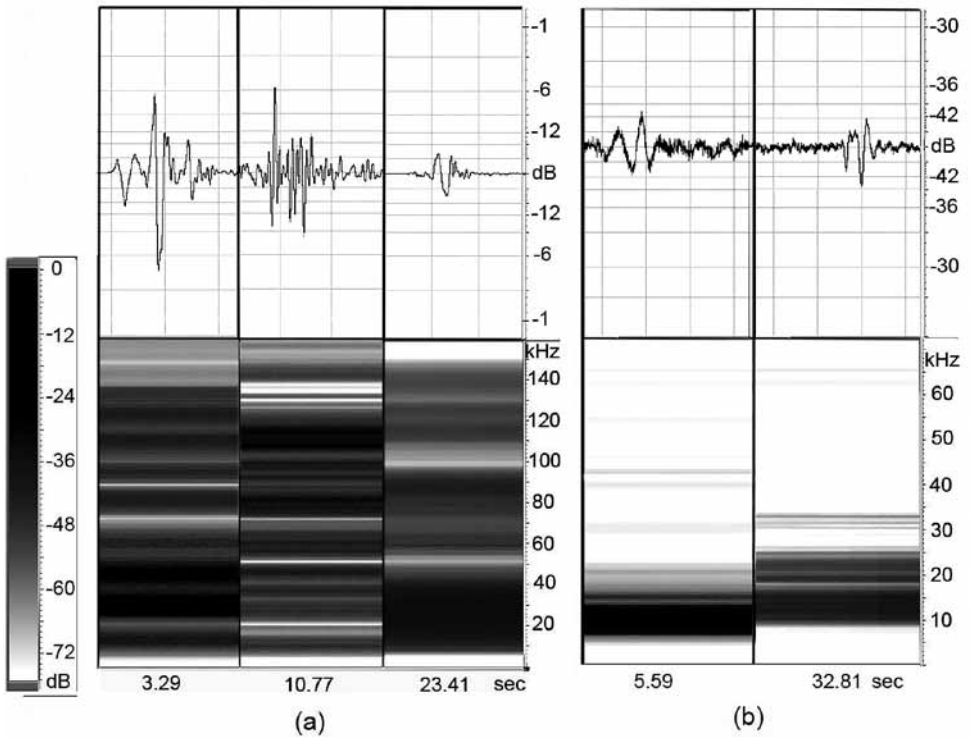


Рис. 3. Некогерентные (а) и когерентные (б) импульсы дельфинов во временной (вверху) и частотной (внизу) областях. По оси абсцисс – положение импульса на временной оси (рис. 2, а), по оси ординат – амплитуда звукового давления в дБ относительно 350 Па, относительные амплитуды составляющих сонограммы в дБ и частота в кГц, соответственно. Временной масштаб импульса продуцированного на 32 с – 200 мкс/дел, остальные – 100 мкс/деление

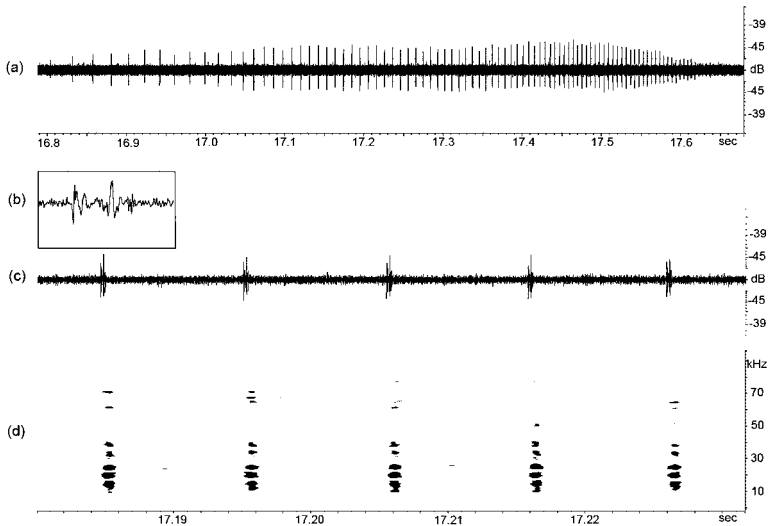


Рис. 4. Изменение межимпульсных интервалов на протяжении пачки когерентных импульсов p_{31} (рис. 2), продуцированных дельфином Яна с 16,8 по 17,6 с (а). Когерентные импульсы с 17,185 по 17,23 с во временной (с) и спектральной (d) области. Форма когерентного импульса (b) при растяжении до 200 мкс/д. По оси абсцисс положение импульса на временной оси (рис. 2, а). По оси ординат – амплитуда звукового давления в дБ относительно 350 Па и частота в кГц, соответственно. Масштаб относительных амплитуд составляющих сонограммы как на рис. 3

В связи с тем, что уровень звукового давления «свистов» и КИ небольшой, их отражения от стенок и дна бассейна, по-видимому, маскируются шумами и не видны на рис. 2. В то же время хорошо видны отражения НИ как во временной, так и в частотной областях, рис. 5. В связи с тем, что положение дельфинов относительно гидрофонов и границ бассейна было квазистационарным, расположение отражений каждого сигнала во временной и частотной областях примерно одинаково для всех сигналов рассматриваемого фрагмента записи. В качестве примера на рис. 5 показано расположение отражений от границ бассейна НИ, продуцированного Яной на 10,88 секунде.

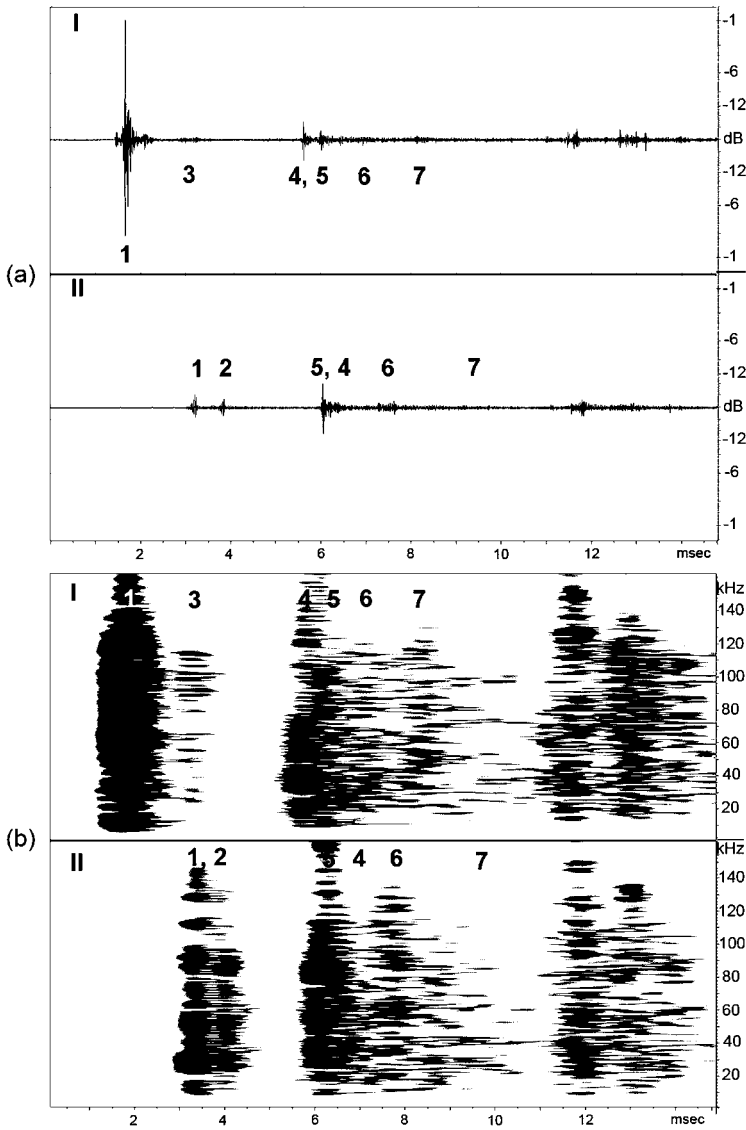


Рис. 5. НИ, продуцированный Яной на 10,88 с (рис.2), и его отражения от границ бассейна во временной (а) и частотной (б) областях. 1 – НИ; 2 – эхо от стенки (6, рис.1); 3 – эхо от дельфина Яша; 4 – эхо от стенки (7, рис.1); 5 – эхо от дна (8, рис.1); 6 – эхо – дно – поверхность воды; 7 – эхо от стенки противоположной стенке (6, рис.1); По оси абсцисс – время в мс. По оси ординат – амплитуда звукового давления в дБ относительно 277 Па, и частота в кГц, соответственно. Масштаб относительных амплитуд составляющих сонограммы как на рис. 3

Обсуждение. Дельфины специально не обучались продуцировать звуки в этом эксперименте. Кроме того, их положение у поверхности воды без движений (рис. 1) говорило стороннему наблюдателю, скорее, о том, что они дремали, незначительно смещаясь. Однако после включения двухканальной системы записи оказалось, что дельфины в это время активно обменивались акустическими сигналами, используя весь арсенал сигналов (рис. 2). Следовательно, после 20-летнего совместного пребывания в закрытом бассейне им еще было о чем сказать друг другу!

Во время этой записи дельфины не излучали зондирующие импульсы («щелчки») сонара с ростральной направленностью излучения и приема (Au, 1993), возможно, в этом не было необходимости, поэтому их лобно-жировые выступы находились над водой. Хотя во время других записей, когда дельфины были под водой, у них были зарегистрированы последовательности стереотипных зондирующих «щелчков» с максимумом спектра около 115 кГц (рис.6).

Интересно, что «щелчки» дельфина, с точки зрения теории сигналов, являются ультракороткими сверхширокополосными когерентными импульсами. Форма этих сигналов описывается первой производной от кривой нормального распределения Гаусса, а база минимальная, $B \approx 1$. Хотелось бы специально отметить, что форма «щелчков» дельфина отличается от формы ультракороткого импульса лишь наличием хвоста (рис. 6), который создает осцилляции спектра импульса. Однако в литературе часто встречается изображение «щелчков» бутылконосого дельфина с обратной фазой, что, по-видимому, объясняется некорректным (противофазным) подключением авторами приемного гидрофона.

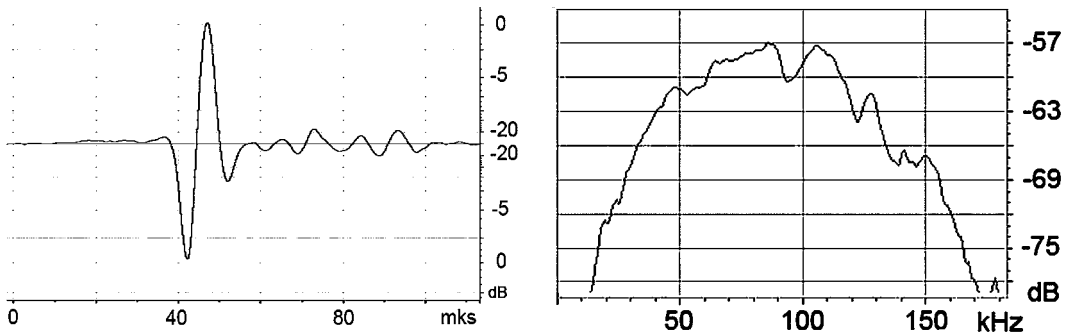


Рис. 6. Форма и спектр «щелчка» дельфина. Длительность импульса 9 и 12 мкс по уровням -6 и -20 дБ. Ширина спектра 90 и 153 кГц по уровням -6 и -20 дБ

Амплитуда звукового давления и КИ и НИ была, по меньшей мере, на один – два порядка меньше амплитуды «щелчков» сонара. Кроме того, каждый тип импульсов имел характерную, легко различимую форму.

Все записанные в широкой полосе частот акустические сигналы (рис. 2 – 4), по-видимому, представляют собой сигналы рассмотренные в работах (Lilly, Miller, 1961; Coldwell, Coldwell, 1967; Tyack, 1976; Herman, Tavolga, 1980; Popper, 1980; Brownlee, 1983; Dawson, 1991; Herzing, 1996; Rasmussen, Miller 2002). Однако в цитируемых работах сигналы были изучены только в области частот до 20 кГц, поэтому трудно сопоставить полученные результаты (рис. 2 – 4) с литературными данными. В то же время записанные сигналы (рис. 2 – 4) содержат слишком мало энергии в области слышимых человеком частот, и при воспроизведении записи можно с трудом услышать только частоту следования сигналов. Поэтому классифицировать их на слух, как «кряк», «скрип», «визг», «лай» и т.д.

(Herman, Tavorga, 1980; McCellan, Small, 1965) оказалось практически невозможно. В связи с этим, по-видимому, необходимо согласиться с мнением, высказанным в работе (Lammers et al., 2003a), и пересмотреть классификацию сигналов дельфинов с учетом их физических характеристик. В настоящей работе сигналы дельфина описаны только с точки зрения их физических характеристик, в свете теории сигналов и эхолокации.

Всего за 34 секунды дельфины продуцировали 10 пачек НИ, содержащих 122 импульса, 10 пачек КИ, содержащих 1465 импульсов, и 5 «свистовых» сигналов. Все записанные «свисты» (рис. 2) содержали гармоники, количество которых было больше на ближнем к «свистевшему» дельфину гидрофоне. В общем, и формы контуров фундаментальной частоты записанных «свистов» и число гармоник характерны для этих животных (Lilly, 1963; Dreher, Evans, 1964; Caldwell et al., 1990; Janik, 2000; Rasmussen et al., 2006).

Характеристики пачек КИ (рис. 3, табл. 2) практически полностью совпадают с таковыми, зарегистрированными в естественных условиях у свободно плавающих гавайских (длиннорылый продельфин, *Stenella longirostris*) и атлантических (продельфин стенелла, *Stenella frontalis*) дельфинов (Lammers et al., 2003a; 2006). Более того, дельфины Яна и Яша (рис. 2 – 4 и табл. 2) целенаправленно плавно изменяли величину межимпульсных интервалов в каждой пачке и в разной степени. Чаще всего они уменьшали межимпульсные интервалы и редко их увеличивали. Относительные изменения составляли от 1,1 до 5,6. Дельфины в каждом конкретном случае использовали нужное количество импульсов (от 20 до 611) с нужными межимпульсными интервалами (от 41 до 1 мс). Кроме того, дельфины использовали в каждой пачке импульсы нужной им формы с соответствующим спектром. Спектр КИ, также как и у гавайских (длиннорылый продельфин, *Stenella longirostris*) и атлантических дельфинов (продельфин стенелла, *Stenella frontalis*), имел максимум в области частот 10 – 40 кГц, мог занимать полосу частот до 100 кГц и имел много экстремумов. Максимумы и минимумы спектра в каждой пачке имели отличное положение, и, как и форма импульсов, практически не изменялись. Так же как и в работе (Lammers et al., 2003a), основная энергия КИ сосредоточена на частотах выше 7 – 10 кГц, и встречались пачки относительно узкополосных и более широкополосных импульсов. Следовательно, черноморские афалины продуцируют и используют пачки КИ (рис. 2, 3) так же, как и гавайские и атлантические дельфины (Lammers et al., 2003a; 2006).

Сигналы разного типа каждый дельфин мог продуцировать одновременно (рис. 2). Причем Яна одновременно излучала как КИ и «свист» с 5,4 по 5,8 с и с 11,9 по 11,95 с, так и НИ и КИ с 26,26 по 27 с. Яша продуцировал одновременно НИ, КИ и «свист» с 7,6 по 9 с. Эти факты свидетельствуют в пользу того, что каждый тип импульсов излучался независимо своим органом. Следовательно, с учетом «щелчков» сонара (Ац, 1993) у дельфина, по-видимому, должно быть не менее четырех органов для независимого продуцирования акустических сигналов различных типов.

Анализ многочисленных акустических сигналов, зарегистрированных в эксперименте, показал, что дельфины продуцировали пачки НИ по очереди (рис. 2), не перебивая друг друга, т.е. каждый из дельфинов прежде чем продуцировать пачку НИ, похоже, выслушивал НИ другого дельфина. По существу такой обмен НИ напоминает разговор между двумя людьми.

Во время эксперимента в бассейне не было других животных, дельфинов никто не принуждал продуцировать какие бы то ни было звуки и они не получали пищевого подкрепления, поэтому можно полагать, что все продуцируемые

ими звуки были предназначены либо для общения друг с другом, либо для ориентации в бассейне (чтобы ощущать свое перемещение относительно другого дельфина, мостков, стенок и дна бассейна, и, возможно, для того, чтобы мониторить пространство бассейна на расстояниях больше прозрачности воды, >5м). Проанализируем в какой степени каждый тип записанных сигналов может быть использован дельфином для коммуникации и ориентации.

Каждый НИ, продуцируемый дельфинами отличается друг от друга формой – во временной области и набором спектральных составляющих – в частотной. В связи с этим можно предположить, что каждый НИ представляет собой фонему либо слово разговорного языка дельфина, тогда пачка импульсов – слово либо предложение, соответственно. Для выяснения роли НИ были проанализированы форма и спектр 50 НИ (Ryabov, 2012). Сонограмма НИ охватывает частоты до 200 – 250 кГц, но энергия составляющих спектров импульсов начинает быстро спадать на частотах ниже 10 и выше 140 кГц. Форма каждого импульса сложная, изменялась от импульса к импульсу в каждой пачке. Поэтому спектр каждого НИ изменялся от импульса к импульсу. Количество экстремумов в спектрах НИ отличающихся по уровню больше чем на 3дБ составляет около 20 – 30. Однако одинаковых импульсов среди них не выявлено. Это наводит на мысль, что, скорее всего, каждый НИ представляет собой слово разговорного языка дельфина, а пачка импульсов – предложение.

Для лучшего понимания, сравним речь человека и дельфина. Спектр речи человека охватывает почти всю область частот его слуха, но для нормальной разборчивости речи человека достаточно области частот 0,3 – 3 кГц. Известно, что каждое слово в языке человека создано различным размещением (с повторением) нескольких разных и произносимых слитно фонем. Фонемы образованы звуками соответствующих спектральных составляющих. Из конечного числа фонем (например, около 40 в русском языке) может быть создано практически бесконечное число слов. Вместе с тем фонемы увеличивают длительность слова, что, по-видимому, улучшает разборчивость речи.

Однако, речь дельфина имеет ряд принципиальных отличий от речи человека. Спектр каждого НИ (т.е. слова дельфина) занимает всю область частот слуха дельфина, от 6 – 15 до 160 кГц. Частоты приблизительно ниже 6 – 15 кГц, по-видимому, исключены из речи дельфина специально, чтобы улучшить помехозащищенность речи, так как на частотах приблизительно ниже 10 кГц абсолютные слуховые пороги слуха дельфина и уровень окружающего шума начинают быстро возрастать. Можно полагать, что дельфин каждое слово создает сочетанием (с повторением) соответствующих спектральных экстремумов в полосе частот большей почти в 40 раз (т.е. сочетанием нескольких экстремумов спектра, отличающихся по частоте и по уровню). Следовательно, спектральные экстремумы слова в разговорном языке дельфина играют роль фонем речи человека. Но в отличие от человека, дельфин произносит все фонемы одного слова одновременно. Поэтому длительность его слова всего 80 – 600 мкс, а средняя длительность слова дельфина, около 250 мкс, что на 2 – 3 порядка меньше длительности фонемы речи человека. В то же время столь короткая длительность слова определяет высокую разрешающую способность речи дельфина по времени и, главное, в пространстве (около 37 мс). Этому же способствует относительно большой интервал (около 100 мс) между НИ. С другой стороны, этот результат указывает на то, что слух дельфина может анализировать акустические импульсы сложной формы, по крайней мере, на 2 – 3 порядка меньшей длительности, чем слух человека.

Оценим в какой степени разговорный язык дельфина обладает основными конструктивными особенностями, разработанными Хоккетом (Hockett, 1960) для языка человека. Будем их рассматривать в порядке, разработанном Хоккетом.

Первые шесть свойств, (вокально-слуховой канал, широкополосное излучение и направленный прием, быстрое затухание, чередуемость, обратная связь, специализированность), очевидно, присущи языку дельфина и, по-видимому, не требуют специального обсуждения. Представляет интерес прокомментировать оставшиеся свойства, которые в большей степени определяются интеллектом и уровнем сознания животного.

7. Семантическая. Было показано экспериментально (Herman et al., 1984; Herman, 1986), что дельфин понимает новые команды, поданные внутри искусственной жестовой или звуковой языковой системы использующей сентенции длительностью в пять слов, интерпретация которых требует обработки и семантических и синтаксических правил языка. Это, по-видимому, является косвенным подтверждением того, что и в естественном разговорном языке дельфина некоторому абстрактному звуку может быть присвоено определенное значение.

8. Произвольность. Концептуальное обучение внутри искусственных жестовой или звуковой языковых систем, внутри нескольких парадигм, включающих обучение распознаванию набора образов и сопоставления с образом, было продемонстрировано экспериментально (Herman, 2010). Это является косвенным подтверждением того, что и в естественном разговорном языке дельфина нет прямой связи между количеством спектральных составляющих слова (фоном) и тем, что они обозначают.

9. Дискретность. В языке дельфина дискретность слов определяется различным расположением по частоте и по уровню максимумов и минимумов спектральных составляющих. Нетрудно заметить, что эти различия (рис. 3) больше дифференциальных порогов слуха дельфина по частоте – около 0,2 – 0,8% в диапазоне частот 10 – 130 кГц (Herman, Arbeit, 1972; Jacobs, 1972; Thompson, Herman, 1975) и по интенсивности – около 10% (Bullock et al., 1968; Johnson, 1970).

10. Перемещаемость. Было показано, что дельфин правильно понимал команды искусственной жестовой языковой системы при передаче их через телевизионную картинку тренера так же надежно, как и при передаче их непосредственно тренером. Слова этого языка были поняты референциально, включая способность показывать присутствие или отсутствие референциального объекта в бассейне дельфина (Herman et al. 1990; Herman, 2010). Эти факты косвенно доказывают, что и в своем естественном разговорном языке дельфины могут ссылаться к вещам в пространстве и во времени и общаться о вещах, которых в настоящий момент нет, что косвенно свидетельствует о наличии у дельфина высокого уровня сознания и наличия высоко развитого языка.

11. Продуктивность. Можно приблизительно оценить, какое количество слов может быть создано из различных сочетаний отдельных спектральных экстремумов в языке дельфина. Если при анализе спектра слова, дельфин использует механизм критических полос шириной около 10% от центральной частоты слухового фильтра (Johnson, 1968; Johnson et al., 1989; Au, Moog, 1990; Popov et al., 1997), то в полосе частот 10 – 120 кГц помещается около 26 полос. В этом случае максимальное количество разных слов, которые могут отличаться хотя бы одним экстремумом спектра, равно сумме числа сочетаний с повторениями из 26 элементов по 1 + по 2 + ... + по 26, что составляет около $5 \cdot 10^{14}$. Эта величина очень большая и явно избыточная, хотя при учете различий в уровнях экстремумов спектра она может быть еще больше. Понятно, что эта величина характери-

зует потенциальную возможность данного способа кодирования слов. Реальное используемое ими количество слов, по-видимому, существенно меньше и может быть сопоставимо с языком человека, что достигается уже при 7 экстремумах спектра, когда число сочетаний с повторением из 26 по 7 достигает $3,4 \cdot 10^6$ слов, т.е. количество слов, сопоставимое с известными словами языка человека, что не превышает $1 - 2 \cdot 10^6$. В связи с этим можно предположить, что разговорный язык дельфина является открытым.

12. Культурная преемственность. Негенетическая передача общественного поведения от генерации к генерации наблюдалась у Cetaceans (Kruetzen et al., 2005). Следовательно, эти виды медленно развивающихся социально сложных животных с большим мозгом (Bjorklund and Bering, 2003), имеют развитые мощные механизмы социального обучения. Несколько потенциальных сценариев и механизмов, наблюдаемых у группы свободно плавающих атлантических пятнистых дельфинов (*Stenella frontalis*), включало вертикальные, горизонтальные и наклонные направления передачи социальной информации в течение различных поведенческих контекстов (Herzing, 2005). Обучение в этом случае может быть важным средством для передачи социальных знаний и, возможно, культуры китообразных от одного поколения к другому (Bender et al., 2008). Эти результаты указывают на то, что наряду с некоторыми врожденными аспектами разговорного языка дельфин, по-видимому, получает слова и природный язык у своих сородичей.

13. Двойственность. Исходя из того, что разговорный язык дельфина состоит из спектральных экстремумов, которые играют роль фоном, можно предположить, что он обладает и фонологической, и грамматической организацией и в нем может быть создано бесконечное количество слов из конечного числа спектральных экстремумов, которые в свою очередь могут создавать бесконечное число предложений.

Таким образом, язык дельфина единственный, в отличие от всех животных, прямо либо косвенно согласуется со всеми основными конструктивными особенностями языка человека и его, по-видимому, можно считать высокоразвитым разговорным языком, родственным языку человека. В пользу этого указывает также тот факт, что дельфины обладают большим и сложным мозгом уже более 25 млн. лет.

Однако речь дельфина, к сожалению, лежит за границами временных и частотных характеристик слуха человека и не доступна слуху человека. В отличие от этого, речь человека попадает на низкочастотную границу слуха дельфина, и животные ее слышат, хотя и ослабленную в связи с существенным отражением энергии звука на границе двух сред, воздух – вода. В связи с этим для установления взаимоотношений с первыми разумными обитателями планеты Земля человек должен сделать первый шаг, должен создать устройство, способное преодолеть физические препятствия использования двух языков.

Эхосигналы отражений НИ от боковых и передней стенок (рис. 2, 4), а также от дна бассейна и даже от дельфина Яши имеют высокий уровень. Амплитуда эхосигналов с ростральных латеральных и вентральных направлений с учетом расстояния отличается незначительно. Следовательно, эти импульсы не имеют высокой направленности и могут играть роль зондирующих импульсов некогерентного сонара дельфина, необходимого для ориентации в прибрежных условиях мелководья и подводных скал, а также для ориентации среди рядом плывущих сородичей. Дальность действия этого сонара можно косвенно оценить по величине межимпульсных интервалов в пачке. В нашем эксперименте среднее

значение межимпульсных интервалов были около 150 мс, что с учетом двойного пути до цели соответствует дальности 112 м. Длина нашего бассейна 27 м, значит дельфин излучал каждый следующий НИ в среднем после того, как затухало четырехкратное эхо вдоль бассейна от предыдущего НИ.

Отсутствие высокой направленности НИ вызвано естественной необходимостью и для получения эхосигналов со всех направлений вокруг дельфина, и для того, чтобы речь каждого дельфина была доступна для всех сородичей вокруг. Точная локализация эха этих импульсов в пространстве может обеспечиваться новым наружным ухом (Ryabov, 2007, 2008a, 2010, 2014b; Рябов, 2014b; Ryabov et al., 2011), с точностью до $1-3^\circ$ (Renaud, Popper, 1975; Сапрыкин и др., 1978; Branstetter et al., 2003; 2006). Следовательно, НИ имеют большое значение и для общения дельфинов – как речь, и для ориентации – как зондирующие импульсы некогерентного сонара, т.е. НИ являются бифункциональными.

Какое значение имеют «свист» и КИ для коммуникации и ориентации дельфинов? Ранее были высказаны предположения, что дельфины используют «свисты» для общения между собой. Предполагалось, что каждый тип «свиста» используется в определенном поведенческом контексте (Lilly, 1963; Dreher, Evans, 1964), идентифицирует каждую особь «свистами-автографами» (Caldwell et al., 1990), и используется для поддержания контакта между отдельными рассеянными особями (Janik, 2000), а также для определения направления движения «свистящего» дельфина (Au, 1993; Lammers, Au, 2003b). Максимальное расстояние, на котором дельфины могут обмениваться «свистами», может достигать 10,5 км (Rasmussen et al., 2006).

Не трудно заметить, что при сравнении с языком человека «свист» в определенной степени удовлетворяет только с 6 по 9 из рассмотренных ключевых свойств Хоккета. Следовательно, дельфины, по-видимому, могут использовать «свисты» для продуцирования ограниченного количества известных им сообщений. Но они, по-видимому, не могут рассматриваться как разговорный язык дельфинов. «Свист» распространяется на большее расстояние, чем речь. Наши дельфины Яна и Яша об этом знают и подняв голову из воды могут «свистеть» в воздухе, специально, чтобы привлечь к себе внимание человека. При этом они издают очень громкие, богатые гармониками с самой низкой фундаментальной частотой «свисты» (2,8 кГц, практически без частотной модуляции, рис. 2, вторая часть «свиста» w_5), которые слышны в самых отдаленных уголках дельфинария.

Однако по аналогии с НИ можно предположить, что дельфины могут использовать «свисты» не только как коммуникационные сигналы, но и для ориентации. Сигналы подобные «свистам» дельфина используются в эхолокационной технике. В общем виде они описываются одной или несколькими функциями, каждая длительностью (Т). Когда это тоны, сигнал называется симултон. Функция неопределенности равномерно распределенных тонов многолепестковая. С точки зрения теории сигналов и эхолокации «свист» может использоваться как зондирующий сигнал ЧМ-доплеровского сонара. В технике такой сонар используется для обнаружения движущихся целей или для определения относительной радиальной скорости сближения с объектом V_r , и измерения расстояния до объекта. Сдвиг доплеровской частоты равен $f_o = -2V_r/\lambda$, где $\lambda = c/f$ – длина волны сонара, c – скорость звука в воде, f – частота сонара. Следовательно, с повышением несущей частоты доплеровского сонара (фундаментальной частоты «свиста» дельфина) длина волны уменьшается, сдвиг доплеровской частоты возрастает, и чувствительность сонара возрастает. Интересно, что частоты гармоник «свиста» возрастают пропорционально номеру гармоники. Если дельфин анализирует эхо

гармоник, то тем самым увеличивает чувствительность своего сонара пропорционально номеру гармоники. Это в значительной степени объясняет наличие большого количества гармоник в «свистах» и указывает на использование «свистов» в качестве зондирующих сигналов ЧМ-доплеровского сонара дельфина. Высокая чувствительность этого сонара может быть необходима на малых расстояниях, когда важно обнаружение малых относительных радиальных скоростей и малых относительных перемещений, которые не ощущаются дельфином на фундаментальной частоте.

Кроме того известно, что технический сонар со сжатием импульса использует длинный тональный импульс с линейной или нелинейной ЧМ, аналогичной контурам фундаментальной частоты «свистов» дельфина. Если у такого сонара ЧМ-импульс имеет ширину амплитудного спектра B , а принятое эхо обрабатывается согласованным фильтром слуха со сжатием импульса, то на выходе фильтра длительность отклика составит $1/B$ и не зависит от длительности зондирующего импульса. В этом случае, чем шире спектр импульса, тем короче реакция согласованного фильтра слуха и выше разрешение сонара дельфина по дальности. Другими словами, такой сонар получает эхо с энергией как от длинного импульса, но с разрешением по дальности как от короткого импульса. Так как энергия импульса растет пропорционально его длительности, то, увеличивая длительность «свиста», дельфин может получать эхосигналы от сородичей и различных объектов с больших расстояний и с высоким разрешением по дальности. Интересно отметить, что при поддержании контакта между отдельными рассеянными особями, дельфины, по-видимому, могут ощущать друг друга и активно с помощью сонара (издавая «свист» и анализируя его эхо от каждой особи) и пассивно (не издавая «свист» и анализируя «свист» каждой особи). Максимальное расстояние, на котором дельфины могут обмениваться «свистами», может достигать 10,5 км (Rasmussen et al., 2006). Следовательно, «свист» так же, как и НИ, по-видимому, бифункциональный и может использоваться дельфином при обмене ограниченным количеством сообщений как коммуникационный и для ориентации как зондирующий сигнал ЧМ-доплеровского сонара и ЧМ-сонара со сжатием импульса.

В научной литературе КИ рассматриваются в качестве акустических сигналов для социальных взаимоотношений дельфинов. Этими импульсами предположительно с эмоционально насыщенной информацией дельфины обменивались в основном на близких расстояниях до 2 – 14 м (Lammers et al., 2006). Однако, количество КИ, продуцируемое в одной пачке до 611 (табл. 2) и даже до 958 – по данным (Lammers et al., 2003a) с очень короткими (до 1 мс) плавно изменяющимися межимпульсными интервалами, и их когерентность в границах пачки, свидетельствует скорее об их назначении для ориентации. Об этом же свидетельствует длительность пачки и время, затрачиваемое на ее передачу, явно не пропорциональное количеству информации в сигнале (Резникова, 2004). Но из литературы пока непонятно, с какой целью дельфины используют эти импульсы, для этого нужны дополнительные исследования.

В то же время в свете теории сигналов и эхолокации характеристики КИ полностью соответствуют зондирующим сигналам импульсного доплеровского сонара с высокой частотой повторения импульсов. Временной интервал между импульсами у такого сонара меньше времени двойного пути звука до цели. В технике акустики он использует когерентные импульсы с фиксированной или изменяемой по определенному закону фазой частоты заполнения импульсов. Этот сонар использует сдвиг доплеровской частоты для выделения движущихся

целей на фоне мощных реверберационных помех и измерения относительной радиальной скорости. Интересно отметить, что «щелчки» наиболее изученного сонара дельфина с ростральной направленностью (Ац, 1993) имеют стереотипную форму и когерентны. Частота повторения этих импульсов низкая настолько, что временной интервал между импульсами, как правило, больше времени двойного пути звука до цели. В технике подобные импульсы использует сонар, который называется селектор движущихся целей (СДЦ). Он выделяет движущиеся цели на фоне мощной реверберации и измеряет расстояние до цели. И импульсный доплеровский сонар, и СДЦ используют когерентное излучение, прием и обработку эхосигналов с целью подавления реверберационных помех, что повышает надежность обнаружения, распознавания и классификации целей. Следовательно, КИ сонаров дельфина в основном используются для ориентации. Но учитывая, что все звуки обрабатываются одним слуховым анализатором дельфина, по-видимому, эти импульсы могут использоваться животными и для передачи ограниченного количества информации во время их общения, и для ориентации как импульсный доплеровский сонар и СДЦ.

Характеристики сигналов дельфина, очевидно, определены их функциональностью и оптимальны с точки зрения современного состояния физической акустики, теории сигналов и эхолокации, несмотря на то, что природа их создала, по меньшей мере, еще 25 млн лет тому назад.

Обсуждение различных аспектов характеристик сигналов дельфинов в этом исследовании хотя и не является исчерпывающим, но явно указывает на перспективность дальнейших исследований.

Выводы. 1. Дельфины могут независимо продуцировать четыре типа акустических сигналов, которые впервые классифицированы в соответствии с их физическими характеристиками в свете теории сигналов и эхолокации как последовательности «щелчков» (сверхширокополосных когерентных сигналов), пачки КИ, пачки НИ, «свисты» (симултоны с равномерно распределенными тонами). **2.** Все акустические сигналы дельфина – сложные специализированные зондирующие сигналы, по меньшей мере, пяти его сонаров (СДЦ, ИДС, ЧМ-сонар со сжатием импульса, ЧМ-доплеровский сонар, некогерентный сонар (НС)), приспособленных к решению различных эхолокационных задач. **3.** НИ наряду с эхолокационной функцией, по-видимому, являются сигналами высококоразвитого разговорного языка дельфина, что согласуется с представлением о Cetacean как о первых разумных животных планеты Земля. Остальные сигналы в разной степени бифункциональны и наряду с эхолокационной функцией могут быть использованы дельфином как коммуникационные. **4.** Эхолокационная система дельфинов более сложная, чем обсуждалось ранее, и имеет четыре органа (два из которых пока неизвестны) для продуцирования разных типов зондирующих импульсов независимо. **5.** Характеристики сигналов дельфина определены их функциональностью и оптимальны с точки зрения современного состояния физической акустики, теории сигналов и эхолокации несмотря на то, что природа их создала, по меньшей мере, еще 25 млн лет тому назад.

Благодарности. Автор горячо благодарит тренеров Светлану Яхно и Надежду Жукову, без высокой квалификации которых проведение экспериментов было бы невозможным.

Литература

Резникова Ж.И. Язык животных: подходы, результаты, перспективы... / Языки науки – языки искусства / Сборник трудов VII Международной конференции «Нелинейный мир». – М.: Изд-во Института компьютерных исследований, 2004. – С. 260–278.

- Рябов В.А. Акустические сигналы и эхолокационная система дельфина // Биофизика. – 2014а. – **59**, вып.1. – С.169–184.
- Рябов В.А. Механизмы приема и проведения звука у дельфина // Биофизика. – 2014б. – **59**, вып.3. – С.579–590.
- Сапрыкин В.А., Протасов В.А., Гаранин В.И., Лашкарадзе Г.Д. Разрешающая способность слухового анализатора дельфинов при определении направления на источник тональных сигналов/ Морские млекопитающие. Результаты и методы исследований. – М. – 1978. – С. 169–174.
- Au, W.W.L. The Sonar of Dolphins. – New York: Springer-Verlag, 1993. – P. 277.
- Au, W.W.L., Moore, P. W. B. Critical ratio and critical bandwidth for the Atlantic bottlenose dolphin // J. Acoust. Soc. Am. – 1990. – **88**. – P. 1635–1638.
- Barnes, L.G., Mitchell E. Cetacea/Evolution of African Mammals (V.J. Maglio, H.B.S. Cooke, eds.) Harvard University Press: Cambridge (Massachusetts). – 1978. – P. 582–602.
- Bender, C.E., Herzog, D.L., Bjorklund, D.F. Evidence of teaching in Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) by mother dolphins foraging in the presence of their calves // Animal Cognition. – 2008. – **12**. – P. 43–53.
- Branstetter, B.K., Mevissen, S.J., Herman, L. et al. Horizontal angular discrimination by an echolocating bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* // Bioacoustics. – 2003. – **14**. – P. 15–34.
- Branstetter, B.K., Mercado III, E. Sound localization by Cetaceans // J.Comp. Psycho. – 2006. – **19**. – P. 26–61.
- Brownlee, S.M. Correlations between sounds and behavior in wild Hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*), Masters thesis, University of California Santa Cruz. 1983.
- Bjorklund, D.F., Bering, J.M. Big brains, slow development, and social complexity: the developmental and evolutionary origins of social cognition./Brüne, M., Ribbert, H., Schiefenhövel, W. The social brain: evolutionary aspects of development and pathology. Wiley, New York, 2003. – P. 133–151
- Bullock, T.H., Grinell, A.D., Ikezono, E. et al. Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans // Z. Vergl. Physiol. – 1968. – **59**. P. 117–156.
- Caldwell, M.C. and Caldwell, D.K. Intraspecific transfer of information via the pulsed sound in captive Odontocete Cetaceans /*Animal Sonar Systems: Biology and Bionics*, edited by R. G. Busnel, Laboratoire de Physiologie Acoustique, Jouy-en-Josas, France, 1967. – P. 879–936.
- Caldwell, M.C., Caldwell, D.K., Tyack, P.L. Review of the Signature-whistle hypothesis for the Atlantic Bottlenose dolphin./ S. Leatherwood, R.R. Reeves. The Bottlenose Dolphin. Academic Press, San Diego, 1990. – P. 199–234.
- Cranford, T.W. In search of impulse sound sources in odontocetes/Au, W.W.L., Popper, A.N., Fay, R.R. Hearing by whales and dolphins. Springer-Verlag, New York, 2000. – P. 109–156.
- Dawson, S.M. Clicks and communication: the behavioural and social contexts of Hector's dolphin vocalizations // Ethology. – 1991. – **88**. P. 265–276.
- Dreher, J.J., Evans, W.E. Cetacean communication / W.N. Tavolga. Marine Bioacoustics, **1** Pergamon Press, Oxford. – 1964. – P. 373–399.
- Evans, W.E. Vocalizations among marine mammals / W.N. Tavolga. Marine Bioacoustics **2** Pergamon Press, New York. 1967. – P. 159–186.
- Fordyce, R.E. Whale evolution and Oligocene southern ocean environments // Paleogeog., Paleoclimatol., Paleocol. – 1980. – **31**. – P. 319–336.
- Gingerich, P.D., Wells, N.A., Russell, D.E. et al. Origin of whales in epicontinental remnant seas: New evidence from the early Eocene of Pakistan // Science. – 1983. – **220**. – P. 403–406.
- Herman, L.M., Arbeit, W.R. Frequency difference limens in the bottlenose dolphin: 1–70 kHz // J. Aud. Res. – 1972. – **12**. – P.109–120.
- Herman, L.M., Richards, D.G., Wolz, J.P. Comprehension of sentences by bottlenosed dolphins // Cognition. – 1984. – **16**. – P. 129–219.
- Herman, L.M. What Laboratory Research has Told Us about Dolphin Cognition // Int. J. Comp. Psycho. – 2010. – **23**. – P. 310–330.
- Herman, L.M. Cognition and language competencies of bottlenosed dolphins / R.J. Schusterman, J. Thomas, F.G. Wood. Dolphin Cognition and Behavior: A Comparative Approach, Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates. – 1986. – P. 221–251.
- Herman, L.M., Morrel-Samuels, P., Pack, A.A. Bottlenosed dolphin and human recognition of veridical and degraded video displays of an artificial gestural language // J. Exp. Psycho. G. – 1990. – **119**. – P. 215–230.

Herman, L.M., Tavolga, W.N. The communication systems of cetaceans/ L.M. Herman. Cetacean behavior: Mechanisms and functions. New York: Wiley Interscience. – 1980. – P. 149–209.

Herzing, D.L. Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* // Aqua. Mamm. – 1996. – **22**. – P. 61–79.

Herzing, D.L. Transmission mechanisms of social learning in dolphins: Underwater observations of free-ranging dolphins in the Bahamas/ F. Delfour, M.J. Dubois. Autour de l'ethologie et de la Cognition Animale, Presses Universitaires de Lyon, Lyon, 2005. – P. 185–194.

Hockett, C.D. The origin of speech. // Scientific American. – 1960. – **203**. – P. 99–196.

Johnson, C.S. Auditory masking of one pure tone by another in the bottlenosed porpoise // J. Acoust. Soc. Amer. – 1970. – **49**. – 5. – P. 1317–1318.

Johnson, C.S., McManus, M.W., Skaar, D. Masked tonal hearing thresholds in the beluga whale // J. Acoust. Soc. Am. – 1989. – **85**. P. 2651–2654.

Jacobs, D.W. Auditory frequency discrimination in the atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* Montague. A Preliminary Report // J. Acoust. Soc. Amer. – 1972. – Vol. **52**. – P. 696–698.

Janik, V.M. Whistle matching in wild bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* // Science. – 2000. – **289**. – P. 1355–1357.

Kellogg, R.A. review of the Archaeoceti. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington. 1936. – P. 366.

Kruetzen, M., Mann, J., Heithaus, M. et al. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2005. – **105**. – P. 8939–8943

Lammers, M.O., Au, W.W.L., Herzing, D.L. The broadband social acoustic signaling behavior of spinner and spotted dolphins // J. Acoust. Soc. Am. – 2003. – **114** (3). – P. 1629–1639.

Lammers, M.O., Au, W.W.L. Directionality in the whistles of Hawaiian Spinner dolphins *Stenella longirostris*: A signal feature to cue direction of movement // Marine Mammal Sci. – 2003b. – **2**. – P. 249–264.

Lammers, M.O., Schotten, M., Au, W.W.L. The spatial context of free-ranging Hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*) producing acoustic signals // J. Acoust. Soc. Am. – 2006. – **119** (2). – P. 1244–1250.

Leatherwood, S., Reeves, R.R., Perryn, W.F. et al. Whales, dolphins, and porpoises of the eastern North Pacific and adjacent waters. NOAA Technical Report NMFS Circular, 1982. – **444**. – P.1–245.

Lilly, J.C. Distress Call of the Bottlenose Dolphin: Stimuli and Evoked Behavioral Responses // Science. – 1963. – **139**. – P. 116–118

Lilly, J.C., Miller, A.M. Sounds emitted by the bottlenose dolphin // Science. – 1961. – **133**. – P. 1689–1693.

McCellan, M.E., Small, A.M. Time separation pitch associated with correlated noise bursts // J. Acoust. Soc. Am. – 1965. – **38**. – P. 142–143.

Miller, G.S. The telescoping of the cetacean skull. Smithsonian Misc Coll. 1923. **76**. – P. 1–67.

Popper, A.N. Sound emission and detection by delphinids /L. M. Herman. Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions, Wiley-Interscience, New York, 1980. – P. 1–52.

Popov, V.V., Supin, A.Y., Klishin, V.O. Frequency tuning of the dolphin's hearing as revealed by auditory brain-stem response with notch-noise masking // J. Acoust. Soc. Am. – 1997. – **102**. – P. 3795–3801.

Rasmussen, M.H., Miller, L.A. Whistles and clicks from white-beaked dolphins, *Lagenorhynchus albirostris*, recorded in Faxaflöi Bay, Iceland // Aqua. Mamm. – 2002. – **28**. – P. 78–89.

Rasmussen, M.H., Lammers, M., Beedholm, K., Miller, L.A. Source levels and harmonic content of whistles in white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*) // J. Acoust. Soc. Am. – 2006. – **120** (1). – P. 510–517.

Renaud, D.L., Popper, A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *tursiops truncatus* // J.exp.Biol. – 1975. – **63**. – P. 569–585.

Rendell, L., Whitehead, H. Culture in whales and dolphins // Behavior and Brain Science. – 2001. – **24**. – P. 309–382.

Ryabov, V.A. Mechanisms of a dolphin's echolocation hearing/ Dible, S., Dobbins, P., Flint, J., Harland, E., Lepper, P. Bio-Acoustics 2007, Proceedings of the Institute of Acoustics, UK, 2007. – 29(3). – P. 283–293.

Ryabov, V.A. Acoustic clutter field and echo reception by the dolphin // Biophysics. – 2008a. – 53(3). – P. 237–242.

Ryabov, V.A. A dolphin lower jaw is a hydroacoustic antenna of the traveling wave // J. Acoust. Soc. Amer. – 2003. – 114(4). – P. 2414–2415.

Ryabov, V.A. Properties of the dolphin's mandible horn./ Boltunov, A.N. Marine Mammals of the Holarctic, Collection of Scientific Papers, Astroprint Publishing House, Odessa. – 2008b. – P. 468–473.

Ryabov, V.A. Role of the mental foramina in dolphin hearing // Natural Science. – 2010. – 2(6). – P. 646–653.

Ryabov, V.A. Some Aspects of Analysis of Dolphins' Acoustical Signals // Open J. of Acoustics. – 2011. – 1. P.41–54. doi:10.4236/oja.2011.1.2006 Published Online September 2011.

Ryabov, V.A. Dolphin's spoken language. Collection of scientific papers after 7-th International Conference MMH, Suzdal, Russia, 2012. – 2. – P. 198–204.

Ryabov, V.A. Acoustic Signals and Echolocation System of the Dolphin // Biophysics. – 2014a. – 59(1). – P. 135–147.

Ryabov, V.A. Mechanisms of Sound Reception and Conduction in the Dolphin // Biophysics. – 2014b. – 59(3). – P. 475–483.

Ridgway, S.H. Physiological observations on the dolphin brains/ R.J. Schusterman, J. Thomas, F.G. Wood. Dolphin cognition and behavior. A comparative approach. Hillsdale: Erlbaum. – 1986. – P. 31–59.

Tyack, P. Patterns of Vocalization in Wild *Tursiops truncatus*. Senior thesis, Rockefeller University. – 1976. – P. 94.

Thompson, R.K.R., Herman, L.M. Underwater frequency discrimination in the bottlenosed dolphin (1–140kHz) and human (1–8kHz) // J. Acoust. Soc. Amer. – 1975. – 57. – P. 943–948.

Watkins, W.A., and Wartzok, D. Sensory biophysics of marine mammals // Mar. Mamm. Sci. – 1985. – 1. – P. 219–260.

Acoustic signals of dolphins. V.A. Ryabov. For the first time, the acoustic signals of the two quasi stationary Black Sea dolphins (*Tursiops truncatus* p.) were recorded by the two-channel system with bandwidth up to 220 kHz and a dynamic range of 81dB. Due to this the signals were correlated to the dolphins. It is shown that dolphins produce packets of mutually coherent pulses (CP) and packets of mutually noncoherent pulses (NP) along with «whistles» and “clicks”. The waveform and spectrum of the CP are constant within a packet, but vary from a packet to a packet. The waveform and spectrum of NP vary from a pulse to a pulse. In this regard, it has been suggested that a set of spectral components of each NP is a word of a dolphin's spoken language whereas a packet of NP – a sentence. All acoustic signals of a dolphin are bifunctional and a dolphin uses theirs for communication and orientation as sounding signals of sonars.

Keywords: Dolphin, Spoken, Language, Acoustics, Signal, Packet, Sonar, Noncoherent, Pulse, Coherent.

В.Ф. Гнубкин, канд. биол. наук
**ДВИЖЕНИЯ СТВОРОК ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ
(MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.)
КАК ДВИЖЕНИЯ СИЛЬНО ДЕМПФИРОВАННОГО МАЯТНИКА**

Представлены основные стереотипные последовательности движений створок, совершаемые мидиями в различных обстоятельствах: при удалении продуктов жизнедеятельности, при теновом рефлексе, при механическом раздражении. Створки раковины мидии описаны как рычажная конструкция, по движениям близкая к локтевому суставу руки человека. Установлено, что эластичная связка створок, лигамент, обладает квазиупругими свойствами – в рабочем диапазоне раскрытий створок его сила упругости пропорциональна деформации. Сформулирована минимальная математическая модель движений створок мидии. Движения створок рассматриваются как движения сильно демпфированного пружинного маятника под действием сил сокращения мускулов-замыкателей. Проведено сравнение модельных и реальных движений створок, установлены черты их сходства и различия, определены параметры движения модели и мидии, что позволяет судить о механизмах движения реальных мидий. В большинстве случаев быстрые рефлекторные закрывания створок протекают с заметно большей скоростью, чем медленные и ступенчатые («интеллектуальные») открывания створок. Это требует вводить для закрывания и открывания створок различные коэффициенты демпфирования, что, вероятно, отражает, во-первых, значительную роль мускулов-замыкателей как движителя створок, а во-вторых, различия физиологических механизмов движения мускулов-замыкателей при закрывании, удержании и открывании створок, которые, совместно с действующими силами упругости лигамента, и определяют различные скорости движения створок.

Ключевые слова: мидия, движения створок, лигамент, математическая модель, маятник.

Макроморфология мидии, *Mytilus galloprovincialis* Lam., изучена достаточно детально (Зацепин, Филатова, 1968; Иванов, 1983; Супрунович, Макаров, 1990; Холодов и др., 2010). Также достаточно детально исследованы движения изолированной мышцы под действием прилагаемых сил (Hill, 1938, 1953; Хилл, 1972; обзор: Рубин, 2004), рассмотрены микроморфология (Крюкова, 1968, 1972) и механизмы сокращения мышц мидии (в основном, на ретракторе биссуса) при обычном и catch-сокращении (обзоры: Hooper et al., 2008; Butler, Siegman, 2010). Однако движения створок целого моллюска как единой механической конструкции не рассматривались. В то же время известны исследования движения конечностей животных и человека, в частности, исследования движения руки в локтевом суставе (Akazawa, 1974). Движения руки в локтевом суставе обеспечиваются сокращением-расслаблением, как минимум, двух мускулов-антагонистов: – бицепса и трицепса, каждый из которых выполняет свое движение: мускулатура бицепса – сгибание, мускулатура трицепса – разгибание локтевого сустава. В отличие от локтевого сустава человека у мидии и закрывание, и открывание створок раковины производятся только мускулами-замыкателями, без участия мускулов-антагонистов. Роль антагониста, «разгибателя» створок, выполняет упругий лигамент, который постоянно стремится поддерживать створки в раскрытом состоянии, заставляя мускулы-замыкатели работать и при закрывании, и

при удержании, и при открывании створок. Такая конструкция сустава и организация движений без мускулов-антагонистов может представлять как академический, так и прикладной интерес, в частности, для инженеров-конструкторов сервоприводов, манипуляторов и/или конструкторов искусственных конечностей. Поэтому задачами данной работы являются выделение основных стереотипных последовательностей движения створок мидий – при удалении продуктов жизнедеятельности, теновом рефлексе, реакции на механическое раздражение; рассмотрение створок мидии как рычажной конструкции; изучение механических свойств лигамента; создание минимальной математической модели движений створок; оценка параметров уравнения движения и сравнение смоделированных движений с реальными движениями створок живых животных. Краткие результаты работы были представлены на VII Международном междисциплинарном конгрессе «Нейронаука для медицины и психологии» в Судаче (Крым, Украина) 3 – 13 июня 2011 г. (Гнюбкин, 2011).

Материал и методы

Движения створок раковины черноморской (чёрной) мидии (*Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819*) исследованы в лабораторных условиях в Карадагском природном заповеднике Национальной академии наук Украины (юго-восток Крыма близ Феодосии). Мидий с длиной створок около 60 мм собирали на глубине 0,2 – 0,5 м и помещали на 1 – 2 и более суток на акклиматизацию, после чего проводили эксперименты. Во время акклиматизации и экспериментов температуру воды не регулировали – она следовала за ходом температуры воды в прибрежных водах – 10 – 24°C. Также не проводили дополнительную подкормку мидий – они питались тем, что поступало с протекающей водой. Во время эксперимента мидии находились в общем для всех 25 л аквариуме с проточной водой. Скорость потока около 2,5 – 3 л/час на 1 мидию, что близко к скорости фильтрации воды у мидий (напр.: Зацепин, Филатова, 1968). Движения створок мидий, а именно, расстояния между створками в точках, наиболее удалённых от оси вращения створок, определяли по напряжению датчика Холла, реагирующего на движение постоянного магнита. Датчик Холла и постоянный магнит были установлены на створках раковины друг напротив друга (рис. 1). Их помещали (см. рис. 5) примерно на линии CD, параллельной оси вращения АВ створки и проходящей через область створки (E), наиболее удалённую от оси вращения створок. Одновременно с помощью фотоэлемента на уровне аквариумов измеряли освещённость в относительных единицах. Напряжения датчиков Холла и фотоэлемента регистрировали в бинарном формате с помощью многоканального аналого-цифрового преобразователя (АЦП) LA50-USB фирмы «Руднев-Шиляев» с дискретностью 0,02 и 0,1 с в программе Viewer.exe, прилагаемой фирмой к АЦП. Прореживание, выделение необходимых каналов и участков записей, а также преобразование бинарного формата в текст производили в программе Decimate.exe, разработанной автором на языке Delphi. Последующая обработка данных и визуализация, в частности расчёт и сравнение скоростей движения створок (первые производные по 3 и 5 точкам – Дьяконов, 1985, 1997), проводились в среде MathCAD по разработанным автором программам обсчета и визуализации данных.

Расстояния между створками были зарегистрированы в разных обстоятельствах: без воздействий (длительные открытое или закрытое состояние и спонтанные движения при «нормальных» условиях) и при целенаправленных воздействиях. Выделены основные стереотипные движения, отличающиеся зна-



Рис. 1. Реальное положение датчика Холла и магнита на створках черноморской мидии при регистрации расстояния между створками

чительной повторяемостью – спонтанные схлопывания (терминология по: Curtis et al., 2000; Гудимов, 2003), происходящие обычно при выделении продуктов жизнедеятельности, а также реакции на конкретные воздействия: на затемнение света – реакция на уменьшение освещённости, «теневого рефлекс» (по Kennedy, 1960; Braun, Jobs, 1965; Кеннеди, 1974); на прикосновение к раковине – реакция закрытием створок на механическое воздействие (Гнубкин, 2009).

Результаты и обсуждение

Движения створок черноморской мидии. Мидии, как известно (Зацепин, Филатова, 1968; Супрунович, Макаров, 1990; Холодов и др., 2010), ведут прикрепленный образ жизни. Они прикрепляются биссусом к субстрату (соседним мидиям, скалам и т.п.), образуя скопления – друзы, состоящие из многих животных. Питание они осуществляют, фильтруя воду, для чего открывают створки. При ухудшении условий существования створки закрываются, иногда на длительный период. Большую часть времени створки прикрыты на 1 – 6 мм (до 10 – 11 мм) или полностью закрыты, следуя за суточными изменениями освещённости и демонстрируя околосуточный ритм активности (Гнубкин, 2010). Такие состояния принято считать нормальными открытыми или закрытыми (Kramer et al., 1989; Гудимов, 2003) в отличие от полностью раскрытых примерно до 16–21 мм створок у мёртвых мидий. При отсутствии явных воздействий наблюдается большое разнообразие раскрытия створок, как например, на рис. 9, где представлены состояния створок 6 мидий в течение 1,5 ч до выключения света и 1,5 ч после его выключения. Активные изменения раскрытия створок происходят относительно редко и независимо для каждого моллюска. Это – либо спонтанные закрывания и открывания створок (большая часть времени на рис. 9); либо вызванные воздействиями закрывания створок – как на рис. 9 синхронное закрытие створок 6 мидий на 1 – 5 мин при выключении света. Особенно длительное синхронное закрытие створок мидий наблюдается при неблагоприятных условиях, когда моллюски, закрывая створки, надолго изолируют себя от окружения (Kramer et al., 1989).

Спонтанные относительно кратковременные закрывания-открывания створок (flapping-схлопывания, в терминологии: Гудимов, 2003; Curtis et al., 2000) наблюдаются без внешних причин и, очевидно, представляют собой удаление из раковины продуктов жизнедеятельности – фекалий и псевдофекалий. Схлопывания обычно имеют место при нормальном открытом состоянии ство-

рок и представляют быстрое в течение одной-двух-нескольких секунд закрывание створок, закрытое в течение секунд состояние, и открывание в течение секунд, как правило, до исходного уровня (рис. 2). При этом наблюдается довольно большое разнообразие скоростей закрывания-открывания и их «рисунка» со ступеньками, переходами на больший уровень с возвратом к предыдущему (см. на рис. 2, внизу первую реакцию).

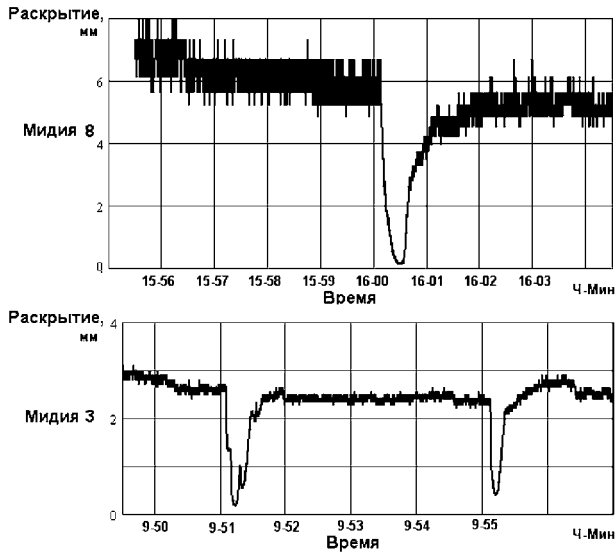


Рис. 2*. Движения створок мидии при спонтанных закрываниях-открываниях створок. Вверху – пример относительно простого, медленного закрывания-открывания в течение около 1,5 мин; внизу – относительно быстрые закрывания-открывания в течение 15–30 с, либо ступенчатые (первое движение), либо простые (второе движение). Оси абсцисс – время, мин; оси ординат – расстояния между створками в точке, наиболее удалённой от оси вращения створок, мм

Более предсказуемое, в общем виде, поведение мидий отмечается при физических воздействиях, если животные их воспринимают как опасность и демонстрируют реакцию избегания – закрывание створок. Как правило, если створки раковины закрыты, то внешнее воздействие не сопровождается открыванием створок (в редких случаях при включении освещения у некоторых животных наблюдалось открывание створок). Если же створки находятся в нормальном приоткрытом состоянии, то активные реакции избегания наблюдаются при изменении-уменьшении освещённости (затенении, в основном) – «теневого рефлекс» (терминология по: Kennedy, 1960; Braun, Job, 1965; Кеннеди, 1974), при механическом раздражении (контактом или вибрацией) от соседей по друзе или приблизившимся врагом – реакция «на контакт».

На рис. 3 представлены детали реакции мидий на уменьшение освещённости – «теневого рефлекс» – с одновременной регистрацией освещённости. В ответ на уменьшение освещённости мидии быстро (1–2 с) закрывают створки, удерживают их некоторое время (в течение от единиц секунд до минут) в закрытом состоянии, после чего открывают их до исходного до реакции уровня, или близкого к нему (рис. 3, см. также рис. 9). Причём, если закрывание створок происходит, как правило, в виде быстрого с большой скоростью порядка 2–3 мм/с закрывания, то характер («рисунок») открывания более разнообразен как по скорости, так и по наличию остановок, возвратов и т.п. «интеллектуальных» движений.

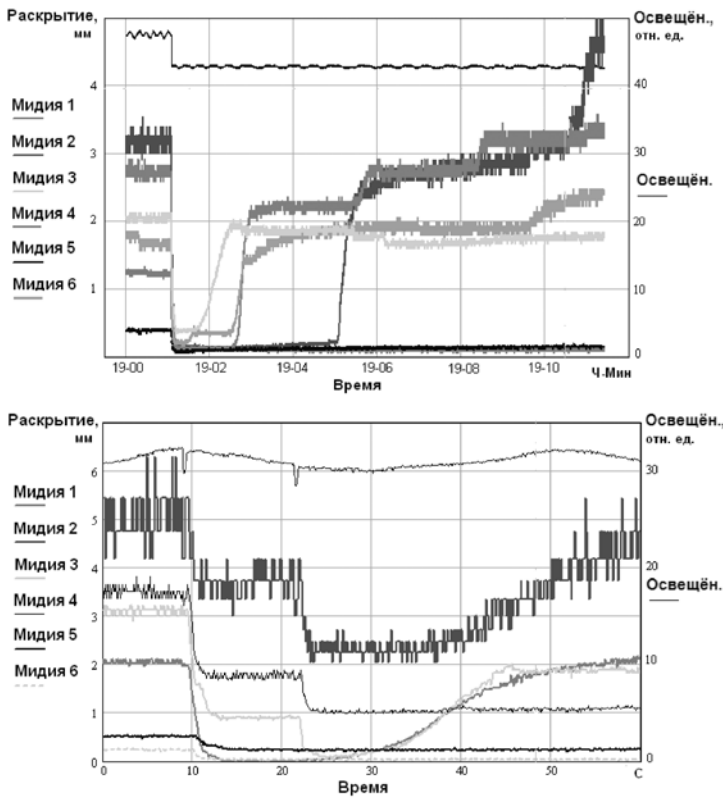


Рис. 3*. Движения створок мидии в ответ на уменьшение освещённости – «теневого рефлекс». Вверху – реакции 6 мидий на выключение света; внизу – реакции 6 мидий на два кратковременных затенения. Отметка освещённости – черная тонкая линия над реакциями животных, где отклонение вниз – уменьшение освещённости. Оси абсцисс: время, мин (вверху), с (внизу); оси ординат: расстояния между створками мидий, мм; освещённость, относительные ед.

Теневого рефлекс наблюдается как на полное длительное выключение света, так и на кратковременные (доли секунды) выключения и уменьшения освещённости – затенение. Латентный период запуска «теневого рефлекса» относительно большой – 0,6 – 1,2 с. Как следствие, начало реакции на кратковременное затенение регулярно наблюдается уже тогда, когда свет вернулся к исходному уровню (см. рис. 3, внизу).

Механическое раздражение, постукивание по раковине, касания биссусных нитей или мантии также вызывают реакцию избегания (Гнубкин, 2009). Мидии закрывают створки, причём общий рисунок движений в ответ на воздействие практически не отличается от движений створок при «теновом рефлексе»: это – быстрое закрывание створок, кратковременное или длительное закрыто-полузакрытое состояние и относительно медленное плавное или ступенчатое открывание створок до первоначального или иного уровня раскрытия (рис. 4). Можно отметить высокую чувствительность мидий к механическим воздействиям – большинство мидий небольшим прикрыванием створок отвечают не только на контакт с ними, но и на прикосновение к соседним мидиям, что приводит к появлению на графике движений каскада реакций – ступенек, синхронных с реакциями соседей (см. рис. 4, внизу – шкала времени «растянута» примерно в 10 раз). Такие же каскады ответов наблюдаются, если мидии объединены в дружки: движение одной мидии приводит к закрыванию створок соседних мидий.

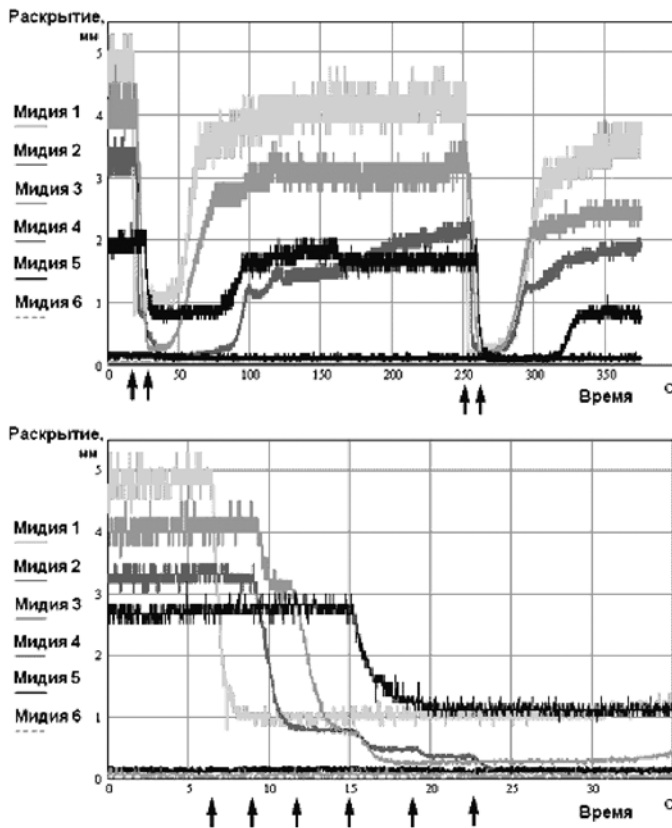


Рис. 4*. Движения створок мидий в ответ на последовательные механические контакты с каждой мидией (прикосновение к каждой мидии металлической проволочкой). Вверху – реакции 6 мидий на 2 серии прикосновений к раковинам каждой мидии в порядке 1, 2, ... 5, 6; внизу – развернутые во времени реакции 6 мидий из первой серии верхнего рисунка. Наблюдается каскад малых прикрываний створок, синхронных с контактами не только с мидией, принимающей воздействие, но и с соседями (реакции мидий 5 и 6 не видны, так как они закрыты). Оси абсцисс: Время, с; оси ординат: расстояния между створками мидий – Раскрытие, мм. Моменты воздействия отмечены стрелками под графиками: вверху – только первое и последнее прикосновения каждой серии; внизу – каждое прикосновение первой серии

Особняком стоят сложные спонтанные движения створок, наблюдаемые чаще всего на записях ночной активности, когда совершаются сложные многоступенчатые последовательности закрываний-открываний, не достигающие до полного закрывания. Это может быть прикрывание створок с плавным возвращением почти к исходному раскрытию, потом более глубокое прикрывание створок почти до закрытого состояния, плавное возвращение к полуприкрытому состоянию-положению, открывание до исходного или близкого к нему уровня с некоторой остановкой в полуприкрытом состоянии и т.п. Такие движения, вероятнее всего, связаны с выделением биссуса, его креплением к субстрату, манипуляциями ноги (см.: Martella, 1974). Они носят явные признаки «интеллектуальности», т.е. непрерывного контроля со стороны центральной нервной системы мидии. Их описание требует выхода на зыбкую почву трактовки помыслов мидии, что явно находится за рамками рационального подхода. Поэтому здесь такие сложные движения не рассматриваются.

Таким образом, в нормальных условиях створки раковины мидии находятся, в основном, либо в закрытом, либо в приоткрытом состоянии. Обычно

приоткрытое состояние створок в зависимости от физиологического состояния мидий составляет 1–6 мм, иногда более, и в таком состоянии животные могут находиться длительное время, его принято считать нормальным открытым (в отличие от полностью раскрытых примерно до 16–21 мм створок у мёртвых мидий). Изменения раскрытия створок вызываются внутренними или внешними «командами» в зависимости от выполняемых мидиями задач, связанных с обеспечением жизнедеятельности (питание, размножение, перемещение), избеганием врагов или неблагоприятных условий окружающей среды. Иными словами, в нормальных условиях наблюдается огромное разнообразие движений створок мидий, у каждой мидии свое.

Однако в движениях всегда есть нечто общее, повторяющееся, что и видно на рис. 2–4, 9 и далее. Например, на рис. 9 это – (а) стабильное раскрытое (закрытое) состояние створок (например, мидия 1 первые 36 мин закрыта, потом до выключения света приоткрыта; мидии 2, 4 и 6 до выключения света практически все время приоткрыты, у мидий 3 и 5 до выключения света на фоне приоткрытого состояния наблюдается более сложная активность); (б) относительно быстрое закрывание створок как реакция на воздействие (при выключении света все моллюски закрылись, даже практически закрытая мидия 5 еще плотнее закрыла створки); (в) более медленное, отсроченное на разное время их открывание после воздействия (выключения света); (г) повышенная ночная активность и, в среднем, большее раскрытие створок; (д) приблизительно экспоненциальный характер переходов из одного раскрытия в другое. Эти движения достаточно воспроизводимы и поддаются математическому описанию, которое приводится на последующих страницах.

Створки раковины мидии как рычажная конструкция. Остановимся на некоторых особенностях внешнего и внутреннего строения мидий, существенных для дальнейшего описания мидии как рычажной конструкции. Мидии – двусторонне-симметричные животные с раковиной, которая образована двумя клиновидными створками (Иванов, 1983). С механической точки зрения раковина мидии представляет собой два рычага-створки, соединённых подвижно в спинной части, и способных приближаться – удаляться относительно друг друга (рис. 5). Близ оси вращения рычагов-створок находится эластичная связка створок, лигамент (L, рис. 5), который раздвигает, как пружина, створки. Впереди близ оси вращения находится передний, малый мускул-замыкатель (Ad1, рис. 5), а далее от оси вращения (примерно в 2/3 длины рычагов) находится задний, основной, мускул-замы-

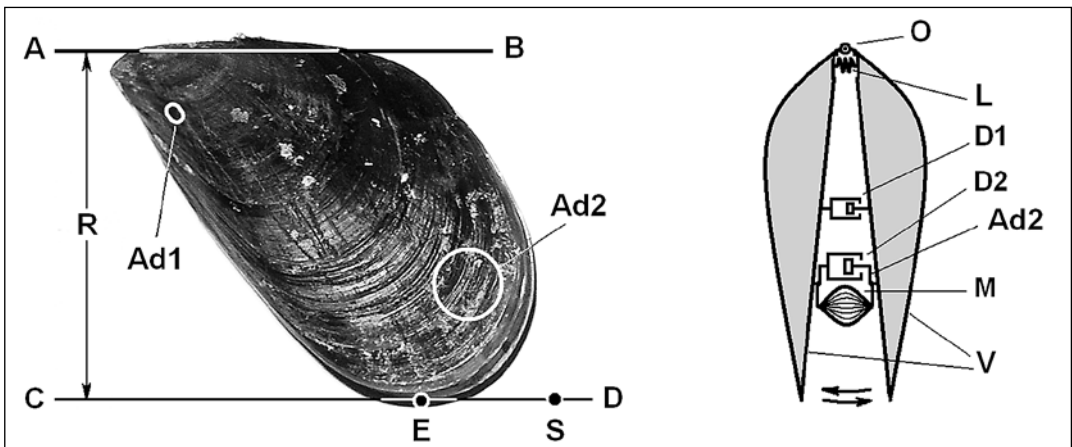


Рис. 5. Мидия как рычажная конструкция

катель (аддуктор), который противодействует лигаменту и поддерживает створки в закрытом или полуоткрытом состоянии (см. рис. 5). Задний мускул-замыкатель примерно в 50 раз сильнее переднего (Дехта, 2004), поэтому далее будем рассматривать в качестве движителя створок только задний мускул-замыкатель.

Лигамент заполняет место соединения створок изнутри (рис. 6, А) и состоит из не менее двух упругих слоёв с различной толщиной и цветом среза. Слой, который находится под местом соединения, для мидий средних размеров (длина 60 мм) составляет около 0,5 мм в толщину, он тёмно-коричневый. Толщина следующего слоя, расположенного глубже и внутри раковины, составляет около 0,7 мм, он почти белый, но при высыхании становится светло-коричневым (рис. 6, Б). При открывании-закрывании створок лигамент подвергается деформации изгиба и, вероятно, локального сжатия.

Слева показана одна створка реальной мидии, где: Ad1 – место прикрепления переднего аддуктора; Ad2 – место прикрепления заднего аддуктора; АВ – ось вращения створок относительно друг друга; Е – область створки, наиболее удалённая от оси вращения и, соответственно, при раскрытии максимально удалённая от створки-антипода; R – расстояние от оси вращения до точки Е; CD – линия равного удаления от оси вращения; S – рекомендуемое место размещения датчика Холла и магнита, прикрепленных к противоположным створкам и вынесенных за их пределы.

Справа – кинематическая схема строения мидии, где: O – ось вращения створок относительно друг друга; V – створки раковины; L – лигамент; D1 – демпфер, представляющий вязкие свойства мягких тканей мидии и перетекающей воды; Ad2 – задний, основной мускул-замыкатель (аддуктор) створок, который при движении можно представить состоящим из двух параллельно соединённых составляющих: M – активной составляющей сокращающегося-расслабляющегося аддуктора и D2 – демпфирующей составляющей, отражающей вязкие свойства аддуктора (Гнубкин, 2010, с изменениями).

Закрывание-открывание створок, как отмечалось выше, происходит в результате динамического противодействия лигамента и мускулов-замыкателей створок. При этом лигамент, как пружина, пассивно стремится удержать створки в полностью раскрытом (нулевом) состоянии, а мускулы-замыкатели все время преодолевают его сопротивление и создают ту или иную силу сокращения (см. схему на рис. 5). В результате баланса сил в конкретный момент створки живых животных устанавливаются в закрытое или полузакрытое положение на некоторую величину (угол, расстояние).

Каждой величине раскрытия створок соответствует определённая величина упругого сопротивления лигамента, равная силе сокращения аддукторов. Если известны упругие свойства лигамента как пружины, с одной стороны, и величина раскрытия створок, с другой, то при установившемся раскрытии створок такое взаимнооднозначное соответствие легко измерить и рассчитать. Конкретные измерения на черноморской мидии средних размеров показывают, что диапазон действующих сил довольно большой. Так, у мёртвых мидий при полностью раскрытых створках и расслабленном лигаменте сила, которую должны преодолевать мускулы-замыкатели при сокращении, составляет 0 Н, при плотно закрытых створках и полностью деформированном лигаменте у живых мидий – более 4 Н (на уровне аддуктора). В то же время силы и процессы при переходах из одного состояния раскрытия в другое, при поддержании створок в полуоткрытом или закрытом состоянии *a priori* остаются неизвестными – на них на последующих страницах в основном и будет сконцентрировано наше внимание.

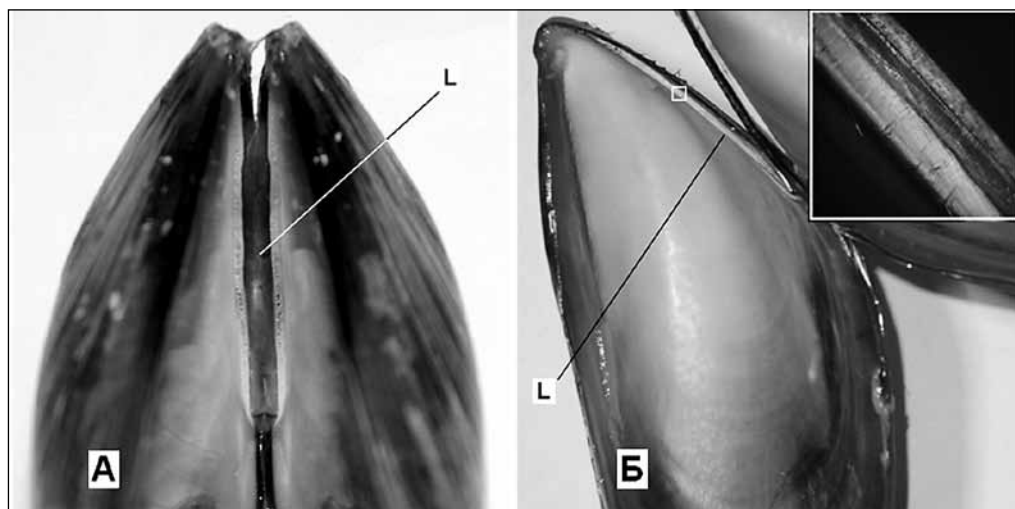


Рис. 6*. Вид на лигамент и раковину мидии.

А. Вид на лигамент и раковину мидии изнутри раковины (мягкие ткани удалены): L – лигамент.
 Б. Разрез по соединению створок раковины и лигаменту: L – лигамент. Вверху справа представлена увеличенная область среза, выделенная малым белым квадратом

Движения створок как движения пружинного маятника. Раковина мидии, как уже отмечалось, представляет собой два рычага-створки, соединённые подвижно по оси вращения (рис. 5). Формально они подобны рычагам, например, локтевого сустава руки человека, работа которого детально исследована и описывается системой дифференциальных уравнений (Akazawa, 1974). Однако движения створок мидии радикально отличаются от движений руки. Движения руки обслуживаются, как минимум, двумя мускулами-антагонистами, бицепсом, отвечающим за сгибание, и трицепсом, отвечающим за разгибание. Движение же створок раковины осуществляется без мускулов антагонистов, оно обслуживается по сути одним сокращающимся мускулом-замыкателем, задним аддуктором. При большем сокращении аддуктор закрывает створки, при меньшем – створки раскрываются под действием лигамента. Так что в качестве антагониста аддуктору выступает лигамент, который все время стремится раскрыть створки. Он-то и обеспечивает открывание створок при уменьшении сокращения аддуктора и, соответственно, фактически выполняет очень важную функцию мышцы-открывателя створок, как если бы она у мидии была.

Так что кинематическая схема раковины двустворчатого моллюска, скорее, подобна не локтевому суставу, а пинцету и/или камертону: и створки раковины моллюска, и пинцет, и камертон представляют собой два соединённых рычага, в месте соединения которых имеется упругая связка, а далее – некоторый источник движущей силы. Если закрепить один рычаг, временно приложить силу к другому рычагу, вывести его из состояния равновесия и отпустить, то он, подобно маятнику, будет совершать колебания, которые описываются известными уравнениями. Любая система, как считается (Савельев, 1970), имеет свойства маятника, если она обладает следующими двумя ключевыми свойствами: (а) существует возвращающая сила, стремящаяся вернуть систему в равновесие, если система выведена из состояния равновесия; и (б) эта возвращающая сила в точности или приближённо пропорциональна перемещению (подчиняется закону Гука). Такими свойствами обладают и пинцет, и камертон, в чем легко можно убедиться, измерив их параметры и наблюдая за их колебаниями.

Измерения параметров лигамента мидий показывают, что створки их раковины также имеют необходимые свойства маятника: во-первых, лигамент стремится вернуть створки в полностью раскрытое (нулевое) состояние, и, во-вторых, деформация лигамента, как показывают приведённые ниже измерения, пропорциональна прилагаемой силе, т.е. лигамент обладает квазиупругими свойствами (подчиняется закону Гука). Механические свойства лигамента измерены экспериментально на прооперированном моллюске с помощью простого приспособления, состоящего из весов и вертикальной измерительной линейки. У мидии удаляли все мягкие ткани, оставив только лигамент. Далее одну (нижнюю) створку закрепляли горизонтально клеем на платформе весов. В области обеих створок, наиболее удалённой от оси вращения, располагали вертикальную линейку. Далее сверху вниз прикладывали усилие на верхнюю створку в области, наиболее удалённой от оси вращения. После чего одновременно регистрировали создаваемое вертикальное усилие и расстояние между створками.

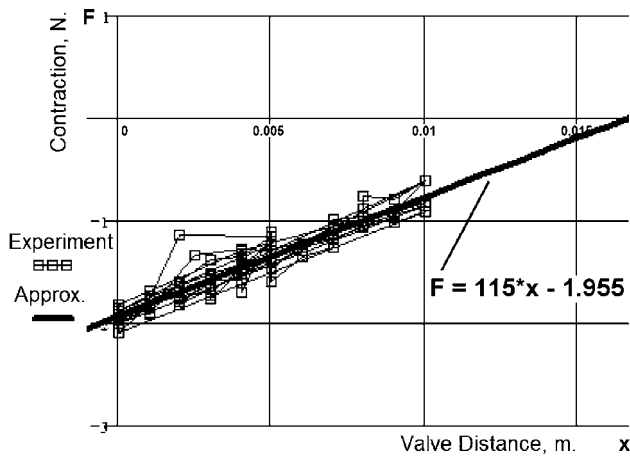


Рис. 7. Натурные измерения квазиупругих свойств лигамента мидии. Ось абсцисс – расстояние между створками в точке E, м (см. рис. 5); ось ординат – упругая сила лигамента, в Н. Experiment – измеренные значения силы упругости лигамента при различных расстояниях между створками; Approx. – линейная аппроксимация зависимости упругой силы лигамента от величины раскрытия створок. Детали – в тексте

Получен ряд измерений силы упругости лигамента при различных расстояниях между створками (Experiment), а также встроенными средствами MathCAD определена линейная аппроксимация (Approx) зависимости упругой силы лигамента от величины раскрытия створок (рис. 7). Хорошо видно, что в исследуемом диапазоне раскрытия створок упругая сила лигамента пропорциональна расстоянию между створками, что хорошо описывается линейной аппроксимацией:

$$F = k \cdot x + F_0;$$

где F – упругая сила лигамента, в Н;

k – коэффициент упругости лигамента, в дальнейших расчётах принято $k=115$ Н/м;

x – расстояние между створками (в м) в области, наиболее удалённой от оси вращения (область E, рис. 5);

F_0 – сила упругости лигамента полностью закрытых створок мидии в области, наиболее удалённой от оси вращения (область E, рис. 5). В дальнейших расчётах принято, $F_0=1,955$ Н.

Это даёт все основания рассматривать створки мидии, соединённые упругим лигаментом, как систему, способную совершать колебания, а именно, как торсионный (крутильный) физический маятник, центр масс которого смещён относительно оси вращения. Его движения можно описать соответствующим уравнением, близким к уравнению В. Дещеревского (1977), предложенному для сокращающейся мышцы, и/или К. Аказавы (Akazawa, 1974), принятому для описания движений руки в локтевом суставе. Однако, в отличие от локтевого сустава руки человека, все активные движения створок мидии осуществляются только аддукторами, а пассивные – противодействующим лигаментом, поэтому требуется несколько иное решение. Кроме того, необходимо подчеркнуть следующее:

- сила сокращения аддукторов приложена между створками по хорде, а не по касательной к дуге движения;
- в экспериментах традиционно измеряется расстояние между створками (по хорде) в точках створок, наиболее удалённых от оси вращения (см. рис. 1, рис. 5), но не угол между створками (по дуге);
- для малых углов (до 20 °) разница между хордой и дугой не превышает 2%;
- расчёт момента инерции для неравномерно распределённых тканей мидии и раковины створок, масс перетекающей воды практически невозможен.

Как следствие, далее будут рассматриваться движения створок раковины как движения некоего пружинного маятника (рис. 8), испытывающего при движении влияние вязких сред, обладающих демпфирующими свойствами (демпферы D1, D2 на рис. 5). При этом (рис. 8) груз маятника на подвижном конце пружины находится в начале координат X_0 , он представляет конец (точка E, рис. 5) подвижной створки реальной мидии. Закреплённый конец пружины, который представляет конец неподвижной створки, зафиксирован на расстоянии максимального раскрытия створок. На линию OX, то есть на линию действия сил, переносятся с соответствующими коэффициентами все составляющие маятника: колеблющаяся масса (m) подвижной створки, вязкое сопротивление (демпфер) движению, упругая сила связки-лигамента, сила сокращения аддукторов. При движениях груз «колеблется» вдоль линии OX (рис. 8) – у мидии она как бы проходит через точки створок, наиболее удалённые от оси вращения (рис. 5, E; рис. 8, m), перпендикулярно к оси вращения створок (рис 5, AB).

В этом случае движение массы (m) подвижной створки по отношению к другой, фиксированной створке, может быть описано «дифференциальным уравнением второго порядка с правой частью» (терминология по: Выгодский, 1966) как движение сильно демпфированного пружинного маятника под действием внешней силы:

$$m \cdot \frac{d^2 x}{dt^2} + c \cdot \frac{dx}{dt} + k \cdot x = P(t);$$

где: x – расстояние между концами пружины (между створками), м;
 t – время, с;

m – масса груза (масса одной створки вместе с внутренними тканями, перенесённая в точку створки, наиболее удалённую от оси вращения), кг;

c – коэффициент вязкого сопротивления движению груза (отражает присутствие интегрального демпфера, который включает в себя неизвестные вязкие свойства: (1) мягких тканей животных (мантии, сифонов) и перетекающей внутри и снаружи раковины воды (D1, рис. 5), а также (2) мускулов-замыкателей (аддукторов) (D2, рис. 5), Н*с/м;

k – коэффициент упругости пружины (т.е. коэффициент упругости лигамента, измеренный в эксперименте), Н/м;

$P(t)$ – внешняя сила, приводящая маятник в движение (сила сокращения аддукторов, которые закрывают-открывают и/или удерживают створки в стационарном положении), Н.

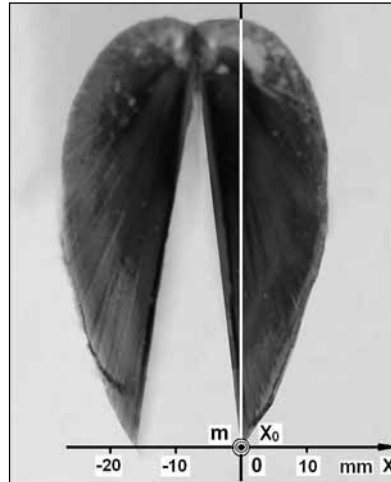


Рис. 8. Мидия (вид спереди) как пружинный маятник: одна створка (СЛЕВА) закреплена неподвижно, в точку второй створки X_0 , соответствующую полному раскрытию и наиболее удалённую от оси вращения (см. также рис. 5), с поправками перенесены все действующие силы и масса створки (m). Эта точка совершает «колебания» вдоль оси OX . Створки показаны в полностью раскрытом состоянии, когда сила упругости лигамента и сила сокращения аддукторов равны 0, что наблюдается только у мёртвых мидий

Общее решение уравнения (по: Выгодский, 1966) получено для сильно демпфированного маятника (при положительном дискриминанте), при $P(t) = P1 - \text{Const}$, где $P1$ – разность между предыдущей и текущей внешними силами (у мидии разность между предыдущей силой сокращения аддукторов и текущей силой), причём переход от одной к другой происходит скачкообразно. Коэффициент упругости лигамента (k), так как лигамент обладает квазиупругими свойствами (см. рис. 7), принят не изменяющимся при движении створок. Также в первом приближении m , и c (у мидии масса створки, коэффициент вязкости) приняты не изменяющимися при движении, т.е. константами. Тогда решение:

$$x(t) = C1 \cdot e^{r1t} + C2 \cdot e^{r2t} + \frac{P1}{k}.$$

После определения корней ($r1$ и $r2$), задания начальных условий ($x0$, $x0'$ и $P1$) и «постоянных» уравнения ($C1$ и $C2$) можно легко рассчитать и представить графически идеальные (модельные) движения рычагов-створок для установившихся раскрытий рычагов-створок, а также во время переходов от одного раскрытия к другому.

В качестве примера на рис. 9 приведён (внизу) расчётный график движения «рычага-створки» маятника с параметрами, близкими к некоторой идеальной мидии, при ступенчатых изменениях сил сокращения «аддукторов», перенесённых в точку E . Также (вверху) приведены для сравнения графики изменения освещённости и движений створок 6 реальных мидий в течение 1,5 ч до выключения света и 1,5 ч после выключения света. Можно отметить определённое сходство характера движения живых мидий и модели, хотя у модели движения явно проще реальных.

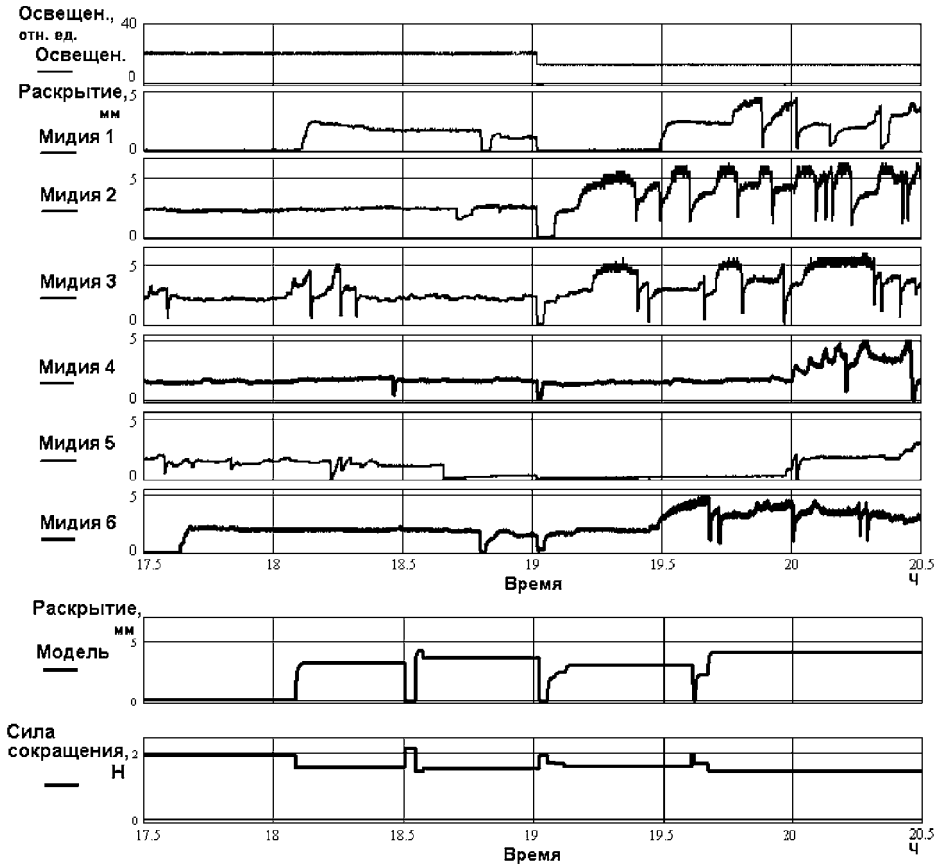


Рис. 9. Движения реальных мидий и модели.

Вверху – освещённость и движения створок 6 мидий в нормальных условиях: 1,5 ч на свету, выключение света, 1,5 ч в темноте.

Внизу – динамика движений сильно демпфированного пружинного маятника (имитация движений створки мидии). Оси абсцисс – время, ч; оси ординат: верхний график – освещённость, отн.ед.; 6 графиков ниже – раскрытие створок 6 мидий, мм; ниже – расчётное расстояние между положениями концов «створок» модели, мм; внизу – сила сокращения «аддукторов» модели, Н, приведённая к концам рычагов. Детали в тексте

Важно также отметить, что движущие силы маятника (у мидии мускулы-замыкатели), противодействуя упругому лигаменту, всегда находятся в сокращенном состоянии – им требуется прикладывать заметные силы сокращения для поддержания «створок» модели и в закрытом, и в «открытом» состоянии. На примере рис. 9 эти силы всегда более 1,48 Н (раскрытие 4,2 мм и менее), или даже при экстренном закрывании створок больше силы упругости лигамента полностью закрытых створок (более 1,955 Н). Только при полном раскрытии рычагов-створок около 17 мм (подобно полному расслаблению аддукторов при гибели моллюска) сила сокращения «аддукторов» была бы равна 0.

Таким образом, задав силы и моменты их приложения, удаётся рассчитать и представить графически движения рычагов-«створок» модели мидии, причём можно отметить определённое сходство смоделированных движений и движений реальных животных (см. рис. 2 – 4, 9). Важно подчеркнуть, что, благодаря квазиупругим свойствам лигамента легко решается и обратная задача: по движению реальных животных (по известным в конкретные моменты расстояниям между

створками) можно рассчитать силы сокращения лигамента, а по ним и силы сокращения аддукторов, которые равны с обратным знаком силам сокращения лигамента. Далее такой подход будет использован для непосредственного сравнения движений реальных животных и модели. Более того, знание сил упругости лигамента (рассчитанных по расстояниям между створками) и определённых по ним сил сокращения аддукторов можно использовать для оценки энергетических затрат мидий на механическую работу при переходах от одного раскрытия створок к другому и при поддержании створок в соответствующем адекватном раскрытии. Для этого достаточно знать величину раскрытия створок, рассчитанные силы сокращения аддукторов, КПД работы мускулов при обычном и catch-состоянии (защелкнутом состоянии) створок, а также соответствующее время совершаемых действий. Такой анализ, однако, выходит за рамки данной работы.

Сравнение модельных и реальных движений створок мидии. Параметры уравнения движения модели, с какими ее движения близки к движениям реальных животных, получены непосредственными измерениями на условно средней мидии (масса – m , коэффициент упругости лигамента – k) и опосредованно путем подбора значений, дающих близкую картину движений модели и реальной мидии (коэффициент вязкости (демпфирования) – c). Масса условно средней мидии длиной около 60 мм, приведённая к точке створки, наиболее удалённой от оси вращения, принята равной $m=0,013$ кг, коэффициент упругости лигамента – $k=115$ Н/м (см. рис. 7). Величина демпфирования (коэффициента вязкости) реальных мидий, вероятно, варьирует, так как условия внутри раковины при закрывании створок (выталкивание воды и сжатие тканей и лигамента) и их открывании (всасывание воды, расправление тканей, расправление лигамента) различны. Демпфирование также может зависеть от состояния животных и совершаемой реакции, большой вклад в демпфирование вносят параметры сокращения мускулов-замыкателей. Так что в наших условиях непосредственными измерениями параметры демпфера определить невозможно, поэтому коэффициенты вязкости (демпфирования) определены косвенно, в основном визуальным сравнением кривых движения модели и створок реальных животных, а именно, расстояний между створками и скоростей закрывания-открывания в различных условиях.

Процедура сравнения модельных и реальных движений створок состояла из нескольких этапов. Прежде всего, из сплошной записи реальных движений створок мидий выделяли представляющую интерес характерную стереотипную последовательность движений створок (паттерн, рисунок реакции); далее в выбранной записи реальных движений, которые предполагается имитировать (моделировать), выделяли ключевые моменты времени и расстояния между створками и по расстояниям определяли цифровые значения сил сокращения аддукторов; после чего производили расчёт движений маятника, изменяя ступенчато в ключевые моменты времени «силы сокращения аддукторов» модели; и, наконец, проводили визуальное и параметрическое сравнение модельных и реальных движений створок с выделением черт сходства и различий. При необходимости вносили коррективы в моменты приложения, значения коэффициента демпфирования и перепады сил аддукторов при закрывании (открывании) створок таким образом, чтобы скорости переходных процессов были более близки, заново рассчитывали движения створок модели и заново сравнивали кривые движения створок модели и реальных мидий. Такая коррекция может продолжаться до бесконечности, так как реальные движения всегда сложнее движений модели. Но если кривые визуально достаточно близки, то считали, что в данной форме поведения параметры модели отражают параметры мидии, в частности, значение коэффициента вязкости (демпфирования) модели отражает вязкие

свойства реальной мидии. Его вариации при разных состояниях мускулов-замыкателей и разных формах поведения позволяли судить о механизмах работы как мышечной системы мидии, так и мидии в целом как рычажной конструкции.

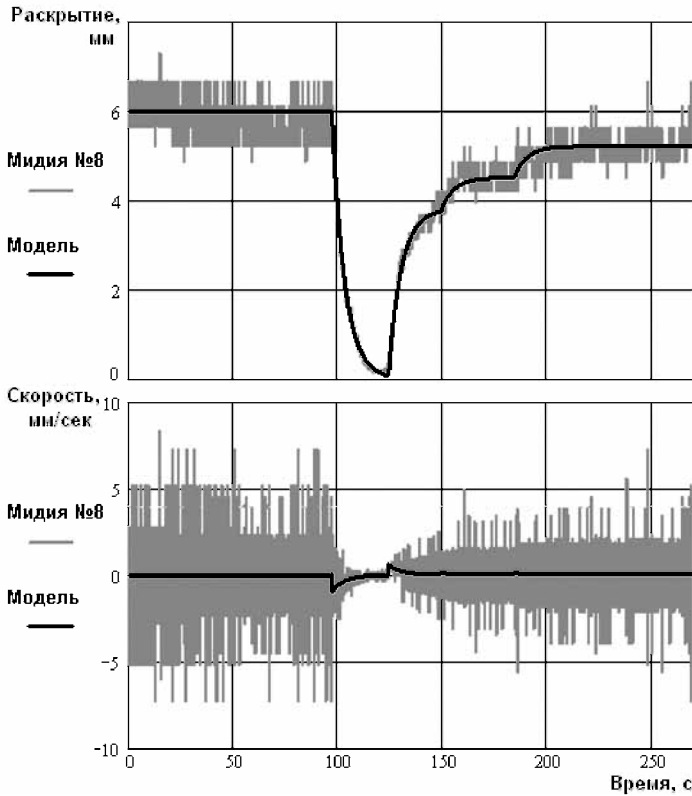


Рис. 10. Динамика движений створки модели и реальной мидии №8 (канал 6) при медленном спонтанном закрывании-открывании, представленном в верхней части рис. 2: сверху – расстояния между створками модели и мидии, мм; внизу – скорости движения, мм/с. Подробности – в тексте

На рис. 10–13 детально представлены движения модели и движения реальных мидий при некоторых стереотипных формах поведения – спонтанных закрываниях-открываниях створок и теновом рефлексе, которые кратко описаны ранее (рис. 2–3). Проиллюстрированы изменения расстояний между створками и соответствующие им скорости движения (первые производные). Скорости не всегда удаётся определить адекватно из-за значительного шума аналого-цифрового преобразователя (АЦП) при больших расстояниях между датчиком Холла и магнитом (см. рис. 2, 10–13). При больших раскрытиях створок расчёт первой производной даже после сглаживания исходных данных даёт значения скоростей, которые превышают реальные, т.е. даёт значения «скоростей» шума АЦП, а не скорости створок. Это хорошо видно далее на некоторых рисунках (например, рис. 10), и это учтено при анализе движений.

Для простого медленного спонтанного закрывания-открывания створок (рис. 10) легко удаётся найти движения модели, которые близки к движениям мидии. Динамика закрывания и открывания створок модели и «натуры» различаются незначительно при едином для закрывания и ступенчатого открывания коэффициенте вязкости (демпфирования) $c=700 \text{ Н}^*\text{с/м}$.

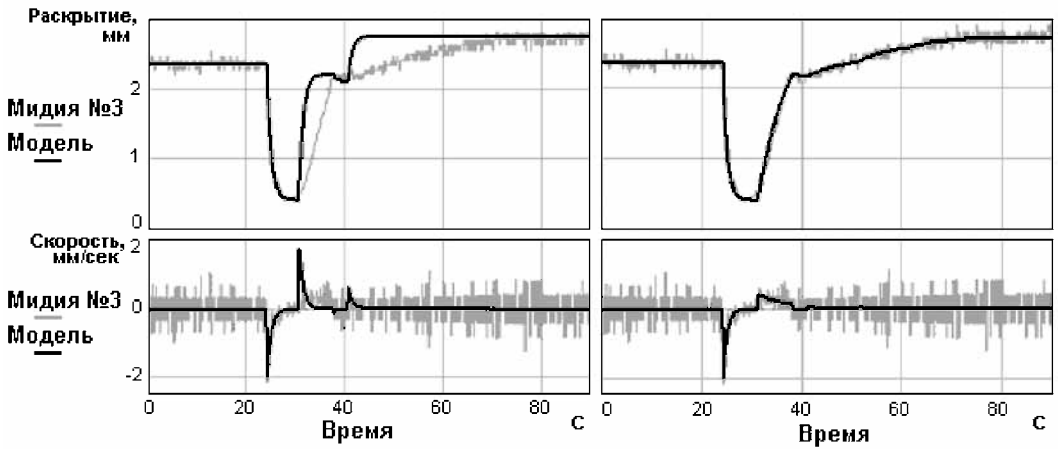


Рис. 11. Динамика движений створки модели и реальной мидии №3 при быстром и сложном спонтанном закрывании-открывании: сверху – расстояния между створками модели и мидии; внизу – скорости движения створок. Слева – коэффициенты демпфирования при открывании и закрывании створок одинаковые – $c=100 \text{ Н}^*\text{с/м}$. Справа – коэффициенты демпфирования различны: при закрывании $c=100 \text{ Н}^*\text{с/м}$; при открывании $c=700 \text{ Н}^*\text{с/м}$. Подробности – в тексте

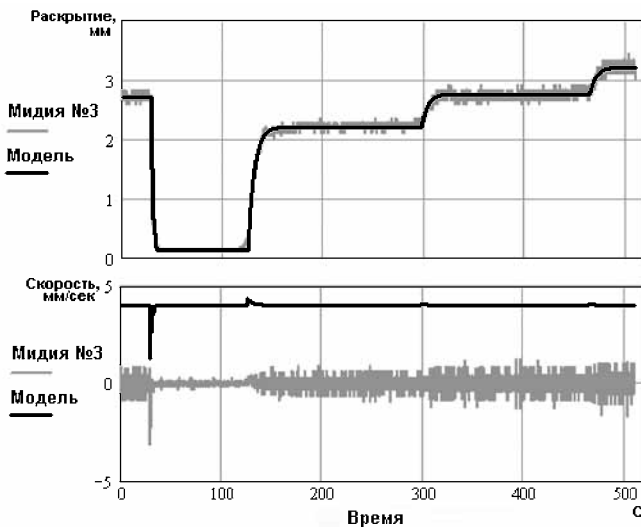


Рис. 12. Динамика движений створки модели и реальной мидии №3 при «теновом рефлексе», так же представленная на рис. 4: сверху – расстояния между створками модели и мидии, мм; внизу – скорости движения створок, мм/с; график скорости модели поднят на 4 единицы. Коэффициенты демпфирования различны: при закрывании $c=80 \text{ Н}^*\text{с/м}$; при открывании $c=700 \text{ Н}^*\text{с/м}$. Подробности – в тексте

Для большинства других спонтанных движений, которые обычно осуществляются с различающимися скоростями открывания и закрывания – с большей скоростью закрывания и с меньшей скоростью открывания створок, – требуется принимать коэффициенты вязкости (демпфирования) для каждого действия различными (рис. 11). Если принять их одинаковыми – например, демпфирование при закрывании и открывании $c=100 \text{ Н}^*\text{с/м}$, хорошо подходящее для моделирования закрывания створок, – то наблюдается значительное расхождение движений модели и реальной мидии (рис. 11, слева). Если же принять коэффи-

коэффициенты демпфирования различными для закрывания и открывания – демпфирование при закрывании $c=100 \text{ Н*с/м}$; демпфирование при открывании $c=700 \text{ Н*с/м}$, – то модель и реальность практически не отличаются (рис. 11, справа). Сложные движения реальных мидий, например, при сложном ответе на затенение (рис. 12), также удаётся хорошо имитировать, если коэффициенты демпфирования принимать различными для закрывания створок и их открывания – демпфирование при закрывании $c=80 \text{ Н*с/м}$, при открывании – $c=700 \text{ Н*с/м}$.

Как представленные на рисунках, так и не представленные результаты сравнения движений мидий и модели после подбора параметров показывают, что в большинстве случаев закрывание створок происходит с большей скоростью (коэффициент демпфирования малый), чем их открывание (коэффициент демпфирования большой). В то же время следует отметить, что, хотя условия открывания и закрывания створок различаются, маловероятно, что реально у мидии при сжатии и расслаблении мягкие ткани так сильно меняют свойства (в 8 – 10 раз); условия перетекания воды также вряд ли меняются так сильно. Поэтому следует более пристально рассмотреть вклады в демпферные свойства и других составляющих. Ведь сопротивление движению створок оказывают все движущиеся составляющие – и ткани, и вода, и мускулы-замыкатели, – все они, естественно, не могут перейти в другое положение мгновенно.

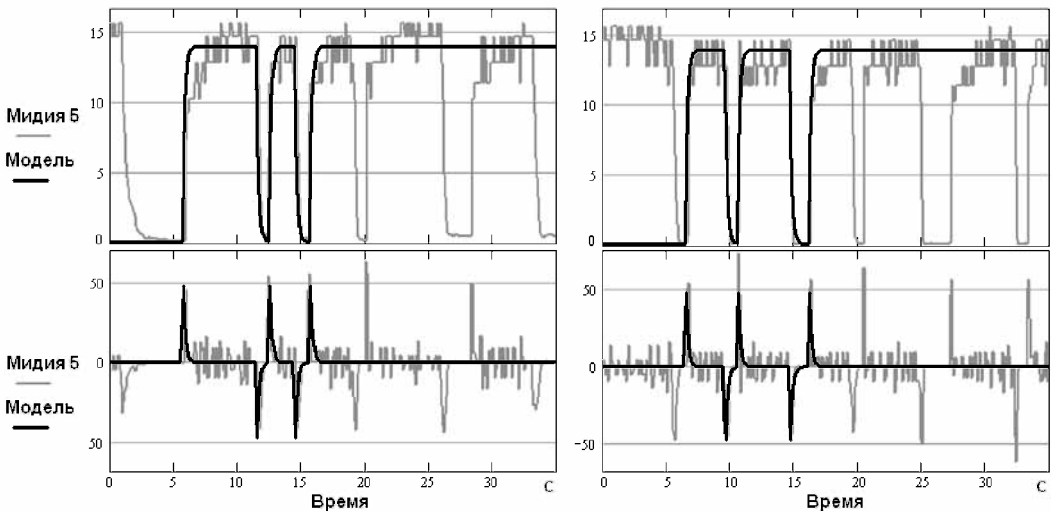


Рис. 13. Динамика реальных движений створок мидии №5 с перерезанными мускулами-замыкателями и движений модели. Оси абсцисс – время, с; оси ординат: вверху – расстояния между реальными створками и «створками» модели, мм; внизу – их скорости движения, мм/с. Слева – эксперимент на воздухе, справа – в воде. Подробности – в тексте

Иными словами, на динамику переходов от одного раскрытия к другому, кроме демпфирующего воздействия пассивных мягких тканей и воды, влияют мускулы-замыкатели, которые создают и испытывают силы сжатия-расслабления. Мускулы-замыкатели, по данным А. Хилла (Hill, 1938), К. Аказавы (Akazawa, 1974) и других исследователей, сами обладают значительными демпфирующими (вязкими) свойствами. Поэтому в отдельной серии экспериментов, проведенных на мидиях, подвергнутых хирургическому вмешательству, исследованы движения створок без активного участия мускулов-замыкателей (рис. 13). Так сделана попытка измерить демпфирующие свойства (коэффициент вязкости) только

мягких тканей и перетекающей воды, т.е. установить вклад в сопротивление движению только одного демпфера, D1 (см. рис. 5), без участия аддуктора.

Измерение (точнее, подбор) коэффициентов вязкости только мягких тканей и перетекающей воды проводили на оперированных животных – мидиях, у которых мускулы-замыкатели дезактивированы перерезкой, так называемых «чистых» мидиях, имеющих створки, мягкие ткани, перетекающую воду, пассивные мускулы-замыкатели как ткани, но без их мышечной силы. Мягкие ткани аддукторов сохраняли, чтобы размерно-массовые параметры мидии в результате операции изменялись минимально.

На рис. 13 представлены записи движений створок такой мидии под действием внешней закрывающей силы и лигамента, открывающего створки. Закрывающее усилие (примерно 2–3 Н) создавали, быстро сжимая створки пальцами руки; открывание створок происходило пассивно только под действием силы упругости лигамента после освобождения створок. Эксперимент проводился в воздухе, и для сравнения сразу же после этого в воде, чтобы также оценить вклад в демпфирование перетекающей воды.

Кривые движения модели и створок прооперированной мидии (рис. 13) близки при коэффициенте вязкости (демпфере) при закрывании и открывании створок – $c=20 \text{ Н*с/м}$. Различия движений модели и прооперированной мидии на воздухе и в воде практически не заметны (см. рис. 13, слева и справа). Поэтому приходится констатировать, что при нашей точности измерения и только визуальной оценке различий установить явный вклад перетекающей воды в демпфирование движения створок не удаётся. Таким образом, для мягких тканей, включая ткани аддукторов, и перетекающей воды принят коэффициент вязкости $c=20 \text{ Н*с/м}$, скорость раскрытия – порядка 5 см/с.

Полученные значения демпфирования оперированных (без участия аддукторов) мидий заметно отличаются от коэффициентов демпфирования и скоростей движений створок мидий с интактной мускулатурой (см. рис. 10–12). Коэффициенты демпфирования мидии без вклада аддукторов ($c=20 \text{ Н*с/м}$) отличаются в 4–50 раз от таковых коэффициентов реальных мидий (для закрывания $c=80–100 \text{ Н*с/м}$; для открывания $c=700–1000 \text{ Н*с/м}$), а скорость открывания створок (около 50 мм/с) без аддукторов примерно в 15 раз больше самой большой представленной скорости закрывания реальных створок (3,2 мм/с – на рис. 12). Так как основные параметры (масса, упругость, силы сокращения) у интактных мидий примерно такие же, как у мидии с дезактивированной мускулатурой, то это означает, что у интактных животных при закрывании и открывании створок различия кривых движений и скоростей закрывания и открывания определяются мускулами-замыкателями. Это подтверждает интуитивное представление, что именно мускулы-замыкатели в основном определяют наблюдаемую динамику движений створок при переходах от одного раскрытия к другому.

Можно считать установленным, что коэффициенты вязкости (параметры демпфирования) модели варьируют в широком диапазоне от 20 Н*с/м для пассивных мягких тканей препарата мидии без участия аддукторов, через 80–100 Н*с/м для активно сокращающихся аддукторов при закрывании створок, до 1000 Н*с/м и более для расслабляющихся аддукторов. И это настораживает.

Тем не менее, однако, значения коэффициентов вязкости даже такого диапазона находят свое подтверждение в значениях, известных для скелетно-мышечной системы животных и человека (Akazawa, 1974). Прежде всего, для пассивных тканей локтевого сустава человека известны значения, которые после пересчета и введения поправки на различия массы и линейных размеров мидии и сустава человека, дают очень близкие значения. Так, по Л. Водовнику (Vodovnik et al., 1967,

цит. по Akazawa, 1974) коэффициент вязкости (демпфер) локтевого сустава – $1,2 \cdot 10^7$ дин*см/(Рад/с). Это $480 \text{ Н}^* \text{с/м}$, если принять плечо крутящего момента 5 см, и, соответственно, скорость 1 Рад/с принять 5 см/с. То есть, при близких плече и скорости, примерно в 25 раз больше, чем у мягких тканей мидии. Однако здесь следует учитывать, что массы тканей локтевого сустава и тканей мидии различаются более чем на порядок, скажем, в 10–20, может, в 30 раз: если у мидии это 20–30 г, то локоть человека без мышц – примерно 150–200 г, а по сечению различаются примерно в 30 раз. Иными словами, с оговорками можно принять, что для тканей без активного участия мускулов имеется довольно хорошее согласие коэффициентов вязкости мягких тканей руки человека (локтевого сустава) и тканей мидии, хотя «сустав» мидии и сустав человека очень сильно различаются.

Далее, даже более примечательна близость параметров вязких свойств активно сокращающихся и пассивно расслабляющихся мышц мидии и других животных. Для мускулов-замыкателей интактных мидий мы определили (рис. 10–12), что при быстром закрывании створок мидий коэффициент вязкости 80–100 $\text{Н}^* \text{с/м}$, а при раскрывании – 700–1000 $\text{Н}^* \text{с/м}$ и более. Эти значения в 4–50 раз больше коэффициентов вязкости мягких тканей, перетекающей воды и пассивных мускулов-замыкателей (у оперированной мидии $c=20 \text{ Н}^* \text{с/м}$, см. рис. 13), поэтому можно считать, что большие значения, в основном, характеризуют вязкость мышц мидии. Причём вязкость сокращающейся мышцы мидии примерно в 10 раз меньше вязкости расслабляющейся мышцы. Точно такое же соотношение вязкостей сокращающейся и расслабляющейся мышцы свойственно мышцам лягушки. К. Аказава (Akazawa, 1974, стр. 134. Table VI–1) приводит нормированные значения для коэффициента вязкости мышцы лягушки, которые для сокращения в 10 раз меньше, чем для расслабления – 0,35 против $3,48 P_0^* \text{с/Lo}$. Если принять $P_0=2 \text{ Н}$ (максимальная сила упругости лигамента для закрытых створок), а $L_0=10 \text{ мм}$ (максимальное раскрытие створок живых мидий), то получим абсолютные значения коэффициентов вязкости для закрывания створок (сокращения аддукторов) – 70 $\text{Н}^* \text{с/м}$, а для раскрывания – около 700 $\text{Н}^* \text{с/м}$. Это удивительно близко к полученным нами значениям для спонтанных движений и теневого рефлекса (см. рис. 10–12). Кроме того, во второй части книги К. Аказава (Akazawa, 1974, стр. 262. Table VI–1) приводит абсолютные значения коэффициента вязкости при максимальном сокращении руки – $2,58 \cdot 10^6$ дин/(см/с). Это примерно 2600 $\text{Н}^* \text{с/м}$. В таком значении не учтены размеры мышц. Если же учесть соотношения поперечного сечения среднего бицепса человека и мускулов-замыкателей мидии (примерно 25/1), то также наблюдается очень хорошее совпадение коэффициентов вязкости – около 100 $\text{Н}^* \text{с/м}$ для бицепса и 80–100 $\text{Н}^* \text{с/м}$ для мускула-замыкателя.

Вероятно, различия параметров движения для закрывания створок и их открывания в значительной мере определяются тем, что физиологические процессы сокращения и расслабления мышцы асимметричны. Если сокращение мышцы (закрывание створок – переход от более открытого к менее открытому или полностью закрытому состоянию) происходит активно под действием сил сокращения мышц, которые иногда могут быть больше силы упругости лигамента полностью закрытых створок, то расслабление – пассивно под действием внешних сил (напр., Akazawa, 1974). Соответственно, динамика раскрытия створок должна определяться особенностями движения этих внешних сил (главным образом, силы упругости лигамента). Это находится в согласии с известными данными о работе мускулов при активном сокращении и пассивном расслаблении.

Физиологические механизмы работы мышц двустворчатых моллюсков довольно сложны и изучаются больше века (обзоры: Hooper et al., 2008; Butler, Siegman, 2010). Сокращение мускулов-замыкателей происходит активно посредством

общего для мышц животных актин-миозинового взаимодействия – головки миозина «шагают» по актину. Закрытое и полузакрытое состояние створок, т.е. их поддержание в «замкнутом» состоянии – catch-состоянии (в котором створки живых мидий находятся почти всегда, всю «сознательную» жизнь), осуществляется посредством специального механизма (Hooper et al., 2008), снижающего, как известно, в 10 и более раз энергетические затраты на сокращение (Baguet, Gillis, 1968). Catch-состояние поддерживается при дефосфорилировании специального длинного белка, твитчина, который разгружает актин-миозиновые связи, принимая на себя эти связи, буквально оплетая актиновые и миозиновые нити (Siegman et al., 1998; Shelud'ko et al., 2007; Galler et al., 2009). Расслабление аддукторов происходит снятием твитчиновой связи и переводом сокращения на пассивное снятие напряжения и обычное актин-миозиновое поддержание сокращения во время перехода на новый уровень. Возможно, именно поэтому в записи открывания створок живых мидий часто, заметно чаще, чем при закрывании, наблюдаются сложные ступеньки (см. рис. 9, 11, 12), которые можно объяснить тем, что именно на «ступеньках» происходят переходы от одного механизма сокращения к другому.

Заключение. Движения створок мидий представляют собой ограниченный круг стереотипных последовательностей движений в ответ на изменения внутреннего состояния и окружающей среды. Хотя на рис. 2–4 представлены только основные стереотипные последовательности движений при спонтанных схлопываниях и избегании опасности, они, однако, представляют большинство исследованных движений. Динамика движений створок при переходах от одного уровня раскрытия створок к другому, стационарные закрытое и полуоткрытое состояния имеют много повторяющихся особенностей и характерную форму. Это – быстрое закрывание створок, поддержание в закрытом состоянии, быстрое или медленное открывание створок, наличие ступенек и т.п.

Раковина мидии представляет собой механическую конструкцию из двух подвижно соединённых рычагов-створок, совершающих друг относительно друга сближение-удаление. Движения рычагов-створок близки к движениям суставов конечностей, например, локтевого сустава руки человека. Однако в отличие от локтевого сустава, который совершает движения под действием, как минимум, двух мускулов-антагонистов, бицепса и трицепса, движения створок мидии осуществляются только одним сокращающимся элементом, аддуктором. В качестве антагониста аддукторам выступает лигамент, который непрерывно стремится раскрыть створки. В результате их противодействия створки устанавливаются в конкретное положение.

Существенно, что в рабочем диапазоне движений створок лигамент створок раковины обладает квазиупругими свойствами: его упругая сила пропорциональна деформации (подчиняется закону Гука). Это даёт основания создать математическую модель движений створок мидии как движений сильно демпфированного маятника и описать их дифференциальным уравнением второго порядка с правой частью.

Принятая модель движения створок, установленные экспериментально квазиупругие свойства лигамента, движущаяся масса, коэффициенты демпфирования позволяют по записи движений створок, если фиксируются именно расстояния между створками, рассчитать установившиеся силы упругости лигамента, соответствующие конкретному раскрытию створок, а по ним силы сокращения мускулов-замыкателей, которые равны с обратным знаком силам упругости лигамента. Такие сведения можно использовать для анализа динамики переходных процессов при закрывании-открывании створок мидий и модели, а также для независимого способа оценки энергетических затрат мидий на движения створок.

Модель даёт удовлетворительное совпадение движения модели с реальными движениями мидий не только при установившихся, стационарных поло-

жениях створок, но и при переходных процессах. Совпадение наблюдается при ступенчатом изменении силы сокращения – внешней силы в уравнении, близкой к реально развиваемой силе сокращения аддукторов мидии; и при выбранных соответствующим образом параметрах модели: массе движущихся створок, коэффициенте упругости лигамента, демпфирующих свойствах тканей и воды. Особенно хорошее совпадение наблюдается в движениях модели и животных при сравнении быстрых закрываний створок. Открывания, однако, обычно проходят более разнообразно и в большинстве случаев (см. рис. 11, 12) коэффициент демпфирования при открывании створок больше такового при закрывании.

Наилучшее совпадение наблюдается при коэффициентах демпфирования движения створок, определяемых тормозящим действием мягких тканей, воды, мускулов-замыкателей, для закрывания створок – 80–100, для открывания – 700–1000 Н*с/м. Наблюдаемые скорости движения створок – от десятых долей мм/с при медленном открывании створок до 2–4 мм/с при быстром закрывании створок при опасности. Максимальные скорости, около 50 мм/с (и минимальный коэффициент демпфирования, 20 Н*с/м), зарегистрированы только у мидии с перерезанными мускулами-замыкателями, в условиях, которые в природе не реализуются.

Эксперименты с перерезанными мускулами-замыкателями позволили исключить вклад в движения створок мидии мускулов-замыкателей как движителей и формальных демпферов. Причём без мускулов демпфирующее воздействие тканей мидии ($c=20$ Н*с/м) оказалось в 4–50 раз меньше, чем с интактными мускулами-замыкателями. Это можно считать экспериментальным доказательством значительной роли мускулов-замыкателей в обеспечении движений как формальных демпферов, тормозящих движения и створок (левая часть уравнения движения мидии как маятника), и движущей силы (правая часть уравнения). Причём движущая сила, очевидно, ведет себя асимметрично – сокращение и расслабление мускулов (закрывание и открывание створок) обслуживаются различными физиологическими механизмами и проходят с различными скоростями.

Можно констатировать, что в большинстве случаев мидии совершают относительно простые, быстрые движения створок при удалении отходов жизнедеятельности, теновом рефлексе, оперативных реакциях на механические воздействия. И эти движения створок реальных мидий довольно близки к их имитации с помощью модели движений створок как маятника. Это позволяет создать некоторую библиотеку модельных стереотипных последовательностей движений створок и использовать ее для «узнавания» движений реальных животных при анализе их поведения в ответ на изменения / не изменения состояния окружающей среды. Для этого может понадобиться умение моделировать не только отдельные формы поведения, какие представлены на рис. 10–13, но и поведение целой мидии со всеми формами поведения, некоторые из которых, по сути, и представлены в качестве примера на рис. 9–12.

Важно отметить, что представленная модель движения створок мидии – это только первое приближение. Все параметры модели движения мидии как маятника – масса, вязкость тканей, упругие свойства лигамента, считались при каждом переходе от одного раскрытия створок к другому константами. Силы сокращения аддукторов при переходе от одного уровня раскрытия створок к другому изменялись скачком, после чего сила сокращения также считалась константой. В реальности, естественно, ни масса и вязкость, ни силы сокращения таковыми не являются – они изменяются. Так, движущаяся масса створок вместе с вовлеченной в движение водой явно зависит от величины раскрытия створок, вязкость также может зависеть от расстояния между створками, просто потому, что изменяется соотношение между мягкими тканями и перетекающей водой.

Однако для мидий, у которых относительное раскрытие створок невелико (максимум 10/50–10/45), эти различия определить не удалось, поэтому их можно не учитывать. У других *Bivalvia*, с другой геометрией и большими массами перетекающей воды, например, у гребешков, особенно, крупных, зависимость параметров от раскрытия створок будет больше, что понадобится измерять и учитывать.

Благодарности. Автор благодарит директора Карадагского природного заповедника А.Л. Морозову, а также инженера М.А. Цаца (Белецкую) за помощь в анализе решений дифференциальных уравнений второй степени.

Литература

- Выгодский М.Я. Справочник по высшей математике. – М.: Наука, 1966. – 872 с.
- Гюбкин В.Ф. К вопросу о реакции черноморской мидии на механические раздражители и изменения освещения // *Летопись природы*. Том XXIV, 2007 год. – Симферополь: Н.Орианда, 2009. – С. 253–264.
- Гюбкин В.Ф. Циркадный ритм движений створок черноморской мидии, *Mytilus galloprovincialis* // *Биология моря*. – 2010. – **36**, № 6. – С. 415–423.
- Гюбкин В.Ф. Створки мидии как торсионный маятник // *Нейронаука для медицины и психологии: VII Международный междисциплинарный конгресс*. Судак, Крым, Украина, 3–13 июня 2011 г. / Труды / Под ред. Лосевой Е.В., Логиновой Н.А. – М.: МАКС Пресс, 2011. – С. 130–131.
- Гудимов А.В. Элементарные поведенческие акты движения створок мидий (*Mytilus edulis* L.) // *ДАН*. – 2003. – **391**, №3. – С. 422–425.
- Дехта В.А. Типология и некоторые экологические закономерности изменчивости формы раковины мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2002–2003 гг.)* / Сборник научных трудов. АзНИИРХ. – Ростов-на-Дону: Эверест, 2004. – С. 230–241.
- Дещеревский В.И. Математические модели мышечного сокращения – М.: Наука, 1977. – 160 с.
- Дьяконов В.П. Справочник по расчётам на микрокалькуляторах – М.: Наука. Главная редакция физико-математической литературы, 1985. – 224 с.
- Дьяконов В.П. Справочник по MathCAD PLUS 6.0 PRO – М.: СК Пресс, 1997. – 336 с.
- Зацепин В.И., Филатова З.А. Класс Двустворчатые (*Bivalvia*) // *Моллюски (Mollusca) / «Жизнь животных в 6-ти томах»*. Том 2. Беспозвоночные / Ред.: Зенкевич Л.А. и др. – М.: Просвещение, 1968. – С. 95–155.
- Иванов А.В. Морфология мидии Грея // *Биология мидии Грея*. – М.: Наука, 1983. – С. 7–15.
- Кеннеди Д. Торможение в зрительных системах // *Восприятие. Механизмы и модели* / Сборник переводов. – М.: Мир, 1974. – С. 159–168.
- Крюкова М.Е. Сравнительное исследование сократительной способности глицеринизированных аддукторов двустворчатых моллюсков // *Биофизика*, 1968. – **13**. – С. 886–889.
- Крюкова М.Е. Сравнительное исследование структуры и функции запирающих мышц двустворчатых моллюсков // *Механизмы мышечного сокращения* / Отв. ред. академик Г.М.Франк. – М.: Наука, 1972 (1971). – С. 119–129.
- Рубин А.Б. *Биофизика*, в 2-х томах. М.: 2004.
- Савельев И.В. Курс общей физики, том 1. Механика, колебания и волны, молекулярная физика. – М.: Наука, Главная редакция физико-математической литературы. 1970. – С. 220.
- Супрунович А.В., Макаров Ю.Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки. – Киев.: Наукова думка, 1990. – С. 264.
- Хилл А. Механика мышечного сокращения. – М.: 1972.
- Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Черном море / под ред. В.Н.Еремеева; НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь, 2010. – С. 424.

Akazawa K. Mathematical and physiological study on the contractile mechanism of muscle and the neuromuscular control system. – Osaka University, 1974. – 289 p.

Baguet F., Gillis J.M. Energy cost of tonic contraction in a Lamellibranch catch muscle // *J. Physiol.* – 1968. – **198**. – P. 127 – 143.

Braun R., Job W. Neues zum Lichtsinn augenloser Muscheln // *Naturwissenschaften.* – 1965. – **52**, No 16. – S. 482.

Butler T.M., Siegman M.J. Mechanism of Catch Force: Tethering of Thick and Thin Filaments by Twitchin // *J. Biomedicine and Biotechnology.* – 2010. – P. 20.

Curtis T. M., Williamson R., Depledge M.H. Simultaneous, long-term monitoring of valve and cardiac activity in the blue mussel *Mytilus edulis* exposed to copper // *Marine Biology.* – 2000. – **136**, No 5. – P. 837 – 846.

Galler S., Litzlbauer J., Kross M., Grassberger H. The highly efficient holding function of the mollusc 'catch' muscle is not based on decelerated myosin head cross-bridge cycles // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 2009. Published online (doi:10.1098/rspb.2009.1618).

Hill A.V. The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1938. – **126**. – P. 136 – 195.

Hill A.V. The Mechanics of Active Muscle // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1953. – **141**. – P. 104 – 117.

Hooper S.L., Hobbs K.H., Thuma J.B. Invertebrate muscles: thin and thick filament structure; molecular basis of contraction and its regulation, catch and asynchronous muscle // *Prog. Neurobiol.* – 2008. – **86**. – P. 72 – 127

Kennedy D. Neural photoreception in a Lamellibranch mollusc // *J. Gen. Physiol.* – 1960. – **44**. – P. 277 – 299.

Kramer K.J.M., Jenner H.A., de Zwart D. The valve movement response of mussels: a tool in biological monitoring // *Hydrobiologia.* – 1989. – **188/189**. – P. 433 – 443.

Martella T. Some factors influencing byssus thread production in *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia) Linnaeus, 1758 // *Water, Air and Soil Pollution.* – 1974. – **3**, No. 2. – P. 171 – 177.

Shelud'ko N.S., Matusovskiy O.S., Permyakova T.V., Matusovskaya G.G. 'Twitchin-actin linkage hypothesis' for the catch mechanism in molluscan muscles: evidence that twitchin interacts with myosin, myosin, and paramyosin core and affects properties of actomyosin // *Arch. Biochem. Biophys.* – 2007. – **466**. – P. 125 – 135.

Siegman M.J., Funabara D., Kinoshita S., Watabe S., Hartshorne D.J., Butler T.M. Phosphorylation of a twitchin-related protein controls catch and calcium sensitivity of force production in invertebrate smooth muscle // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 1998. – **95**. – P. 5383 – 5388.

Vodovnik L., Crochetire W.J., Reswick J.B. Control of a skeletal joint by electrical stimulation of antagonist // *Med. and Biol. Engng.* – 1967. – **5**. – P. 97 – 109.

Valves movements of Black Sea mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) as movements of strongly damped pendulum. V.F. Gnyubkin. The basic stereotyped movements of the mussels' valves committed in a variety of circumstances: when removing waste products, at the shadow reflex, at the reactions on mechanical stimulation, are described. The valves of mussel are described as levers which are similar to human arm in the elbow joint. The valves' elastic ligament is found to have a quasi-elastic property – in the working range of valves' closings elastic force of the ligament is proportional to the deformation. A minimal mathematical model of the mussels' valve movements is formulated. Movements of the valves are considered as movements of strongly damped spring pendulum under the forces of contraction of the muscles-contractors (adductors). A comparison of the simulated and real motions of valves gives features of their similarities and differences, the parameters of motion of the model and mussels, which gives an idea of the mechanisms of motion of real mussels. Thus, it was found that in most cases quick reflex closing of the valves takes place with a markedly higher speed than the slow and stepped opening of the valves. This requires to establish the different damping (viscous) coefficients for closing and opening of valves, which probably reflects, first of all, the important role of muscle-contractors as an engine of valves, and the second, the differences of the physiological mechanisms of muscle movement – at valves closing, at its holding in the closed state, and at valves opening, those, together with the acting forces of the elastic ligament, define the variable speeds of the valves.

Keywords: the Mussel, Valve Movements, Ligament, a Mathematical Model, a Pendulum.

М.А. Поляков¹, канд. биол. наук, зав. лаб., Е.С. Бабушина¹, канд. биол. наук
**БИОАКУСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕЛЬФИНОВ И ТЮЛЕНЕЙ
В КАРАДАГСКОМ ДЕЛЬФИНАРИИ: ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
И МЕХАНИЗМЫ РАБОТЫ СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА**

Представлен обзор экспериментальных исследований слуховой рецепции, характеристик пространственного слуха, механизмов акустической ориентации черноморских дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus p.*) и тюленей (*Callorhinus ursinus u Pusa caspica*), выполненных в лаборатории морских млекопитающих Карадагского природного заповедника.

Ключевые слова: дельфин, тюлень, акустический сигнал, локализация, слуховая рецепция, Карадагский заповедник

В процессе эволюции у млекопитающих, далеких по происхождению, но обитающих в одной, водной среде, сформировалась сложная, очень чувствительная слуховая система с несколькими каналами проведения звука, тонкой частотной настройкой, позволяющая им прекрасно ориентироваться в окружающем пространстве, легко обнаруживать, распознавать, определять координаты добычи, возможного источника опасности или просто постороннего объекта. Чрезвычайно важную роль в проведении полезных звуковых сигналов и шумов, в направленном слуховом приеме играют периферические структуры органа слуха морских млекопитающих, поражающие своим совершенством.

Если сопоставить основные характеристики слуха с анатомическими, морфологическими, функциональными адаптациями звукопроводящих структур различных видов животных, можно получить поистине золотой ключ к пониманию конкретных механизмов обработки акустической информации.

В лаборатории морских млекопитающих Карадагского природного заповедника более 35 лет проводятся исследования слуховой рецепции, особенностей и механизмов акустической ориентации черноморских дельфинов афалин и более 25 лет – ластоногих, представителей ушастых и настоящих тюленей (северные морские котики и каспийская нерпа) с применением методики инструментальных условных рефлексов с пищевым подкреплением.

Впервые в одной лаборатории проведены комплексные исследования характеристик слуха, особенностей и механизмов акустической ориентации животных с разнообразными адаптивными модификациями периферических структур органа слуха; накоплен колоссальный экспериментальный материал, подтверждающий уникальные возможности слухового анализатора водных и полуводных животных.

Результаты наших исследований и обзор работ других авторов приведены в наших публикациях (Бабушина, 1979, 1986, 1990, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001а,б,в; Бабушина, Заславский, 1982; Бабушина и др., 1986, 1990,а,б, 1991; Заславский, Бабушина, 1986, 1990; Бабушина, Юркевич, 1994а,б; Бабушина, Поляков, 2001, 2003, 2004, 2008 а,б, 2009; Babushina, Polyakov, 2011 и др.).

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

В настоящей статье представлен обзор наиболее важных результатов наших работ. Каждое из приводимых ниже цифровых значений, каждый научный вывод получены в результате многих сотен, тысяч, десятков тысяч и более испытаний – предъявлений акустического стимула.

Основой большинства экспериментальных задач, связанных с изучением слухового анализа, является измерение чувствительности слуха (частотно-пороговых характеристик) во всем диапазоне слышимых и иногда неслышимых (в общепринятом смысле) частот. Область наибольшей чувствительности слуха подопытных дельфинов захватывает широкую зону – от 20 до 100–130 кГц, где наименьшие величины слуховых порогов в воде составляют –30 – –45 дБ относительно 1 мкб при длительности тональных импульсов 100 мс (Бабушина, 1999 и др.). Здесь и ниже пороговые значения для всех задач рассчитаны по уровню 75% положительных реакций животных.

Экспериментально доказано, что полуводные животные (в частности, тюлени) слышат в воде так же хорошо, как человек в воздухе. Оптимальная работа органа слуха ластоногих под водой обеспечивается сохранением замкнутого объема воздуха в наружном ухе, структурными модификациями наружного, среднего и внутреннего уха.

По нашим данным (Бабушина и др., 1991) в диапазоне частот 0,5–40 кГц область наибольшей чувствительности слуха северного морского котика в воде приходится на частоты 5–17 кГц (–41–45 дБ относительно 1 мкб). Звуки, предъявляемые в воздухе, воспринимаются морским котиком в диапазоне частот 0,1–25 кГц с наибольшей чувствительностью на частотах 2–16 кГц (11–20 дБ относительно 0,0002 дин·см⁻²). Возможности обнаружения морским котиком подводных и воздушных звуков более близки к таковым у настоящих тюленей. Обыкновенный тюлень уступает котике в среднем на 10 дБ, а морской лев – на 20–25 дБ.

Область наибольшей чувствительности слуха каспийского тюленя к подводным звукам соответствует частотам 5–20 кГц (–30 – –35 дБ относительно 1 мкб). Вне этой зоны пороги повышаются, достигая –7 – 13 дБ относительно 1 мкб на частотах соответственно 1 и 40 кГц. Слуховые пороги, измеренные у каспийского тюленя в воздухе в диапазоне частот 0,5–20 кГц, достигают наименьших значений на частотах 1–5 кГц (20–25 дБ относительно 0,0002 дин·см⁻²) и повышаются на краях исследованного диапазона частот до 40–45 дБ относительно указанного выше стандартного уровня. Как в воде, так и в воздухе на частотах наименьших порогов каспийский тюлень уступает северному морскому котике на 7–10 дБ (Бабушина, 1990).

Чувствительность слуха ластоногих к подводным звукам на 15–20 дБ превышает чувствительность в воздушной среде и лишь на 7–15 дБ уступает таковой дельфинов при сравнении на частотах наилучшего (для каждого вида) слухового восприятия. Чувствительность слуха настоящих тюленей к подводным звукам всего на 7–10 дБ ниже чувствительности слуха человека в воздухе.

Большая часть наших работ посвящена исследованию пространственного слуха дельфинов и тюленей, их способности определять направление на источник звука – обязательного условия успешной ориентации и выживания.

В результате многочисленных экспериментов на людях и некоторых наземных животных, проведенных еще в прошлом веке, установлены три фактора, обуславливающие локализацию источника звука в горизонтальной плоскости и основанные на бинауральных различиях во времени прихода сигнала, в фазе и в интенсивности звукового стимула. Следует ожидать, что теория бинаурального

слуха, разработанная при исследовании наземных млекопитающих, верна и для животных, обитающих в воде.

В статье (Бабушина, Поляков, 2009) приведены результаты сравнительного анализа пространственного слуха наземных, полуводных и водных млекопитающих на основании собственных экспериментальных данных.

Предельные углы локализации северным морским котиком источника тональных импульсов в воде соответствуют азимуту излучателя $6,5 - 7,5^\circ$; в воздухе – $3,5 - 5,5^\circ$.

Источник широкополосных шумовых импульсов, несущих несколько бинауральных признаков локализации, пеленгуется морским котиком с большей точностью, чем источник тональных импульсов, – 3° в воде и $2 - 5^\circ$ в воздухе (Бабушина, Заславский, 1982; Бабушина и др., 1991; Бабушина, Поляков, 2004). Вопреки ожиданиям, существенного увеличения точности локализации в воздухе (по сравнению с результатами для воды) – приблизительно пятикратного, согласно теории бинаурального слуха, вследствие уменьшения скорости звука, и, следовательно, увеличения бинауральных временных различий – не наблюдалось. Возможно, это объясняется изменением системы резонансов и передаточных характеристик наружного уха морского котика, слегка приоткрытого на воздухе. Кроме того, ушные раковины котика свернуты трубочкой и ориентированы спереди назад, что тоже не благоприятствует направленному слуховому приему в воздушной среде.

Для животных, большая часть жизни которых проходит в воде, крайне важно хорошо ориентироваться в трехмерном пространстве. По нашим данным (Бабушина и др., 1990б; Бабушина, Юркевич, 1994а) точность определения морским котиком направления прихода звука в вертикальной плоскости в воде зависит от параметров акустических сигналов и составляет (при полном размахе угла, т.е. угла между верхним и нижним излучателями при нулевом азимуте): $7 - 8^\circ$ – для щелчков, широкополосных шумов, узкополосных шумовых импульсов с центральными частотами $2 - 4$ кГц; $12 - 20^\circ$ – для непрерывных узкополосных шумов и шумовых импульсов с центральными частотами $5 - 20$ кГц; $18 - 20^\circ$ – для тональных импульсов с плавными фронтами изменения амплитуды.

Точность локализации морским котиком источника звука по вертикали в воздухе (Бабушина, 1998) при ненулевых значениях азимута излучателей – ($27^\circ - 35^\circ$) составляет (полный размах угла): $14,5$ и 21° соответственно для широкополосных и узкополосных (с центральной частотой 5 кГц) шумовых импульсов. Источник узкополосных шумовых импульсов с центральными частотами 2 , 4 и 10 кГц локализуется котиком на уровне случайного выбора (при углах между излучателями – $22 - 30^\circ$). Из приведенных данных видно, что способность морского котика определять направление на источник звука в вертикальной плоскости в воздухе зависит от параметров акустических сигналов, как и у человека, повышается для звуков со сложным спектром (содержащих больше информации о координатах источника звука) и в $1,5 - 2$ раза хуже, чем в воде (что отчасти можно отнести за счет различных у морского котика звукопроводящих каналов в воде и в воздухе). Возможно, морской котик, как и человек, использует также дополнительные бинауральные предпосылки локализации по вертикали за счет легкой асимметрии ушей.

Оказалось, что в воздухе направление на источник звука в медиальной (при нулевых значениях азимута излучателей) вертикальной плоскости, а также при азимуте 90° морской котик определять не способен. Причина, вероятно, в том, что ушная раковина морского котика очень проста по структуре, она глад-

кая, свернута трубочкой и имеет специфическую ориентацию – спереди назад. Такая раковина не способна создать сложную комбинацию дифракционной картины, резонансов, отражений, характерных для ушной раковины человека (с множеством складок, выступов). Зато в воде тюлень может блеснуть своими способностями с гораздо меньшими усилиями – наружное ухо закрыто, слуховые проходы окружены многочисленными кровеносными синусами вблизи барабанной перепонки с двух сторон, акустическое сопротивление воды и мягких тканей головы согласуются прекрасно. Идеальные условия для успешного определения координат источника звука даже в медиальной (при нулевом азимуте) вертикальной плоскости, что наш котик легко и доказал (как указано выше).

Предельные углы локализации двумя дельфинами-афалинами источника акустических сигналов в горизонтальной плоскости в воде составляют: для тональных посылок длительностью 1 с, частотой 5, 20 и 120 кГц соответственно 4,5, 4° и менее 2°; для импульсов с параметрами в пределах эхолокационных сигналов – 1,5–2° (Бабушина, 1979).

В вертикальной плоскости величины предельных углов локализации дельфином-афалиной тональных сигналов частотой 5, 20 и 120 кГц находятся в диапазоне 2 – 2,5°; последовательности импульсных щелчков с несущей частотой 120 кГц и экспоненциальной формой фронтов локализуются дельфином с точностью 1,5° (Бабушина, Поляков, 2008а).

Из представленных результатов видно, что дельфины с высокой точностью способны определять направление на источник звука не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскости. Такие жизненно важные свойства слухового анализатора обусловлены сложным комплексом звукопроводящих структур этих животных.

Подробный обзор работ, в которых изучались особенности звукопроведения у морских млекопитающих, приведен в статье (Бабушина, 2001а). Из поздних публикаций по этой теме следует отметить работы (Рябов, 2004; Koorman et al., 2006).

Многими авторами экспериментально подтверждены два пути прохождения звука у дельфинов: через нижнюю челюсть и слуховые проходы. Нижняя челюсть является основным проводником звуков частотой выше 30 кГц. Звуки более низких частот поступают по двум каналам – по слуховым ходам и нижней челюсти, причем в данном случае слуховые проходы играют главную роль. Слуховой проход и нижняя челюсть дельфина в совокупности с окружающими их тканями в значительной степени формируют направленность восприятия звукового сигнала (Purves, Utrecht, 1964). Сканирующие движения головой способствуют более точному анализу различий в интенсивности и спектральной картине на двух приемниках (Белькович, Солнцева, 1970).

Сложные звуки как бы «рассыпаются» по звукопроводящим каналам, взаимодействуют с ними, изменяются, создавая специфический спектральный рисунок в слуховых центрах в зависимости от координат источника звука.

Сравнивая величины предельных углов локализации дельфином источника моночастотных акустических сигналов в вертикальной плоскости, можно предположить существование разных, но в равной степени эффективных механизмов локализации на различных частотах. Это согласуется с данными, полученными нами при локализации дельфинами различных звуков в горизонтальной плоскости (Бабушина, 1979), а также с результатами работ по изучению локализации источника звука других авторов (Terhune, 1974; Moore, 1975; Renauld, Popper, 1975).

Животное с незакрепленной головой (как в наших экспериментах) может определять вертикальные координаты источника звука, запоминая на короткое время параметры сигналов и сравнивая их с характеристиками звуков при другом положении головы (Renauld, Popper, 1975).

По результатам наших исследований локализационные способности дельфинов превышают аналогичные возможности полуводных животных – ластоногих, в частности северного морского котика, в 1,6 – 1,8 раза в горизонтальной плоскости и в 5 – 9 раз в вертикальной плоскости (при сравнении в оптимальных для каждого вида диапазонах частот) (Бабушина, Юркевич, 1994а; Бабушина 1998; Бабушина, Поляков, 2004). Очевидно, для успешной вертикальной локализации необходим определенный комплекс высокочастотных составляющих спектра. Естественно, с такой задачей с легкостью мог справиться только сложный слуховой анализатор дельфина, в значительной степени сформировавшийся вследствие развития функции эхолокации.

Из всех исследованных представителей морских млекопитающих дельфины отличаются самым точным анализом акустического пространства.

Из вышеизложенного ясно, какую важную роль в формировании слухового образа и пространственном слухе морских млекопитающих играют звукопроводящие структуры головы.

Экспериментально установлено также, что дельфин хорошо слышит подводные звуки и в тех случаях, когда его голова приподнята над водой (Заславский, Бабушина, 1986).

Эти данные послужили поводом для постановки большой серии экспериментов по исследованию звукопроводящих свойств тканей тела дельфинов и ластоногих. Нами показано, что в широком диапазоне частот слухового восприятия каспийский тюлень, с его толстым слоем подкожного жира и промокаемым меховым покровом, гораздо лучше слышит подводные звуки, поступающие к слуховым проходам, среднему и внутреннему ушам по тканям тела (при подъеме головы над водой), чем северный морской котик, экранирующие свойства мехового покрова которого в значительной степени определяются содержащимся в нем воздухом (Заславский, Бабушина, 1990; Бабушина, 2000). Звукопроводение по тканям тела морского котика вероятно зависит также от изменения резонансов открытых на воздухе ушных раковин и слуховых проходов и, предположительно (на некоторых частотах), дополнительной рецепции звука через лапы. Особенности звукопроводения по телу каспийского тюленя и морского котика подтверждают определяющую роль канала восприятия через наружное ухо в подводном слухе ластоногих, по крайней мере, на низких частотах. Нами показано также, что в аналогичных условиях (при подъеме головы над водой) величина слуховых порогов дельфина определяется степенью изоляции (высотой подъема) от воды звукопроводящих структур головы (слуховых проходов и нижней челюсти) во всех исследованных диапазонах частот (5 – 100 кГц) и длительностей импульсов (0,1 – 100 мс). Ткани тела дельфина характеризуются эффективными звукопроводящими свойствами в широком диапазоне частот слухового восприятия и являются существенным звеном слуховой рецепции (Бабушина, 1999, 2000).

Нами исследовано также проведение тональных и сложных звуков по телу дельфина афалины (Бабушина, Поляков, 2008). Подводные слуховые пороги дельфина измерялись в зависимости от параметров (тональных импульсов в диапазоне частот 5 – 40 кГц и различных шумов) и путей проведения звука в условиях полного и частичного (голова над водой, на высоте 50 см от ее поверхности,

при звукопроведении по тканям тела) погружения животного в воду. Показано, что подводные слуховые пороги дельфина повышаются на 6–27 дБ в условиях звукопроведения по тканям тела (в наименьшей степени для тональных импульсов частотой 10 и 20 кГц). Величины слуховых порогов для тональных импульсов и узкополосных шумов очень близки между собой как в условиях полного погружения, так и при звукопроведении по тканям тела. Различия в слуховых порогах дельфина в условиях полного и частичного погружения возрастают с увеличением как частоты тональных импульсов, так и центральной частоты узкополосных шумов (при практически неизменной чувствительности слуха к звукам исследованных частот в условиях полного погружения). Для широкополосного шума различия в слуховых порогах в условиях полного погружения и в условиях звукопроведения по телу также (как и на частоте 40 кГц) достигают 24, 27 дБ у дельфинов и практически отсутствуют (как и для других звуков) у каспийского тюленя (Бабушина, 1999, 2000). Другими словами, проведение тональных импульсов и узкополосных шумов высоких частот (как минимум от 40 кГц), а также высокочастотных составляющих сложных звуков по тканям тела дельфинов явно затруднено, в то время как у настоящих тюленей в этом плане проблем нет.

Можно, конечно, усомниться в том, что звуки, поступающие из воды по тканям тела животных, достигают внутреннего уха, возможно, в этом случае проявляется рецепция иного рода?

Восприятие звука структурами внутреннего уха регистрируется, как правило, электрофизиологическими методами, обычно измерением микрофонных потенциалов улитки. В поведенческих экспериментах с использованием условно-рефлекторных методик можно получить косвенное доказательство собственно слуховой (а не какой-либо иной) рецепции звука. Так, например, при изучении временной суммации (понижения слуховых порогов с возрастанием длительности импульсов) в слухе морских млекопитающих в условиях звукопроведения по тканям тела (при частичном погружении животного) можно определить, достигает ли звуковой сигнал внутреннего уха. Наши исследования временной суммации в слухе морских млекопитающих при полном и частичном их погружении в воду показали, что звуковые сигналы, поступающие из воды по телу дельфина афалины и северного морского котика, достигают внутреннего уха – временная суммация проявлялась в обоих случаях (Бабушина, 1999). При этом временная суммация в слухе дельфина наблюдалась на всех частотах (5, 10, 20, 50, 100 кГц) в условиях полного и частичного погружения, а у морского котика была явно выражена в аналогичных условиях на исследованных частотах 10 и 30 кГц и очень слабо – на частоте 5 кГц.

На частоте 5 кГц различия слуховых порогов морского котика в условиях полного и частичного погружения достигают 45–50 дБ (при длительностях импульсов 100, 10 мс соответственно), а на частоте 30 кГц – всего 5 и 9 дБ (при тех же длительностях тональных импульсов). Можно было бы ожидать, что экранирующие свойства воздушной прослойки, содержащейся в подпушке мехового покрова морского котика, больше скажутся на проведении звуков высоких частот. Однако при звукопроведении по тканям тела этого животного может осуществляться рецепция звука через лапы, вероятно, по кровеносной и лимфатической системам (Ramprashad et al., 1971; Repenning, 1972; Солуха, Мантуло, 1973).

Следует учитывать также, что у котика на воздухе ушные раковины и слуховые проходы, играющие важную роль в слуховом восприятии в водной среде, открыты. Возможно, отчасти именно этим обстоятельством – изменением на

воздухе резонансов ушных раковин и слуховых проходов – объясняются столь существенные различия в слуховых порогах котика в условиях полного и частичного (при подъеме головы над водой) погружения на частоте 5 кГц.

Возможно, столь малая глубина суммации на частоте 5 кГц при подъеме головы над водой объясняется тем, что котик, слуховые пороги которого возросли на 45–50 дБ относительно подводных, обнаруживал сигнал в данном случае по частоте следования импульсов. Ситуация для животного была трудная: при открытых на воздухе ушных раковинах и слуховых проходах изменилась система резонансов наружного уха, слуховые пороги круто возросли, а подводные звуки (частотой 5 кГц) малых длительностей, вероятно, были едва слышны или вообще были подпороговыми. В таких условиях частота следования коротких импульсов могла вызвать (возможно, за счет усиления тканевыми структурами и измененной системы резонансов наружного уха) колебания косточек среднего уха.

Еще одно доказательство того, что звуки, поступающие по тканям тела морских млекопитающих, достигают центральных отделов слухового анализатора, мы получили в результате измерения дифференциальных порогов по частоте (ДПЧ). Минимально различимые изменения частоты измерялись у дельфина афалины и северного морского котика в воде в зависимости от частоты сигнала и путей проведения звука в условиях полного и частичного погружения животных в воду (Бабушина, Поляков, 2003).

В диапазоне частот 5–100 кГц ДПЧ дельфина изменяются от 0,46–0,60% до 0,21–0,34%, понижаясь с возрастанием частоты, и практически не зависят от путей проведения звука. Наименьшие значения ДПЧ северного морского котика в воде соответствуют частотам наибольшей чувствительности слуха, изменяются от 1,7 до 1–2,3% в диапазоне частот 1–20 кГц, резко повышаются на краях диапазона частот слухового восприятия и слабо зависят (в диапазоне частот 5–40 кГц) от путей проведения звука. Кстати, подводные значения ДПЧ морского котика хорошо согласуются с результатами, показанными этим же котиком ранее при исследовании частотного различения в слухе морского котика в воде и в воздухе: ДПЧ котика при различении чистого и частотно-модулированного тонов составили 1–2% в воде на частотах 1–30 кГц и – 1,6–1,8% в воздухе на частотах 3–5 кГц (Бабушина и др., 1986). ДПЧ у наших животных соизмеримы со значениями ДПЧ, исследованными другими авторами у дельфинов и наземных млекопитающих, включая человека (Сухорученко, 1971, 1973; Белькович, Дубровский, 1976; Ehret, 1977; Слуховая система, ред. Альтмана, 1990).

ДПЧ дельфина (в условиях полного погружения) наиболее близки таковым человека (в воздухе), а подводные ДПЧ морского котика – порогам частотного различения кошки и мыши (в воздухе).

Близость порогов частотной слуховой дискриминации в условиях полного и частичного погружения животных в воду доказывает, что звуки, поступающие по тканям тела морских млекопитающих, достигают внутреннего уха.

Обитателям моря и суши постоянно приходится обнаруживать, распознавать и анализировать разнообразные звуки на фоне различных шумов. Маскировку в слухе морских млекопитающих исследовали многие авторы с различными целями, в частности для определения остроты частотной настройки слуха, а также для оценки чувствительности слуха животных в воздухе и воде. Как показали результаты работ ряда авторов (Fraser, Purves, 1960; Purves, Utrecht, 1964; Purves, 1966; Белькович, Солнцева, 1970), а также наши исследования маскировки акустических сигналов широкополосным и узкополосными шумами в условиях полного и частичного погружения животных (дельфина и каспийско-

го тюленя) в воду (Бабушина, 1999, 2000), каналы проведения звуковых колебаний к внутреннему уху водных и полуводных животных представляют собой не пассивные звукопроводящие тракты, а структурно-функциональные образования, вероятно, взаимодействующие с проводимым сигналом, изменяющие спектральную структуру сложного звука, частично декодирующие направление его поступления. К такому выводу мы пришли, исходя из того, что в условиях звукопроведения по тканям тела широкополосный шум маскировал сигнал (неожиданно) так же сильно, как и узкополосный шум. Вероятно, распространение звука по телу дельфина сопровождается изменением амплитудно-частотной структуры широкополосных звуков (Бабушина, 1999).

Пороги обнаружения каспийским тюленем акустических сигналов различных частот измерялись в присутствии широкополосного и узкополосных шумов (с различными центральными частотами) в зависимости от среды поступления (из воздуха или из воды) и путей проведения звука (в условиях полного и частичного погружения животного в воду) сигнала и шумового маскера. Показано, что воздушный и подводные каналы звукопроведения у каспийского тюленя функционально взаимосвязаны. Уровень маскировки в слухе каспийского тюленя определяется каналами проведения сигнала и шума (воздушным – через наружное ухо, подводными – через ткани и структуры головы и по тканям тела), чувствительностью слуха к сигналу и маскеру, их спектральным составом. Ткани тела тюленя, по-видимому, существенно изменяют амплитудно-частотные характеристики звука (Бабушина, 2000).

На основании вышеизложенного первичное звено слуховой рецепции морских млекопитающих можно охарактеризовать как сложный анатомо-морфофункциональный комплекс звукопроводящих трактов (включая ткани туловища), обеспечивающий поступление акустической информации к слуховым центрам.

Для выяснения конкретных особенностей функционирования каждого из звукопроводящих каналов необходимы дальнейшие исследования, возможно, с применением новых методик. Животные, прекрасно ориентирующиеся в окружающем пространстве посредством слуха, являются не только важными объектами исследований фундаментальной науки, но могут занять должное место и в прикладных разработках.

Литература

Бабушина Е.С. Локализация дельфином источника тональных импульсных сигналов в воде и в воздухе //Вестн. Ленингр. ун-та. – 1979. – № 3. – С. 119 – 121.

Бабушина Е.С. Чувствительность слуха афалины к звукам в воздухе //Морские млекопитающие / Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9 – 11 сентября 1986 г.). – Архангельск, 1986. – С. 16 – 17.

Бабушина Е.С. Подводная и воздушная аудиограммы каспийского тюленя //Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2 – 5 октября 1990 г.). – М., 1990. – С. 10 – 11.

Бабушина Е.С. Подводная и воздушная аудиограммы каспийского тюленя //Сенсорные системы. – 1997. – Т. 11. – № 2. – С.101 – 106.

Бабушина Е.С. Локализация северным морским котиком (*Callorhinus ursinus*) источника акустических сигналов в вертикальной плоскости в воздушной среде //Сенсорные системы. – 1998. – Т. 12. – № 4. – С. 444 – 451.

Бабушина Е.С. Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука // Биофизика. – 1999. – Т. 44. – Вып. 6. – С. 1101 – 1108.

Бабушина Е.С. Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука – II // *Биофизика*. – 2000. – Т. 45. – № 5. – С. 927–934.

Бабушина Е.С. Особенности звукопроводения у млекопитающих в водной среде // *Биофизика*. – 2001а. – Т. 46. – Вып. 1. – С. 80–87.

Бабушина Е.С. Слуховая рецепция морских млекопитающих (исследования в Карадагском дельфинарии) // *Актуальные вопросы развития инновационной деятельности в государствах с переходной экономикой / Материалы Международной научно-практической конференции к 80-летию Национальной Академии наук Украины*. – Симферополь: СОНАТ. – 2001б. – С. 51–52.

Бабушина Е.С. Слуховая рецепция, особенности акустической ориентации морских млекопитающих // *Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И.Вяземского*. Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 230–235.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л. Исследование точности локализации источника звука под водой у морского котика // *Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих / Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. (г. Астрахань, 5–8 октября 1982г.)*, д.с.п. М., 1982. – С. 34.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л., Красницкий Б.Ю., Юркевич Л.И. Чувствительность слуха северного морского котика к изменению частоты в водной и воздушной средах // *Морские млекопитающие / Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.)*. – Архангельск, 1986. – С. 18–19.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л., Юркевич Л.И. Направленность слухового приема морского котика в горизонтальной плоскости в водной и воздушной средах // *Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.)*. – М., 1990а. – С. 7–8.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л., Юркевич Л.И. Характеристики слуха северного морского котика в водной и воздушной средах: аудиограммы, дифференциальные пороги по частоте // *Биофизика*. – 1991. – Т. 36. – Вып. 5. – С. 904–907.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Локализация суммы акустических сигналов северным морским котиком в воздушной среде // *Биофизика*. – 2001. – Т. 46. – Вып. 3. – С. 557–562.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Частотное различие в слухе дельфина афалины и северного морского котика в зависимости от параметров и путей проведения звука // *Биофизика РАН*. – 2003. – Т. 48. – Вып. 2. – С. 332–336.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Локализация источника звука северным морским котиком в горизонтальной плоскости в водной и воздушной средах // *Биофизика РАН* – 2004. – Т. 49. – Вып. 4. – С. 723–726.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Локализация дельфином афалиной источника акустических сигналов в вертикальной плоскости // *Биофизика*. – 2008а. – Т. 53. – Вып. 3. – С. 499–503.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Проведение тональных и сложных звуков по телу дельфина афалины // *Биофизика*. – 2008б. – Т. 53. – Вып. 3. – С. 495–498.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Сравнительный анализ пространственного слуха наземных, полуводных и водных млекопитающих // *Карадаг–2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины*. Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 493–507.

Бабушина Е.С., Юркевич Л.И., Красницкий Б.Ю. Локализация морским котиком источника подводных звуков в вертикальной плоскости // *Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.)*. – М., 1990. – С. 9–10.

Белькович В.М., Дубровский Н.А. Сенсорные основы ориентации китообразных. Л., 1976. – С. 204.

Белькович В.М., Солнцева Г.Н. Морфофункциональные особенности органа слуха дельфина // *Зоол. журн*. – 1970. – Т. 49. – Вып. 2. – С. 275–282.

Заславский Г.Л., Бабушина Е.С. Звукопроводение по телу дельфина // Морские млекопитающие / Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). Архангельск, 1986. – С. 141–142.

Заславский Г.Л., Бабушина Е.С. Звукопроводение по телу каспийского тюленя и морского котика // Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.). – М., 1990. – С. 108.

Рябов В.А. Нижняя челюсть – периферический отдел эхолокационного слуха дельфина / Сб. научн. трудов меж. конф. ММ Голарктики – 2004. – С. 483–489.

Слуховая система. / Ред. Альтман А.Я. – Л.: Наука, 1990. – 620 с.

Солуха Б.В., Мантуло А.Г. Некоторые вопросы экологии и морфологии животных // Материалы VIII науч. конф. – Киев, 1973. – С. 53–55.

Сухорученко М.Н. // Тр. Акуст. Инст. – М., 1971. – В. 17. – С. 54–59.

Сухорученко М.Н. // Физиол. Журн. СССР. – 1973. – Т. 9. – С. 1205–1210.

Babushina E., Polyakov M. Comparative analysis of spatial hearing of terrestrial, semiaquatic and aquatic mammals // Advances in sound localization / Edited by Pawel Strumillo, 2011. – P. 477–492.

Fraser F. C., Purves P. E. Hearing in the cetaceans: Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans // Bull. Brit. Mus. Nat. History, Zool. – 1960. – V. 7. – N. 1. – P. 1–140.

Koopman H.N., Budge S.M., Ketten D.R., Iverson S.J. Topographical distribution of lipids inside the mandibular fat bodies of odontocetes: remarkable complexity and consistency // I.E.E.E. J. of Oceanic Engineering. – 2006. – V. 31. – N. 1. – P. 95–106.

Ehret G. // Naturwissenschaften. – 1977. – B. 64. – S. 461–470.

Moore P.W.B. Underwater localization of click and pulsed pure-tone signals by the California sea lion (*Zalophus californianus*) // J. Acoust. Soc. Amer. – 1975. – V. 57. – N. 2. – P. 406–410.

Purves P.E. The anatomy and physiology of the outer and middle ear in cetaceans // Whales, dolphins and porpoises / Ed. K.S. Norris. Berkeley; Los Angeles: Univ. of California Press, 1966. – P. 320–380.

Purves P.E., Utrecht W.L. The anatomy and function of the ear of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* // Beaufortia. – 1964. – V. 3. – N. 9. – P. 241–255.

Ramprasad F., Corey S., Ronald K. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erleben, 1777). XIII. The gross and microscopic structure of the auditory meatus // Can. J. Zool. – 1971. – V. 49. – N. 2. – P. 241–248.

Renaud D.L., Popper A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* // J. Exp. Biol. – 1975. – V. 63. – N. 3. – P. 569–585.

Repenning C.A. // Functional Anatomy of Marine Mammals / By ed. R.J. Harrison. – London: Acad. Press. – 1972. – V. 1. – P. 307–331.

Terhune J.M. Directional hearing of a harbor seal in air and water // J. Acoust. Soc. Amer. – 1974. – V. 56. – N. 6. – P. 1662–1665.

Bio-acoustic investigations of dolphins and seals in Karadag dolphinarium (functional characteristic and mechanisms of hearing analisator work). М.А. Polyakov, Е.С. Babushina. The review of experimental investigations of hearing perception, the characteristics of spatial hearing and acoustic orientation mechanisms of Black Sea dolphins (*Tursiops truncatus* p.) and seals (*Callorhinus ursinus* and *Pusa caspica*) in marine mammals laboratoty (Karadag dolphinarium).

Key words: Dolphin, Seals, Acoustic Signal, Localization, Hearing Perception.

МОНИТОРИНГ

УДК 551.510.41

*В.А. Лапченко¹, науч. сотр., А.М. Звягинцев², д-р физ.-мат. наук, зав. лаб.,
Е.В. Лапченко¹, методист*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОНЦЕНТРАЦИИ ПРИЗЕМНОГО ОЗОНА В КАРАДАГСКОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ В 2008–2012 гг.

Проанализирован временной ход приземной концентрации озона в Карадагском природном заповеднике в 2008–2012 гг. совместно с ходом температуры. В ходах концентрации озона и температуры выделены и аналитически представлены средние за период наблюдений сезонные изменчивости. Суточный максимум озона отмечен после полудня. В сезонном ходе концентрации озона наблюдаются два максимума: основной – в конце июля – начале августа и более слабый – в апреле. Подобный сезонный ход концентрации озона характерен для европейских средиземноморских станций. Также представлен сезонно-суточный ход концентрации озона, свидетельствующий о практическом отсутствии влияния региональных загрязнений на концентрации озона. В жаркие периоды имели место эпизоды, когда в течение ряда дней наблюдались превышения предельно допустимой разовой концентрации озона, установленной санитарными нормами Украины ($160 \text{ мкг} \cdot \text{м}^{-3}$), но не более чем на 20 %.

Ключевые слова: приземный озон, Карадагский природный заповедник, сезонный и суточный ход, предельно допустимая концентрация озона, статистическая модель.

Карадагский природный заповедник расположен в горном массиве Карадаг на юго-восточном побережье Крымского полуострова на значительном расстоянии от источников промышленного загрязнения атмосферы. Постановлением Президиума НАН Украины (№ 376 от 5.XI.1986 г.) на его территории на северо-восточном склоне горы Святая на высоте 180 м над уровнем моря была создана автоматическая станция контроля окружающей среды ($44^{\circ} 55' \text{ N}$, $35^{\circ} 14' \text{ E}$), которая была преобразована в станцию фонового экологического мониторинга. С момента создания на станции проводились измерения загрязнения атмосферного воздуха (CO – 1988 – 1992 гг., озон – 1993 – 2000 гг.) и метеорологические наблюдения. С декабря 2005 г. возобновились исследования приземного озона (Лапченко и др., 2006), занимающего особое место среди загрязняющих атмосферу веществ. По рекомендации Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), приземный озон входит в первую пятерку веществ (вместе с NO , NO_2 , CO , SO_2 и аэрозолем), необходимых для определения качества воздуха и потому подлежащих постоянному контролю. Согласно докладу Европейского агентства по окружающей среде (ЕЕА, 2010), аэрозоль и озон являются основными загрязнителями воздуха в Европе. Если остальные загрязнители атмосферы в концентрациях, опасных для здоровья, являются в основном продуктами антропогенной деятельности и потому относятся к первичным загрязнителям атмосферы, то озон называют вторичным загрязнителем, так как в повышенных концентрациях он образуется в фотохимических реакциях с участием первичных загрязнителей. Озон участвует во всех циклах фотохимических реакций в атмосфере и его концентрации могут как возрастать, так и уменьшаться в зависимости от

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

² ФГБУ «ЦАО», г. Долгопрудный, РФ.

концентраций других компонентов и метеорологических условий. Кроме того, озон относится к важнейшим парниковым газам: увеличение его концентрации в тропосфере способствует потеплению климата.

Метеорологические условия, наблюдаемые в теплый сезон на черноморском побережье Крыма, часто соответствуют условиям, во время которых на средиземноморском побережье ряда стран наблюдаются опасные для здоровья и экосистем концентрации озона (Carnero et al., 2010; Duenas et al., 2002; Ribas, Penuelas, 2004). Поэтому проведение мониторинга приземного озона в Карадагском природном заповеднике представляется достаточно актуальным.

Задача настоящего исследования – провести фоновые исследования концентрации приземного озона в атмосферном воздухе совместно с измерением метеорологических параметров, установить их взаимосвязь. В процессе исследований был изучен суточный, сезонный и годовой ход концентрации приземного озона.

Материал и методы. Для проведения измерений концентрации приземного озона (КПО) был использован хемилюминесцентный метод регистрации с помощью автоматических газоанализаторов «3.02. П-А» (ОПТЕК, Россия) и «Лань» (АЛЬМАК, Украина). Этот метод измерения озона является относительным, и поэтому для получения абсолютных данных прибор периодически калибровался с помощью озono-воздушных смесей заданного состава. Калибровку «3.02. П-А» проводили с помощью «нулевого» фильтра. Погрешность измерений – не более 25 %.

Отбор проб осуществляли с использованием фторопластовых трубок на высоте 2 метра от поверхности земли. Использование фторопласта при отборе проб воздуха существенно снижает погрешности измерений, вызванные адсорбцией озона на внутренней поверхности воздухозаборных устройств. Данные непрерывной регистрации озона были усреднены за часовой интервал наблюдений. На основании этих данных исследована суточная изменчивость озона, как в отдельные дни, так и усреднённая за весь период наблюдений.

Сопутствующие измерения температуры, относительной влажности, направления и скорости ветра проведены с помощью метеостанции «ТРОПОСФЕРА-Н».

Результаты. Результаты измерений концентрации приземного озона и метеопараметров характеризуются значительной изменчивостью, как между отдельными днями сезона, так и по годам (рис. 1). Межсуточная и межгодовая изменчивости концентрации приземного озона сравнимы по величине с погрешностью измерений. В суточном ходе концентрации приземного озона (рис. 2) во все сезоны наблюдается минимум в ночное время и максимум в дневное. В годовом ходе концентрации приземного озона кроме летнего максимума, наблюдаемого вблизи времени наступления максимума температуры, заметен небольшой весенний максимум (рис. 3). Сезонный и суточный ходы озона и других элементов могут быть достаточно компактно совмещены на одном графике (Tarasova et al., 2007); такой график для озона и температуры приведен на рис. 4.

Обсуждение. Полученные и проиллюстрированные на рис. 1–4 результаты измерений были сравнены с аналогичными результатами, наблюдаемыми на других станциях Украины, России и других регионов мира. Суточный ход концентрации приземного озона в Карадагском природном заповеднике во все сезоны соответствует наблюдаемому на отдаленных и сельских (remote and rural)

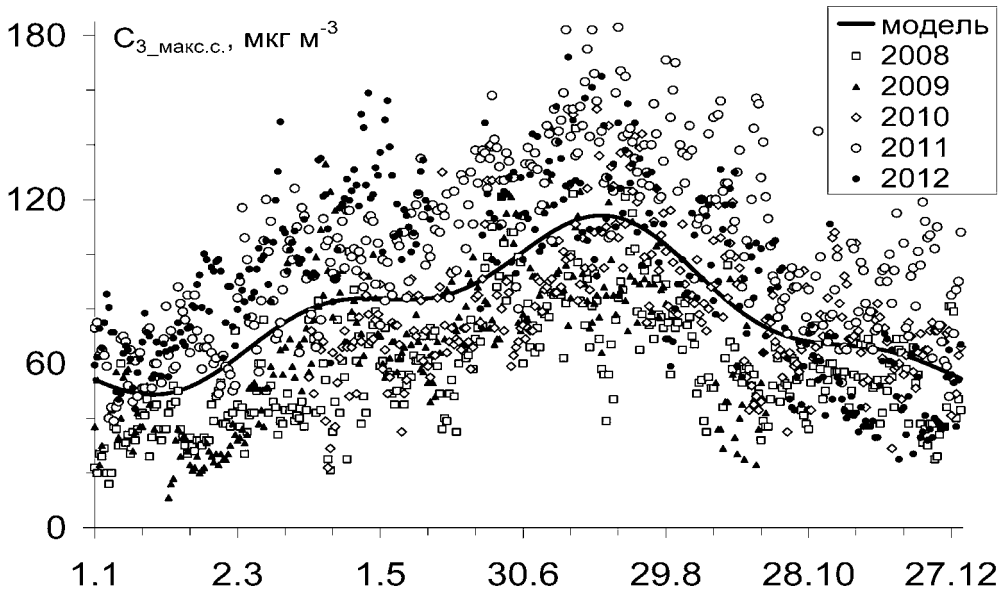


Рис. 1. Сезонный ход максимальной суточной приземной концентрации озона в Карадагском природном заповеднике в различные годы и его модельное представление

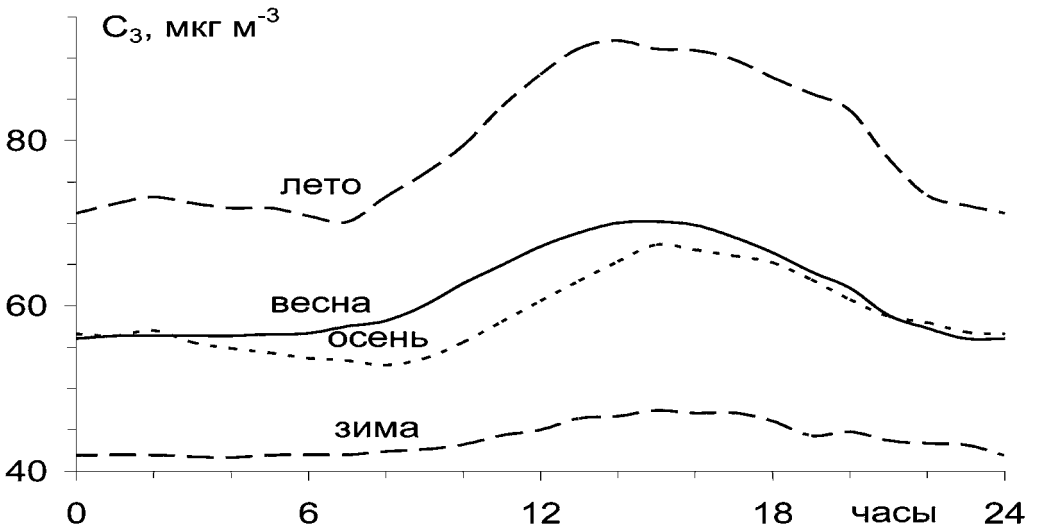


Рис. 2. Средний суточный ход приземной концентрации озона в различные сезоны в Карадагском природном заповеднике в 2008 – 2012 гг.

станциях мира (Tarasova et al., 2007) и не имеет прямых признаков, характерных для городских и пригородных (urban and suburban) станций, где отчетливо проявляется влияние местных загрязнений (Звягинцев и др., 2010а, 2010б). В суточном ходе концентрации озона в теплый сезон доминирующей является 24-часовая гармоника: ее амплитуда более чем в 5 раз превышает амплитуды более высоких гармоник. Максимум концентрации озона обычно наблюдается через

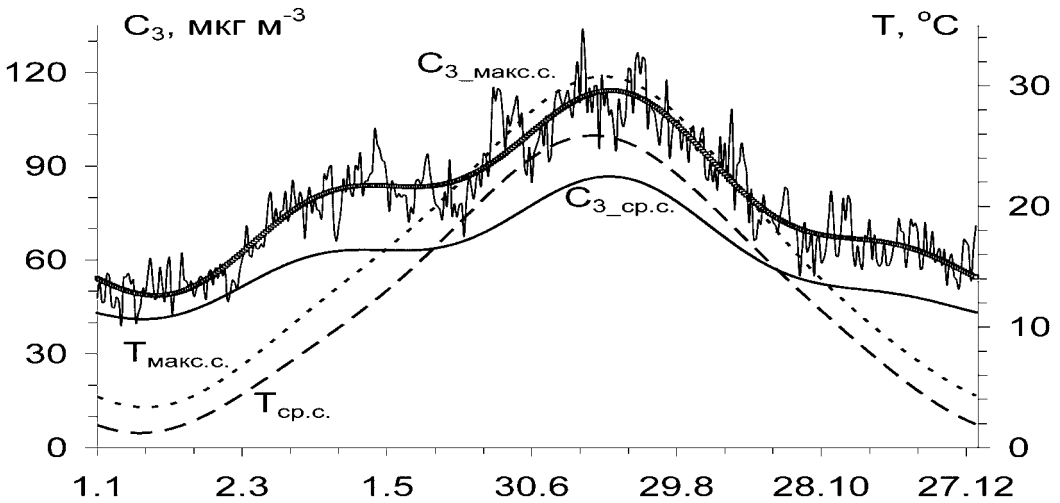


Рис. 3. Средний сезонный ход среднесуточной $C_{3_cp.c.}$ и максимальной суточной $C_{3_max.c.}$ приземной концентрации озона в Карадагском природном заповеднике в 2008 – 2012 гг. (шкала слева), а также среднесуточной $T_{cp.c.}$ и максимальной суточной $T_{max.c.}$ температуры (шкала справа). Дополнительно приведен ход средних за 5 лет максимальных суточных концентраций озона за каждый день

1 – 5 ч после местного полудня (рис. 4) и на 1 – 2 ч запаздывает относительно срока наблюдения максимальной суточной температуры.

Сезонная зависимость концентрации приземного озона является более сложной. Отметим высокий (~0,9) коэффициент корреляции рядов среднесуточных и максимальных суточных концентраций озона (Ровинский и Егоров, 1986), что указывает на то, что средняя суточная концентрация определяется, в первую очередь, максимальной достигнутой концентрацией. Сезонный ход средней многолетней концентрации озона C_{30} был представлен в виде разложения в ряд Фурье, как это описано в работе (Звягинцев и Крученицкий, 1996):

$$C_{30} = A_1 \cos((d-d_1)*2\pi/365) + A_2 \cos((d-d_2)*4\pi/365) + A_3 \cos((d-d_3)*6\pi/365) \quad (1),$$

где d – порядковый день года,

A_1, A_2 и A_3 – амплитуды годовой, 6-месячной и 4-месячной гармоник,

d_1, d_2 и d_3 – их фазы (в днях).

Аналогичная формула использована и для описания сезонного хода средней температуры.

Количественно формулы для среднесуточной $C_{cp.c30}$ и максимальной суточной $C_{max.c30}$ концентрации озона выглядят следующим образом:

$$C_{cp.c30} = 60.9 + 18.4 \cos((d - 196)*2\pi/365) + 4.0 \cos((d - 47)*4\pi/365) + 4.8 \cos((d+29)*6\pi/365), \quad (2)$$

$$C_{max.c30} = 78.6 + 25.9 \cos((d - 198)*2\pi/365) + 3.7 \cos((d - 98)*4\pi/365) + 7.7 \cos((d+81)*6\pi/365). \quad (3)$$

Поскольку среднегодовые значения гармонических членов равны нулю, то свободные члены в этих выражениях представляют среднегодовые значения соответствующих величин.

Соответствующие выражения для температуры:

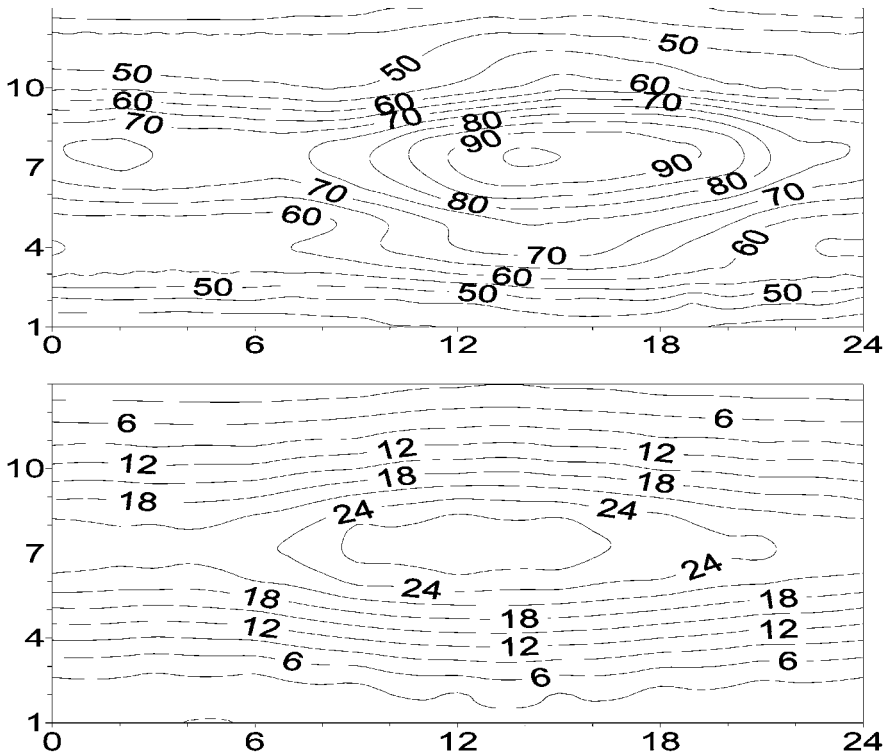


Рис. 4. Сезонно-суточный ход приземной концентрации озона, $\text{мкг} \cdot \text{м}^{-3}$ (вверху), и температуры, $^{\circ}\text{C}$ (внизу), в Карадагском природном заповеднике в 2008–2012 гг. По горизонтальной оси – часы суток, по вертикальной – месяцы года

$$T_{\text{ср.с0}} = 12.8 + 11.7 \cos((d-205) \cdot 2\pi/365) + 0.8 \cos((d-71) \cdot 4\pi/365) + 0.6 \cos((d+125) \cdot 6\pi/365), \quad (4)$$

$$T_{\text{макс.с0}} = 16.1 + 12.9 \cos((d-205) \cdot 2\pi/365) + 1.2 \cos((d-83) \cdot 4\pi/365) + 0.8 \cos((d+93) \cdot 6\pi/365). \quad (5)$$

Согласно полученным соотношениям (2) и (3), средний многолетний минимум среднесуточной концентрации озона $S_{\text{ср.с0}}$ должен составлять около $41 \text{ мкг} \cdot \text{м}^{-3}$ и наблюдаться около 20 января, а максимум – $87 \text{ мкг} \cdot \text{м}^{-3}$ 25 июля и 1 августа, соответственно; для максимальной суточной концентрации озона $S_{\text{макс.с0}}$ – $47 \text{ мкг} \cdot \text{м}^{-3}$ 25 января и $114 \text{ мкг} \cdot \text{м}^{-3}$ 2 августа, соответственно. Согласно соотношениям (4) и (5), минимум средней многолетней среднесуточной температуры $T_{\text{ср.с0}}$ приходится на 19 января (1°C), а максимум на 25 июля (26°C); для максимальной суточной температуры соответствующие значения – 21 января (3°C) и 30 июля (31°C). Погрешности определения сроков наблюдения минимумов и максимумов – около 30 дней для концентрации озона и 15 дней для температуры. Таким образом, сроки наступления сезонных минимумов и максимумов приземной концентрации озона и температуры практически совпадают. Отметим, что в более северных регионах, в частности, в Киеве, Лондоне, Москве (Звягинцев и др., 2010б), сезонные максимумы и минимумы озона заметно опережают сезонные экстремумы температуры. Между тем, подобные сроки наступления сезонных экстремумов концентрации озона характерны для южных регионов Западной Европы, в т.ч., средиземноморских (Duenas et al., 2002;

Ribas and Penuelas, 2004; Carnero et al., 2010). Кроме основного летнего максимума концентрации озона также заметен менее интенсивный весенний максимум, наблюдаемый на 3–4 мес. ранее и обусловленный метеорологическими процессами (Tarasova et al., 2007). Подобный двугорбый сезонный ход концентрации озона зарегистрирован и на средиземноморском побережье Испании (Duenas et al., 2002). Согласно классификации, приведенной в (Tarasova et al., 2007), сезонный ход концентрации озона в Карадагском природном заповеднике означает, что срок наступления сезонного максимума озона в значительной мере обусловлен фотохимической генерацией озона.

Корреляция между рядами максимальных суточных концентраций озона и температуры оказывается существенно выше, чем между рядами их среднесуточных значений. Поэтому нами также были изучены связи между рядами аномалий максимальной суточной концентрации озона ($C_{\text{макс.с3}} - C_{\text{макс.с30}}$) и максимальной суточной температуры ($T_{\text{макс.с}} - T_{\text{макс.с0}}$). Коэффициент корреляции между этими рядами положителен и в теплый сезон (июнь–сентябрь) в различные годы составляет 0,4–0,6. Аномалия максимальной суточной температуры на 1 °C в среднем приводит к аномалии того же знака максимальной суточной концентрации озона на 3 мкг · м⁻³. Подобные связи между озоном и температурой наблюдаются и на других станциях Европы (Feister and Balzer, 1991; Звягинцев и Крученицкий, 1996).

Особо следует остановиться на возникновении высоких концентраций приземного озона, представляющих опасность для здоровья и экосистем. За период 2008–2010 гг. было зарегистрировано 14 дней, когда концентрации озона превышали максимальные разовые предельно допустимые концентрации, принятые для Украины (160 мкг · м⁻³), и 4 дня – принятые для Европейского Союза (180 мкг · м⁻³). Максимальная зарегистрированная концентрация составила 193 мкг · м⁻³ и наблюдалась 30 августа 2011 г. (отметим, что все зарегистрированные превышения санитарных норм не превышают погрешности измерений). Это гораздо меньше, чем обычно наблюдается в средиземноморских регионах Европы (Duenas et al., 2002; Ribas and Penuelas, 2004; Carnero et al., 2010) и атлантическом побережье США (Angevine et al., 2004; Martins, 2012). По-видимому, концентрации приземного озона в Карадагском природном заповеднике характерны для широтного пояса 40–50° с.ш. европейской сельской местности без близкорасположенных существенных источников загрязнений (Звягинцев и др., 2008) и не оказывают значительного влияния на здоровье. Косвенным подтверждением этого является тот факт, что в период аномально жаркой погоды летом 2010 г. существенных превышений предельно допустимой концентрации в Карадагском природном заповеднике (как и в Национальном Ботаническом саду в Киеве) зарегистрировано не было (Звягинцев и др., 2011). Более проблематичным представляется влияние приземного озона на леса и урожай, но такие исследования потребуют более длительных и точных наблюдений.

Выводы. Временной ход концентраций приземного озона в Карадагском природном заповеднике характерен для сельской местности Европы в соответствующем широтном поясе; существенного влияния источников загрязнений не обнаружено. Повторяемость высоких концентраций озона, опасных для здоровья, невелика. Ход концентраций озона в значительной степени, особенно в теплый сезон, определяется ходом метеорологических параметров, в первую очередь, температуры.

Благодарности. Авторы выражают благодарность инженерам станции фоновое экологического мониторинга Орлу А.Н., Столярову Л.А., Давидовичу Д.Н., Медведеву В.Г. за обеспечение устойчивой работы приборов и участие в сборе первичной информации.

Литература

Звягинцев А.М., Крученицкий Г.М. Об эмпирической модели приземной концентрации озона вблизи Москвы (г. Долгопрудный) // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 1996. – Т. 32. – № 1. – С. 96–100.

Звягинцев А.М., Какаджанова Г., Крученицкий Г.М., Тарасова О.А. Периодическая изменчивость приземной концентрации озона в западной и центральной Европе по данным наблюдений // Метеорология и гидрология. – 2008. – № 3. – С. 38–47.

Звягинцев А.М., Какаджанова Г., Тарасова О.А. Изменчивость приземного озона и других малых газовых составляющих атмосферы в мегаполисе и сельской местности // Оптика атмосферы и океана. – 2010а. – Т. 23. – № 1. – С. 32–37.

Звягинцев А.М., Беликов И.Б., Еланский Н.Ф., Кузнецова И.Н., Романюк Я.О., Сосонкин М.Г., Тарасова О.А. Изменчивость концентраций приземного озона в Москве и Киеве // Метеорология и гидрология. – 2010б. – № 12. – С. 26–35.

Звягинцев А.М., Блюм О.Б., Глазкова А.А., Котельников С.Н., Кузнецова И.Н., Лапченко В.А., Лезина Е.А., Миллер Е.А., Миляев В.А., Потиков А.П., Семутникова Е.Г., Тарасова О.А., Шальгина И.Ю. Загрязнение воздуха на Европейской части России и в Украине в условиях жаркого лета 2010 года // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 2011. – Т. 47. – № 6. – С. 757–766.

Лапченко В.А., Лапченко Е.В., Знаменская Л.В. Мониторинг приземного озона в Кардагском природном заповеднике // Екологічна безпека: проблеми і шляхи вирішення. II Міжнародна науково-практична конференція, м. Алушта / Збірник наукових статей. – Т. 2. – Харків. – 2006. – С. 169–174.

Ровинский Ф.Я., Егоров В.И. Озон, окислы азота и серы в нижней атмосфере. – Л.: Гидрометеиздат. – 1986. – С. 184.

Angevine W.M., Senff C.J., White A.B., Williams E.J., Koerner J., Miller S.T.K., Talbot R., Johnston P.E., Mckeen S.A., and Downs T. Coastal boundary layer influence on pollutant transport in New England // J. Appl. Meteor. – 2004. – V. 43. – P. 1425–1437.

Carnero J.A.A., Bolívar J.P., de la Morena B.A. Surface ozone measurements in the southwest of the Iberian Peninsula (Huelva, Spain) // Environ. Sci. Pollut. Res. – 2010. – V. 17. – P. 355–368.

Duenas C., Fernandez M.C., Canete S., Carretero J., Liger E. Assessment of ozone variations and meteorological effects in an urban area in the Mediterranean Coast // The Science of the Total Environment. – 2002. – V. 299. – P. 97–113.

EEA, 2010. The European environment. State and outlook 2010. Synthesis. – Copenhagen: European Environment Agency. – 2010. – P. 228.

Feister U., Balzer K. Surface ozone and meteorological predictors on a subregional scale // Atmos. Environ. – 1991. – V. 25A. – N 9. – P. 1781–1790.

Martins D.K., Stauffer R.M., Thompson A.M., Knepp T.N., Pippin M. Surface ozone at a coastal suburban site in 2009 and 2010: Relationships to chemical and meteorological processes // J. Geophys. Res. – 2012. – V. 117 (D5). DOI: 10.1029/2011JD016828.

Ribas A., Penuelas J. Temporal patterns of surface ozone levels in different habitats of the North Western Mediterranean basin // Atmos. Environ. – 2004. – V. 38. – P. 985–992.

Tarasova O.A., Brenninkmeijer C.A.M., Joeckel P., Zvyagintsev A.M., Kuznetsov G.I. A climatology of surface ozone in the extra tropics: cluster analysis of observations and model results // Atmos. Chem. Phys. – 2007. – V. 7. – P. 6099–6117.

Variability of surface ozone concentration in the Karadag Nature Reserve in 2008–2012. Lapchenko V.A., Zvyagintsev A.M., Lapchenko E.V. The purpose of this research was to analyse the temporal changes for surface ozone concentrations in Karadag Natural Reserve in 2008–2012, in conjunction with temperature. Changes of ozone concentration and temperature analytically showed average per observation period during seasonal variability. Daily maximum of ozone level occurred in afternoon time. Seasonal ozone concentrations had two peaks: in late July and early August and went down in April. This picture for changes in ozone concentration is typical for European Mediterranean Stations. Observed seasonal course of ozone concentrations indicates about absence of influence of regional pollution on above-mentioned factor. In hot seasons there have been registered some days with exceeding of maximal allowable concentrations of ozone compare with established sanitary norms for Ukraine, like (160 mg/m³), but no more than 20%.

Key words: Ground-level Ozone Concentration, Karadag Nature Reserve, Seasonal and Daily Rate, Maximum Allowable Concentration of Ozone, Statistical Model.

В.В. Гончарук¹, д-р хим. наук, акад. НАН Украины, А.О. Самсоны-Тодоров¹, канд. техн. наук, ст. науч. сотр., О.А. Савченко¹, канд. хим. наук, науч. сотр., В.А. Лапченко², науч. сотр., В.Ф. Коваленко¹, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА ТОКСИЧНОСТИ ВОЗДУХА И МОРСКОЙ ВОДЫ В АКВАТОРИИ КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Выполнена комплексная оценка токсичности морской воды и воздушных аэрозолей в акватории Карадагского природного заповедника, которые проводили в течение четырех лет. Характеристика аэрозолей с морской поверхности, результаты биотестирования с помощью ракообразных *Artemia salina* L. глубинных и поверхностных проб морской воды, а также их химические параметры указывали на антропогенное загрязнение исследуемой акватории. Изученные количество и размер аэрозолей в атмосфере непосредственно на побережье при помощи приборов «Кластер – 1» позволили судить о степени загрязнения морской воды.

Ключевые слова: экологический мониторинг, антропогенное загрязнение, физические, химические и биологические показатели загрязнения морской воды, Карадагский природный заповедник.

Актуальность и важность проведения экологических исследований в Карадагском природном заповеднике в целом и в частности, комплексной оценки токсичности морской водной среды и генерируемых ею аэрозолей в этом районе не вызывает сомнений. Такие данные позволяют прогнозировать отрицательное влияние антропогенного пресса на морскую экосистему, на видовое разнообразие гидробионтов прибрежных вод Карадага.

Известно, что в регионах с повышенной антропогенной нагрузкой на акватории, с повышенными уровнями выбросов бытовых отходов, отходов производств, сточных вод, аварийных сбросов токсических веществ возрастает концентрация загрязняющих веществ в водной среде на границе гидросфера – атмосфера. Морской аэрозоль, переносимый воздушными потоками, при определенных гидрометеорологических условиях может являться вторичным поставщиком содержащихся в нем элементов в береговые зоны морей (Савенко, 1978). На токсичность аэрозолей, генерируемых с поверхности морей и океанов в связи с переносом из воды в воздух биотоксинов микроводорослей, указывают многие исследователи (Кондратьев, 1991).

Ранее проводимые исследования опровергают представление о прибрежных водах Карадага как о наиболее чистой акватории Черного моря (Куфтаркова и др., 2006; Павлова, Мурина, 2004; Ковригина и др., 2007). Было показано, что антропогенные загрязнения на узкую прибрежную зону являются основными факторами, способствующими изменению экологического состояния в акватории заповедника.

Целью наших исследований было установление степени токсичности морской водной среды и выяснение ее реальной опасности для жизнедеятельности биоты, включая и людей, вдыхающих морские аэрозоли.

¹ Институт коллоидной химии и химии воды им. А.В. Думанского НАН Украины, г. Киев, Украина.

² Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

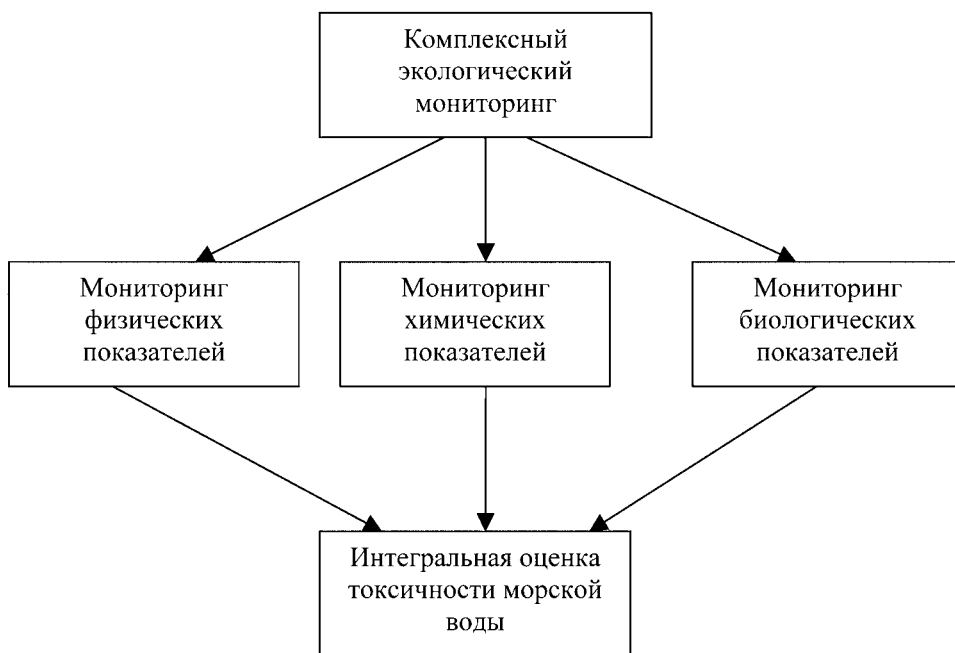


Рис. 1. Схема проведения комплексных экологических исследований морской воды в акватории Карадагского природного заповедника

Данные исследования включали три направления: измерение размера и количества аэрозольных частиц при помощи приборов «Кластер-1» (физический метод), определение химического состава аэрозолей и морской воды (химические методы) и оценка общей токсичности поверхностных и глубинных проб морской воды биотестированием (биологический метод) (рис. 1.).

Методика эксперимента. Нами применен комплексный подход к оценке экологического состояния акватории Черного моря в районе Карадага: выполнено измерение количества, размера и химического состава аэрозолей с поверхности морской воды и ее биотестирование, определен химический состав в фиксированных местах (точках).

Размерно-количественная характеристика аэрозолей, измеренных по методике (Сыроешкин, Попов, 2005; Шевченко, Лисицин, 2006), представляет собой суммарную пробу всех аэродисперсных частиц, генерируемых морской поверхностью, в пунктах их регистрации. Измерение проводили лазерным малоугловым измерителем дисперсности «Кластер-1», который прошел полевые испытания (при широком диапазоне температур) в лаборатории и открытом море. Его особенностью является возможность регистрации размерных спектров частиц дисперсной фазы по 458 размерным группам в диапазоне до 100 мкм.

Исследование экологического состояния акватории Карадагского природного заповедника проводили в течение четырех лет.

Пробы морской воды отбирали с поверхности моря с помощью сетки Гаррета и с однометровой глубины на расстоянии 800 – 1500 м от береговой зоны расположения прибора «Кластер-1» по азимуту направления ветра. Места отбора проб воды ориентировали по стационарным буйам, которые отмечали акваторию заповедника (рис. 2). Пробы воды доставляли в лабораторию, где проводили их химический анализ и осуществляли процедуру биотестирования.



Рис. 2. Карта отбора проб в районе Карадагского природного заповедника: буй № 3 – мыс Мальчин, буй № 5 – бухта Южная Сердоликовая, буй № 8 – бухта Львиная, буй №10 – скала Иван Разбойник

Для оценки токсичности морской воды в августе 2009–2010 гг. использовали лабораторную культуру морских ракообразных *Artemia salina* L. (КНД 211.1.4.047 – 95, ДСТУ 4168 – 2003). Методика биотестирования базируется на определении разницы между гибелью личинок (науплиусов) артемий в тестируемой воде (опыт) и воде, которая не содержит токсических веществ (контроль). Критерием токсичности является достоверное снижение количества личинок в опыте в течение 72 ч в сравнении с контролем. Подготовка к биотестированию с использованием науплиусов артемий включает процедуры обработки яиц для выклева личинок и получения тест-организмов одного возраста. Результаты биотестирования засчитывали, если температура воды в посуде с личинками артемий составляла 18 – 22 °С, летальная концентрация ЛК₅₀₋₂₄ для личинок находилась в интервале $(7,6 \pm 1,8)$ мг · дм⁻³ бихромата калия. Количество погибших тест-организмов в контроле не превышало 10%. При гибели за время процедуры биотестирования 50% и более науплиусов *Artemia salina* L. считается, что тест-организмы испытывают острое токсическое действие морской среды, если же гибнет от 20 до 40% – хроническое токсическое действие. Измерения проводили с доверительной вероятностью 95% при доверительном интервале ± 2 .

Для определения содержания тяжелых металлов в морских аэрозолях осуществляли отбор проб путем аспирации воздуха через чистые неэкспонированные аналитические аэрозольные фильтры АФА-ХА–20. Средняя скорость пробоотбора 3 м³ · ч⁻¹. Во время экспозиции фильтров (3 – 5 ч.) проводили постоянное наблюдение за метеопараметрами. Во время дождя аэрозоли не собирали. По окончании отбора фильтр сворачивали рабочей поверхностью внутрь, помещали в защелкивающиеся полипропиленовые пакеты и хранили в холодильнике до обработки. После доставки фильтров в лабораторию проводили экстракцию тяжелых металлов по методике (РД 52.04.186 – 89) и их химический анализ.

Суммарное содержание элементов в аэрозольных фильтрах определяли с помощью атомно-адсорбционного спектрометра с электротермической атомизацией. Источником излучения служили одноэлементные лампы полого катода.

Проводили анализ 3 – 5 параллельных проб. Во всех сериях измерений учитывалось фоновое содержание элементов в контрольных фильтрах АФА-ХА – 20. Объем прокачиваемого воздуха через фильтры позволял накопить элементы в количестве, значительно превышающем фоновое содержание. Средняя относительная ошибка определения параллельных проб не превышала 20% при доверительной вероятности 0,95.

Химический анализ проб морской воды проводился при помощи масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой.

Результаты и обсуждение. Данные, полученные при изучении распределения частиц по размерам на ИДЛ «Кластер-1» показывают, что атмосферные аэрозоли в изучаемом регионе являются полидисперсными. Счётная концентрация частиц N (в количестве частиц на единицу объёма) определяется из уравнения Буге – Бэра:

$$N = \frac{2 \cdot \ln \left(\frac{I_0}{I} \right)}{\pi \cdot d^2 \cdot L} \quad [\mu\text{m}] \quad (1)$$

где I_0 – интенсивность зондирующего излучения; I – интенсивность прошедшего среду толщиной L излучения; d^2 – квадрат среднего размера частиц, который определяется из функции распределения частиц по размерам.

Средний диаметр частиц определяется по формуле (Райст, 1987):

$$d_{cp} = \sum d_i N_i / N_i \quad (2)$$

где N_i – количество группы частиц диаметра d_i .

Линейную диаграмму распределения частиц атмосферного аэрозоля по диаметрам хорошо иллюстрирует рис. 3, из которого следует, что средний диаметр практически соответствует диапазону частиц с максимальной счетной концентрацией. Концентрации мелких частиц намного выше, чем более крупных, их количество убывает по мере увеличения размера частиц. После максимума для каждой кривой с увеличением концентрации наблюдается уменьшение счетной концентрации аэрозольных частиц. Аналогичные результаты получены в ряде других исследований (Шевченко и др., 2000; Smirnov et al., 1996).

В контрольных точках были отобраны пробы морской воды, на которых и проведены процедуры биотестирования и химический анализ. Так, из данных табл. 1 видно, что акватория испытывает антропогенное загрязнение токсическими веществами. Это выражается в достоверной гибели тест-организмов от 40 до 100% в зависимости от места нахождения забора проб воды ($n=5$, $p<0,05$).

По мере удаления от пгт Коктебель смертность тест-организма *Artemia salina* снижается со 100 до 60% (поверхностные пробы воды) и с 80 до 40% (глубинные пробы воды) по направлению от мыса Мальчин до усадьбы Карадагского природного заповедника. По данным биотестирования, можно утверждать, что морская вода в акватории заповедника оказывает токсическое влияние на биоту.

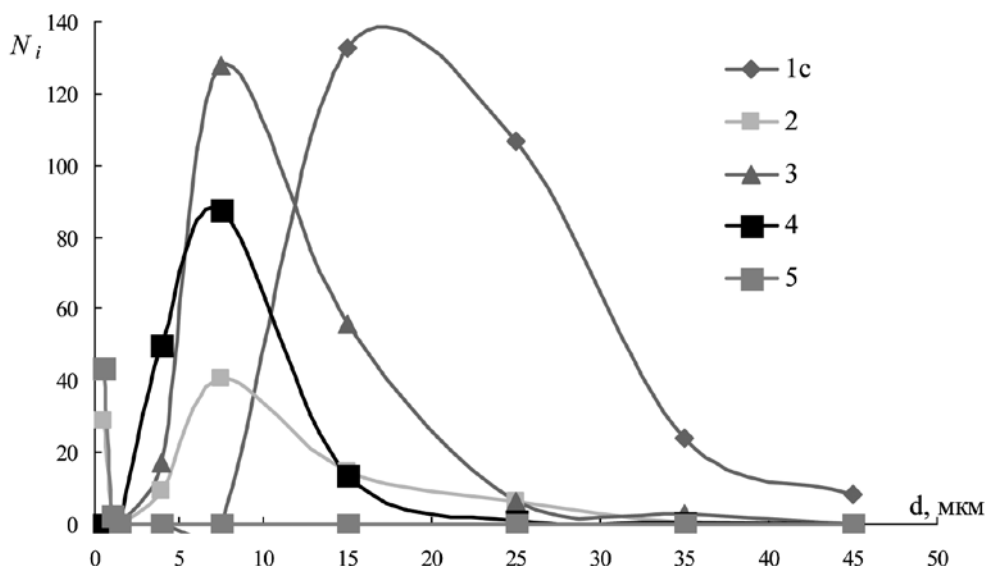


Рис. 3. Распределение частиц атмосферных аэрозолей по диаметрам, (1 – станция мониторинга; 2 – «Чертов Палец» Карадаг координаты: (44.929169°, 35.238819°); 3 – лабораторный корпус КаПриЗ; 4 – плато; 5 – Бухта Южная Сердоликовая)

Табл. 1. Результаты биотестирования морской воды в акватории Карадагского природного заповедника (2009–2010 годы)

Показатель смертности	ПММ	ГММ	ПБС	ГБС	ПБЛ	ГБЛ	ПМР	ГМР	Контроль
% погибших особей в 2009 г.	100	100	70	50	60	40	50	40	10
% погибших особей в 2010 г.	80	60	70	50	50	40	40	20	10
Степень токсичности	Острая	Острая	Острая	Острая	Острая	Хроническая	Хроническая	Хроническая	Отсутствует.

Примечание: ПММ, ГММ – поверхностная и глубинная пробы воды у мыса Мальчин; ПБС, ГБС – поверхностная и глубинная пробы воды в бухте Южной Сердоликовой; ПБЛ, ГБЛ – поверхностная и глубинная пробы воды в бухте Львиной; ПМР, ГМР – поверхностная и глубинная пробы воды у скалы Иван-Разбойник; контроль – искусственная морская вода.

В результате измерения аэрозолей в соответствующих точках побережья акватории Карадагского заповедника и их сопоставления с данными биотестирования, впервые выявлена закономерная зависимость наличия аэрозолей со степенью токсичности морской воды. Иными словами, измеряя количество и размер аэрозолей при помощи прибора «Кластер-1» в атмосфере прибрежных зон, можно судить о степени загрязнения водной среды.

Токсичность исследуемой морской воды для ракообразных *Artemia salina* колебалась от хронической до острой. Наименьшая токсичность обнаруживалась ближе к усадьбе Карадагского природного заповедника у скалы Иван-Разбойник, наибольшая – у мыса Мальчин, который приближен к пгт Коктебель. Наложение результатов биотестирования за 2009 и 2010 гг. показало некоторое улучшение экологического состояния акватории заповедника.

В табл. 2 и 3 представлены соответственно результаты химического анализа атмосферных аэрозолей и поверхностной и глубинной морской воды. Концентрации тяжелых металлов в пробах атмосферных аэрозолей, отобранных в Карадагском природном заповеднике в 2012 году, находятся в соответствии со значениями, полученными в экспедициях 2002 – 2008 гг. (Гончарук, 2012).

Табл. 2. Содержание тяжелых металлов в воздушных пробах в районе Карадагского природного заповедника

Место отбора пробы	Концентрация элемента в воздухе, мг/м ³				
	Zn	Mn	Cu	Cr	Pb
Лабораторный корпус КаПриЗ	<0,05	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
«Чертов Палец» Карадаг	<0,05	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Плато	<0,05	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Станция фоновое мониторинга КаПриЗ	<0,05	0,015	0,0074	0,0074	0,059
Сердоликовая бухта	<0,05	0,0133	0,026	<0,001	<0,001

Табл. 3. Результаты исследования химического состава морской воды акватории Карадагского природного заповедника (2012 г.)

Место отбора пробы	Время отбора пробы	Концентрация веществ, мг/дм ³								
		общий орг. углерод	Li	V	Cr	Mn	Cu	Zn	Cd	Pb
ПММ	Лето	0,07	0,0172	0,0037	0,0078	<0,005	0,3931	<0,1	<0,0001	<0,002
	Зима	<0,05	0,0166	0,0076	0,0220	0,0000	0,2949	<0,1	0,0002	<0,002
ГММ	Лето	<0,05	0,0167	0,0040	0,0234	0,0417	0,4154	0,5845	0,0024	0,0042
	Зима	<0,05	0,0156	0,0042	0,0119	0,0057	0,3078	<0,1	<0,0001	<0,002
ПБС	Лето	0,07	0,0166	0,0034	0,0105	0,0174	0,4039	0,5415	0,001	0,0035
	Зима	<0,05	0,0169	0,0073	0,0207	0,0013	0,2817	<0,1	0,0008	<0,002
ГБС	Лето	<0,05	0,0183	0,0047	0,0109	<0,005	0,2582	<0,1	<0,0001	<0,002
	Зима	<0,05	0,0160	0,0065	0,0179	<0,005	0,3379	<0,1	0,0004	<0,002
ПМР	Лето	0,07	0,0162	0,0044	0,0243	0,0137	0,3270	0,2887	0,0129	<0,002
	Зима	0,06	0,0151	0,0033	0,0090	0,0219	0,3087	0,1985	0,0016	<0,002
ГМР	Лето	0,06	0,0157	0,0054	0,0145	<0,005	0,3796	<0,1	<0,0001	<0,002
	Зима	<0,05	0,0157	0,0054	0,0145	<0,005	0,3796	<0,1	<0,0001	<0,002
Фон		–	–	–	0,00002	0,002	0,003	0,01	0,0001	0,00003

Примечание: фон – естественный уровень содержания металлов в морской воде (Виноградов, 1962)

Результаты аэрозольных измерений и биотестирования подтверждаются данными химического анализа морской воды (табл. 3).

По мере удаления от Коктебеля концентрации загрязняющих токсических веществ снижаются и приближаются к допустимым уровням, кроме показателей общего органического углерода, содержание которого в поверхностных пробах воды превышало ПДК. Сравнивая химические показатели поверхностных и глубинных проб морской воды, можно заключить, что на поверхности концентрируются токсические вещества, которые с аэрозолями могут выноситься в атмосферу.

Выводы. 1. Комплексная оценка экологического состояния акватории Карадагского природного заповедника показала загрязнение морской воды в связи с антропогенным влиянием пгт Коктебель. Результаты аэрозольных измерений, биотестирования и химического анализа указывают на неблагоприятное экологическое состояние морской экосистемы в данной акватории Черного моря.

2. Такой подход для оценки экологического состояния морской водной среды можно рекомендовать для постоянного мониторинга физических, химических и биологических показателей качества морской воды, в том числе и возможной токсичности. Результаты данных исследований могут использоваться для разработки нормативов или стандартов качества морской воды применительно ко всем морским акваториям.

Литература

- Виноградов А.П. Среднее содержание элементов в земной коре. / А.П. Виноградов // Геохимия. – 1962. – №7. – С. 555 – 557.
- Гончарук В.В., Лапшин В.Б., Чичаева М.А., Матвеева И.С., Самсоны-Тодоров А.О., Таранов В.В., Сыроешкин А.В. Тяжелые металлы, алюминий и мышьяк в аэрозолях мирового океана // Химия и технология воды. – 2012. – Т. 34. – № 1. – С. 1 – 10.
- Кондратьев К.Я. Аэрозоль и климат. – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 540 с.
- Курфаркова Е. А., Губанов В. И., Ковригина Н. П., Еремин И. Ю., Сеничева М. И. Экологическая оценка современного состояния вод в районе взаимодействия Севастопольской бухты с прилегающей частью моря // Морской экологический журнал. – 2006. – 5. – № 1. – С. 72 – 91.
- Райст П. Аэрозоли. Введение в теорию: Пер. с англ. – М.: Мир, 1987. – 280 с.
- Савенко В.С. О содержании микроэлементов в атмосфере над океаном, береговыми районами замкнутого морского бассейна и над континентом // Геохимия. – 1978. – № 3. – С. 433 – 436.
- Сыроешкин А.В., Попов П.И. Морские аэрозоли. Токсичность, методы исследования. – Москва, Медбизнесгруп, 2005. – 110 с.
- Шевченко В.П., Лисицин А.П. Влияние аэрозолей на среду и морское осадконакопление в Арктике. – М.: Наука, 2006. – 226 с.
- КНД 211.1.4.047 – 95 Методика біотестування за допомогою ракоподібних *Artemia salina* L. – 1995. – С. 9 – 17.
- ДСТУ 4168 – 2003. Якість води. Визначення гострої летальної токсичності на морських ракоподібних (Crustacea) (ISO 14669:1999, MOD).
- РД 52.04.186 – 89. Руководство по контролю загрязнений атмосферы. – М.: Госкомгидромет СССР. – 1991. – 693 с.
- Smirnov V.V., Shevchenko V.P., Stein R. et al. Aerosol size distribution over the Laptev Sea in July-September 1995: First results. // Berichte zur Polarforschung. – 1996. – N. 212. – P. 139–143.

Integrated estimation of air and sea water toxicity of areas Karadag nature reserve. V.V. Goncharuk, A.O. Samsoni-Todorov, O.A. Savchenko, V.A. Lapchenko, V.F. Kovalenko. The results of integrated assessment of toxicity of seawater and air aerosols in the waters of the Karadag Nature Reserve, which was carried out over four years. Characterization of aerosols from the sea surface, the results of bioassay using the crustacean *Artemia salina* L. deep and surface seawater samples, as well as their chemical parameters are in good agreement and pointed to anthropogenic pollution of the surveyed area. Studied the number and size of the aerosols in the atmosphere directly on the coast with instrumentation «Cluster-1» will assess the degree of pollution of sea water.

Keywords: Environmental monitoring, Integrated assessment of anthropogenic pollution, physical, Chemical and Biological Indicators of Pollution of Sea Water, Karadag Nature Reserve.

*Р.В. Горбунов¹, канд. геогр. наук, зам. директора, А.В. Зуев¹, инженер,
В.О. Смирнов², канд. геогр. наук*

ВОДНОБАЛАНСОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ КАРАДАГСКОГО ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СТАЦИОНАРА

Проанализированы эмпирические данные воднобалансовых исследований, на территории Карадагского ландшафтно-экологического стационара. Установлено, что на территорию стационара выпадает в среднем 488,9 мм осадков в год, задержание осадков кронами деревьев составляет в среднем 32,4%. В годовом ходе осадков выявлены осенне-зимний максимум и весенне-летний минимум. В результате анализа влажности почвы в различных растительных ассоциациях выявлен её рост за рассматриваемый период в рассматриваемых сообществах. Наблюдается выраженный годовой ход влажности почвы, который зависит от положения группы сообществ в гидрологическом ряду. С целью анализа процессов формирования поверхностного стока проведено имитационное моделирование. На основе эмпирических данных построена АВС-модель поверхностного стока со склонов. Показано, что поверхностный сток – сложный процесс, зависящий от многих факторов. Произведён количественный анализ водного баланса территории стационара.

Ключевые слова: водный баланс, Карадагский ландшафтно-экологический стационар, осадки, влагозапас, влажность почвы, поверхностный сток, испарение.

Воднобалансовые исследования на территории Карадагского ландшафтно-экологического стационара (КЛЭС) производятся с момента его основания в 1993 г. (Ландшафтно-экологический... 1999). К настоящему времени они включают комплекс наблюдений за следующими параметрами:

- количество осадков на открытом участке и под пологом леса;
- влагозапас в почве на открытом участке и под пологом леса;
- влажность почвы в различных растительных сообществах;
- поверхностный сток.

Результаты воднобалансовых исследований на территории стационара были использованы рядом авторов в своих публикациях. К таким работам следует отнести публикации А.А. Ключкина, В.А. Бокова, Т.В. Бобры, А.В. Зуева, Р.В. Горбунова. Однако эти работы носили во многом частный характер и касались изменения каких-либо отдельных параметров. Комплексного же исследования водного баланса территории КЛЭС до сих пор не проводилось.

Цель данной работы: проанализировать полученный массив данных и описать водный баланс территории стационара.

Авторами предпринята попытка не только показать структуру водного баланса стационара, но также и проанализировать динамику компонентов водного баланса за период инструментальных измерений.

Анализ эмпирических данных о задержании осадков пологом леса. По данным наблюдений с 2000 по 2012 гг. на территорию КЛЭС ежегодно выпадает в среднем 488,9 мм осадков; максимальное количество осадков зарегистрировано в 2010 г. (714,5 мм), минимальное – в 2000-м (308,3 мм) (рис. 1). На стационаре выпадает до

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

² Научно-образовательный центр ноосферологии и устойчивого ноосферного развития ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского», г. Симферополь, РФ.

12% твердых осадков. Максимальная высота снежного покрова (30 см) наблюдалась в декабре 2001 г. и в середине февраля 2004 г. Дольше всего снег лежал в 2002 г., когда общая продолжительность залегания снежного покрова составила 42 дня.

При этом через лесные кроны проходит в среднем 333,2 мм осадков. Таким образом, лесной полог задерживает в среднем 32,4% (155,7 мм) поступающих осадков в год (табл. 1).

Внутригодовой ход количества осадков (рис. 2) выражен нечётко, что, вероятно, связано с малым рядом анализируемых данных. Однако все же можно выделить осенне-зимний максимум и весенне-летний минимум осадков.

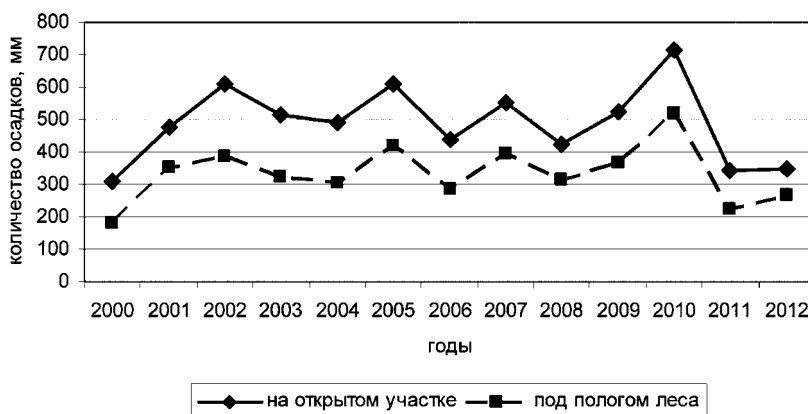


Рис. 1. Ход годовых сумм осадков на территории КЛЭС в 2000 – 2012 гг.

Табл. 1. Задержание осадков лесными кронами на территории КЛЭС в 2000 – 2012 гг.

Годы	Количество осадков, мм		Задержание осадков	
	на открытом участке	под пологом леса	мм	%
2000	308,3	182,5	125,8	40,8
2001	473,9	351,0	122,9	25,9
2002	608,2	387,8	220,4	36,2
2003	515,3	323,0	192,3	37,3
2004	491,2	303,4	187,8	38,2
2005	610,2	419,8	190,4	31,2
2006	437,4	284,8	152,6	39,4
2007	554,0	395,9	158,1	28,5
2008	425,1	312,8	112,3	26,4
2009	524,1	364,3	159,8	30,5
2010	714,5	518,8	195,7	27,4
2011	344,3	221,8	122,5	35,5
2012	349,8	265,9	83,9	24,0
сред.	488,9	333,2	155,7	32,4

Анализ среднесезонных месячных сумм осадков за весь период наблюдений показывает, что в годовом ходе осадков максимум приходится на ноябрь (56,4 мм), а минимальное наблюдается в апреле (28,2 мм). При этом абсолютный максимум осадков был зарегистрирован в августе 2002 г. (173,1 мм), – в июле 2000, августе 2008 и апреле 2009 гг. (0 мм). В кронах наблюдаемого лесного сообщества задерживается от 0 до 100% выпавших осадков.

Годовой ход значений количества влаги под лесным пологом в целом повторяет ход количества осадков (рис. 1). Зимние осадки в виде снега, как прави-

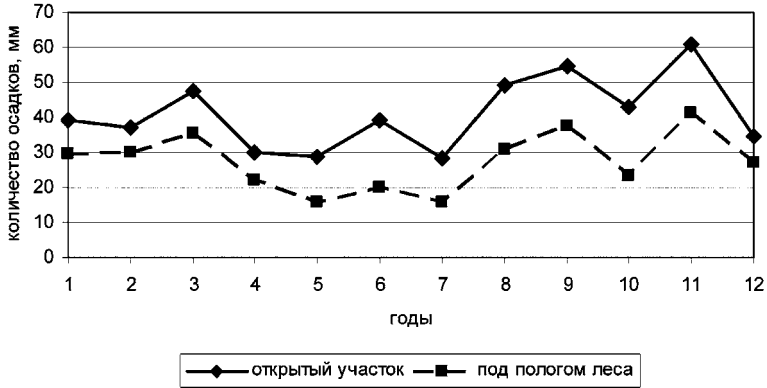


Рис. 2. Внутригодовой ход количества осадков на территории КЛЭС в 2000 – 2012 гг.

ло, почти все проходят сквозь кроны деревьев. Задержание осадков максимально в вегетационный период (табл. 2).

Однако количество проникшей под древесный полог влаги зависит не только от времени года, но и от величины и интенсивности осадков (рис. 3). Часто осадки небольшой величины полностью расходуются на смачивание крон деревьев и испаряются, не достигнув поверхности почвы. Благодаря этому в лесном массиве бездождный период оказывается более продолжительным, чем на открытой местности.

Табл. 2. Внутригодовая изменчивость задержания осадков под кронами леса на территории КЛЭС в 2000 – 2012 гг.

Месяц	Количество осадков, мм		Перехват осадков	
	открытый участок	под пологом лесом	мм	%
1	39,1	29,7	9,4	24,0
2	37,1	30,2	6,9	18,6
3	47,5	35,4	12,1	25,5
4	29,8	22,1	7,7	25,8
5	28,7	15,8	12,9	44,9
6	39,2	20,2	19	48,5
7	28,4	15,9	12,5	44,0
8	49,1	30,7	18,4	37,5
9	54,5	37,3	17,2	31,6
10	42,9	23,3	19,6	45,7
11	60,7	41,2	19,5	32,1
12	34,6	27,2	7,4	21,4

Рис. 3 иллюстрирует наличие четкой обратной зависимости между величиной осадков и их задержанием кронами. Проведенный анализ данных о задержании осадков листьями деревьев показал, что они задерживают от 25 до 40% выпадающих осадков. Таким образом, кроны деревьев вносят существенный вклад в структуру водного баланса, что необходимо учитывать при записи уравнения баланса.

Влажность почвы в различных растительных ассоциациях. Исследование влажности почвы на Карадагском стационаре производится с периодичностью один раз в месяц. Для определения полевой влажности почвы производится отбор проб в 30 точках (рис. 4) с глубины 5–10 см (Зуев, 2001). Для вычисления процента влажности используется метод прямых весовых измерений.

В ходе выполнения исследований проанализированы данные о влажности почвы за период с 1998 по 2012 гг. Все рассматриваемые точки предлагается объединить по группам сообществ (Зуев, 2001):

- Петрофитные степи (точки 4, 6, 21, 22);
- Другие степные сообщества (1, 2, 8, 9, 10, 12, 13, 15, 25, 27);
- Степные сообщества, граничащие с лесом или лесными куртинами (5, 18, 23);
- Одиночно стоящие деревья (3, 11, 14, 26);
- Лесные сообщества (7, 16, 17, 19, 24, 28, 29, 30, 31).

Анализ данных влажности почвы показал, что такое выделение вполне правомерно, т.к. значения влажности почвы по данным группам ассоциаций варьируют в достаточно близких пределах (табл. 3).

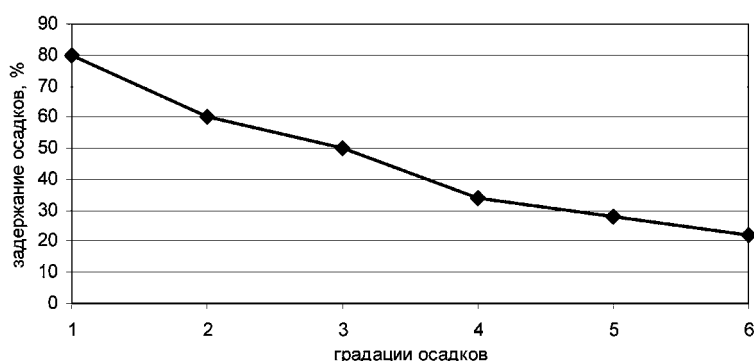


Рис. 3. Процент задержания осадков различной величины на территории КЛЭС в 2000 – 2012 гг. Градации осадков: 1 – 0,1 – 1 мм; 2 – 1,1 – 2,0 мм; 3 – 2,1 – 5,0 мм; 4 – 5,1 – 10,0 мм; 5 – 10,1 – 20,0 мм; 6 – более 20 мм

Табл. 3. Среднемноголетние и абсолютные значения влажности почвы по группам сообществ на территории КЛЭС в 1998 – 2012 гг.

	Растительные сообщества	Месяцы											Ср.	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		12
сред.	Петрофитная степь	18,5	18,6	17,2	15,2	11,8	9,7	7,4	6,3	8,8	11,5	13,8	16,2	12,9
	Др. степные сообщества	26,0	26,1	24,9	22,1	17,8	14,6	12,4	11,1	12,9	16,1	19,5	22,8	18,8
	Степ. сообщ., граничащие с лесом	25,9	26,9	25,0	23,1	19,3	16,7	13,9	13,4	14,0	17,0	19,8	22,9	19,8
	Одиночно стоящие деревья	26,4	26,1	26,0	24,0	20,4	17,7	15,6	14,5	15,0	17,3	20,5	23,6	20,6
	Лесные сообщества	33,0	34,4	33,3	31,7	27,6	24,2	21,1	18,5	19,5	21,6	25,8	30,0	26,7
	сред.	25,9	26,4	25,3	23,2	19,4	16,6	14,1	12,8	14,0	16,7	19,9	23,1	19,8
мин.	Петрофитная степь	14,9	16,5	14,6	10,4	5,0	5,1	3,7	3,1	4,1	5,9	8,3	8,1	8,9
	Др. степные сообщества	22,6	21,4	20,4	16,5	11,6	9,0	6,7	5,2	6,7	9,9	12,8	11,9	14,9
	Степ. сообщ., граничащие с лесом	19,8	20,5	19,9	16,5	12,8	11,8	8,9	7,7	7,8	11,5	12,4	12,1	16,1
	Одиночно стоящие деревья	20,3	18,2	17,1	14,3	15,6	12,1	11,5	9,8	10,9	11,5	13,1	12,1	16,4
	Лесные сообщества	17,4	19,0	19,8	17,0	9,1	9,3	5,5	5,0	11,8	10,8	8,3	8,4	11,8
	сред.	19,0	19,1	18,4	14,9	10,8	9,4	7,3	6,2	8,2	9,9	11,0	10,5	13,6
макс.	Петрофитная степь	28,3	24,8	19,8	18,4	16,2	18,2	14,4	15,2	18,6	20,0	20,6	20,9	15,3
	Др. степные сообщества	32,7	35,9	29,4	26,0	25,9	24,3	23,1	24,0	27,2	26,6	27,4	27,4	21,7
	Степ. сообщ., граничащие с лесом	35,3	43,0	28,1	27,0	26,8	27,8	24,0	23,9	22,8	27,6	25,9	28,2	22,8
	Одиночно стоящие деревья	35,3	34,7	31,2	29,7	28,3	26,5	23,7	23,6	28,7	28,3	29,9	29,8	23,7
	Лесные сообщества	41,7	52,0	38,6	37,0	35,8	35,5	33,1	32,1	35,2	34,6	37,6	39,3	30,5
	сред.	34,7	38,1	29,4	27,6	26,6	26,5	23,7	23,8	26,5	27,4	28,3	29,1	22,8

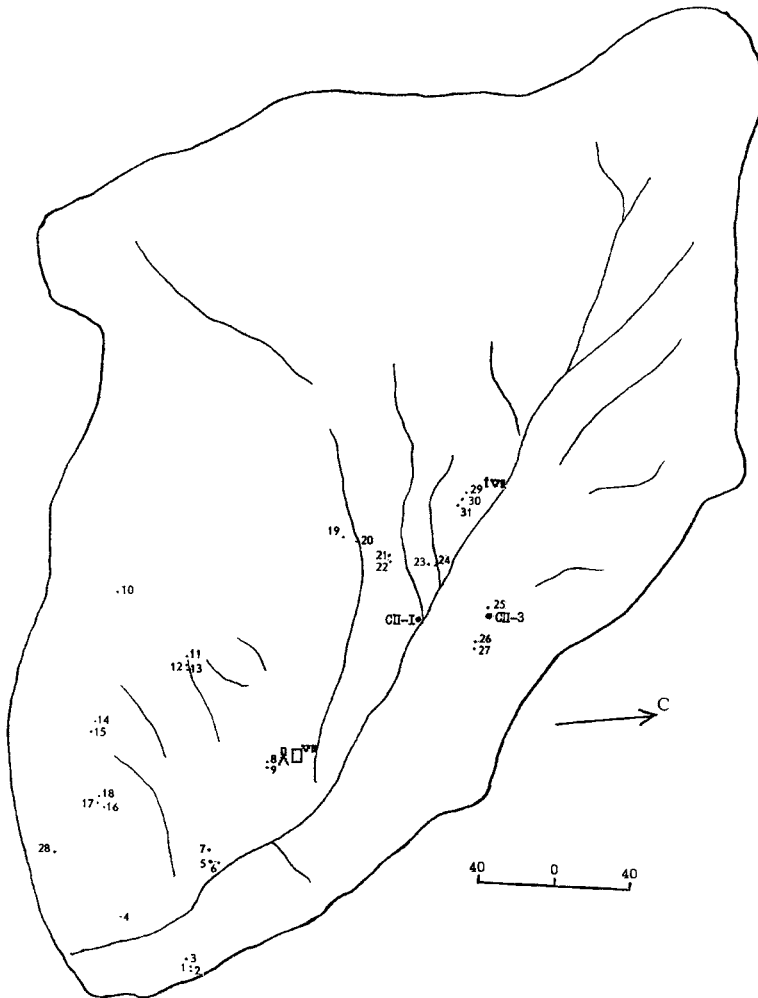


Рис. 4. Сеть режимных воднобалансовых исследований на КЛЭС (1–31 – места взятия проб для определения влажности почвы; □ – психометрическая будка и открытый оголённый от растительности участок; ● – стоковые площадки; □ – осадкоприёмники и лизиметры)

Данные табл. 3 показывают вполне закономерное распределение влажности почвы по группам сообществ. Так, минимальные значения влажности почвы характерны для петрофитных степных сообществ, а максимальные – для лесных. Следует отметить высокие значения влажности в экотонных зонах между степными и лесными сообществами, что, с одной стороны, определяется воздействием лесного полога, а с другой, способствует формированию условий для распространения леса. Именно в этих зонах наблюдается наибольшее количество жизнеспособного возобновления лесной древесной растительности. Такой же эффект отмечается и для группы степных сообществ с кустарниками. Действительно, если проанализировать карты растительности стационара, составленные Л. Н. Каменских в 1995 и 2005 гг. (Каменских, 2008), можно заметить значительное увеличение площади, покрытой лесными сообществами за счёт вытеснения степных участков.

Анализ динамики изменения влажности почвы по группам сообществ показывает (рис. 5) её постепенное увеличение, причем оно происходит соответственно росту гидрофильности сообществ.

Под петрофитно-степными сообществами роста влажности почвы не наблюдается, а максимальный рост её значений характерен для лесных сообществ (рис. 5). Такое явление может быть объяснено двумя факторами: 1) увеличением количества осадков (исключая последние сухие 2011–2012 гг.); 2) увеличением проективного покрытия крон и, как следствие, увеличением мощности лесной подстилки и снижением испарения с поверхности почвы.

Увеличение количества осадков хорошо просматривается из графика количества осадков с 1920 по 2007 гг. (рис. 6).

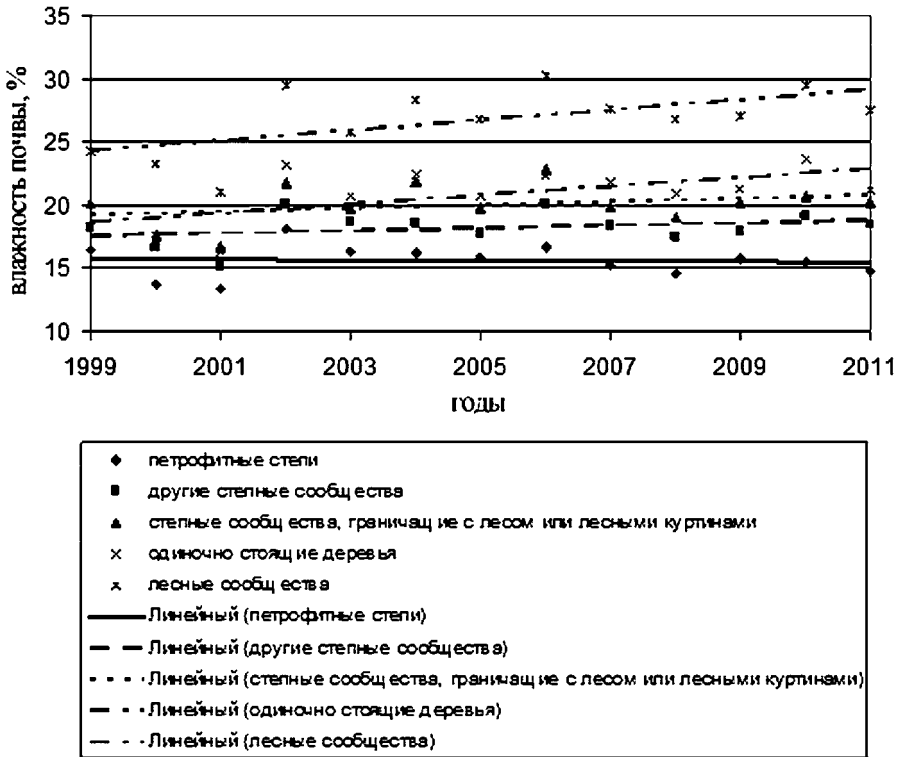


Рис. 5. Среднегодовое изменение влажности почвы в рассматриваемых сообществах на территории КЛЭС в 1999 – 2011 гг.

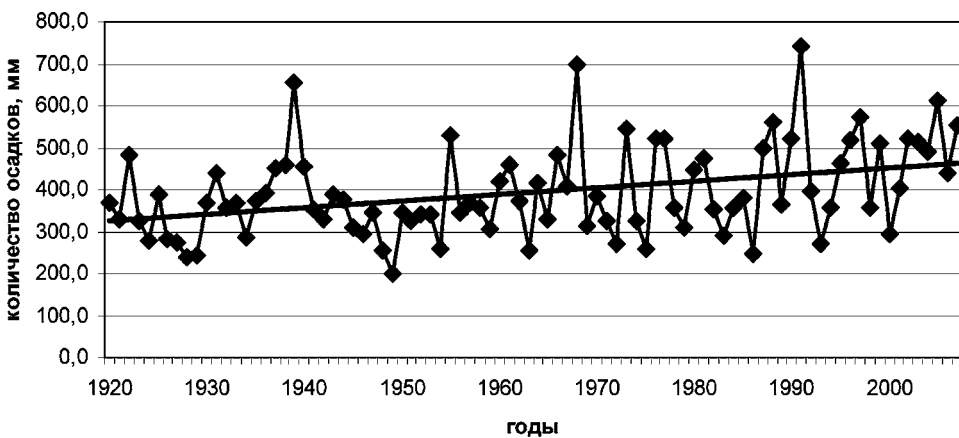


Рис. 6. Изменение годовой суммы осадков на Карадаге

Увеличение годовых сумм осадков привело к росту коэффициента увлажнения Иванова – Высоцкого (рис. 7) на стационаре.

Рост проективного покрытия может быть зафиксирован за счёт роста гидрофильности сообществ, который прослеживается, как уже указывалось, на основе геоботанических карт стационара.

Отсутствие роста влажности почвы в петрофитных сообществах может быть объяснено очень низким проективным покрытием, которое приводит к быстрому иссушению склонов.

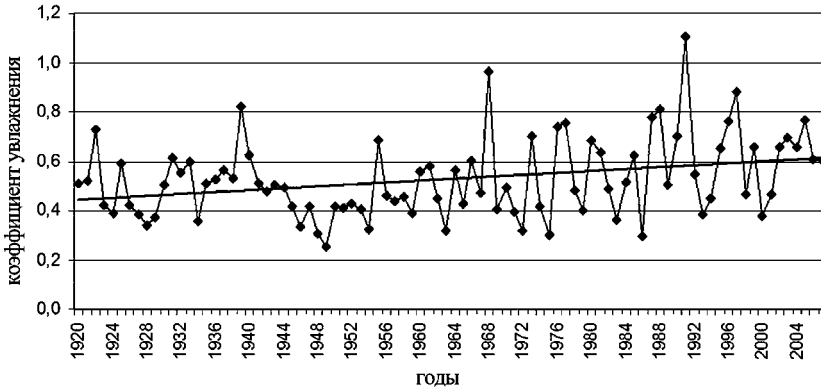


Рис. 7. Изменение коэффициента увлажнения Иванова – Высоцкого на территории КЛЭС

Однако в этом случае возникает противоречие, связанное с тем, что увеличение проективного покрытия приводит, в свою очередь, к увеличению доли осадков, которые перехватываются кронами, и, как следствие, снижается поступление влаги на поверхность почвы. Такой эффект хорошо прослеживается из анализа динамики задержания осадков кронами деревьев.

Исходя из полученных данных о задержании осадков, выявлено, что происходит увеличение повторяемости и задержания осадков величиной 0,1–2 мм. Снижение доли задержанных осадков величиной 2,1–10 мм связано со снижением их повторяемости в рассматриваемый период. За рассматриваемый период происходит рост повторяемости осадков величиной более 10 мм, что соответствует общей схеме проявления эффекта изменения климата в Крыму (Трансформация... 2010).

Осадки данной градации мало задерживаются кронами. Таким образом, рост значений влажности почвы обусловлен снижением испарения с поверхности почвы в силу увеличения проективного покрытия крон и мощности лесной подстилки, а также увеличением повторяемости ливневых осадков, которые и являются поставщиками влаги в почву.

Анализ внутригодового хода влажности почвы показан на рис. 8.

Видно, что разные сообщества характеризуются некоторыми особенностями в этом аспекте. Для лесных сообществ характерен более длительный период сохранения высоких значений влажности почвы, нежели для степных и петрофитно-степных сообществ. Величина этого периода увеличивается в соответствии с увеличением гидрофильности сообществ в направлении от петрофитных степей к лесным сообществам. В целом же, в годовом ходе влажности почвы на стационаре ярко выражены зимний максимум и летний минимум значений.

Таким образом, анализ данных по влажности почвы за период с 1999 по 2012 гг. позволяет сделать два основных вывода:

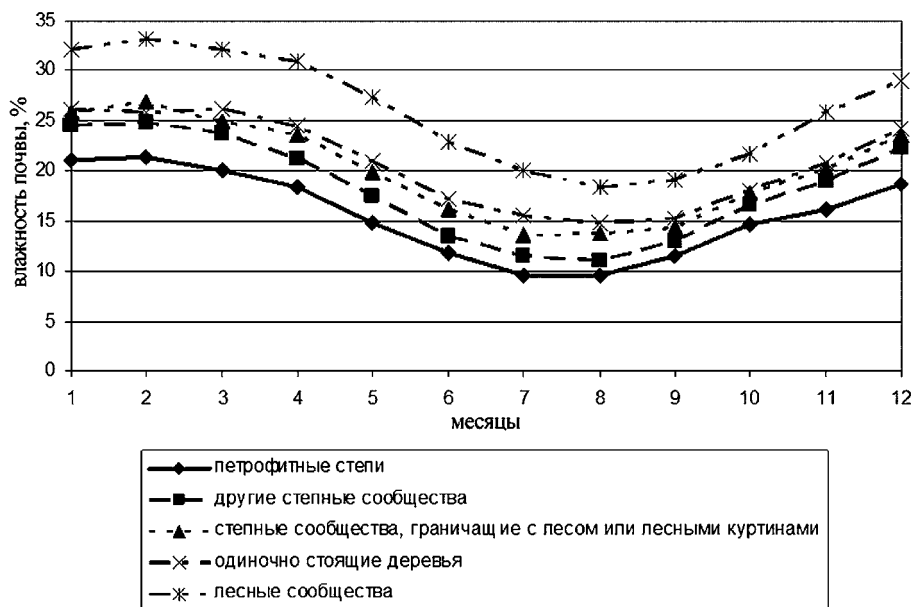


Рис. 8. Годовой ход влажности почвы по группам растительных сообществ на территории КЛЭС (среднегодовые значения за период исследований)

1. За рассматриваемый период наблюдается рост влажности почвы в рассматриваемых группах сообществ, который связан не только с увеличением количества осадков, но также и с увеличением роли лесных сообществ в структуре растительного покрова.

2. Наблюдается выраженный годовой ход влажности почвы, который зависит от положения группы сообществ в гидрологическом ряду.

Анализ поверхностного стока. Наблюдения за поверхностным стоком и смывом почв ведутся с 1996 г. на двух стоковых площадках (СП), расположенных на хорошо задернованных безлесных склонах балки Карадагского ландшафтно-экологического стационара. Основными факторами, влияющими на формирование стока, являются количество и интенсивность осадков, а также влажность почвы.

Для анализа процессов формирования поверхностного стока проведено имитационное моделирование, в основу которого положены данные наблюдений на КЛЭС. Для этого использована АВС-модель (Тимченко и др. 2000).

Любая система, описывающая процессы поверхностного стока со склонов, строится на водобалансовых уравнениях. Суть водного баланса выражает динамический баланс перераспределения воды на слоне. Вода выпадает вместе с осадками, проходит через подстилку и впитывается в почву. Часть воды, которая оказалась в избытке, стекает, образуя поверхностный сток. На этот процесс влияет ряд факторов, обусловленных свойствами и природой самих осадков, подстилки и почвы. Исходя из этого, была составлена концептуальная модель поверхностного стока воды со склонов (рис. 9).

Так, подстилка может вобрать в себя воды (Wol) не больше, чем её собственная максимальная влагоёмкость (Wol_{max}). При достижении подстилкой максимальной влагоёмкости процесс впитывания останавливается и весь последующий объём воды поступает на поверхность почвы (Xs), то есть $Wol = 0$.

Стандартное уравнение АВС-метода для непрерывных процессов имеет вид:

$$X_i = 2X_j [1 - 0,1(X_j - \Sigma aX_{ij} + C)],$$

где X – системный модуль; a – коэффициент, показывающий степень влияния модуля X_j на X_i ; C – внешний фактор влияния.

Кроме модулей локальных динамических балансов в составе системы могут находиться и пассивные элементы, которые не имеют внутренних обратных связей, удерживающих их в состоянии равновесия. Это так называемые логико-информационные связи между элементами системы, а логические операции принятия решений – интеллектуальные агенты управления (Тимченко и др. 2000). Таким образом, процесс впитывания подстилкой воды можно записать в виде следующего выражения:

$$Wol_i = 2Wol_j [1 - 0,1(Wol_j + AC \{Xol, Wol \max\})]$$

$$AC = IF [Wol < Wol \max; - a_{WolXol} Xol; 0].$$

Примем условие, что количество выпадающих осадков равно количеству осадков, поступивших на поверхность подстилки, то есть $Xol_i = X$.

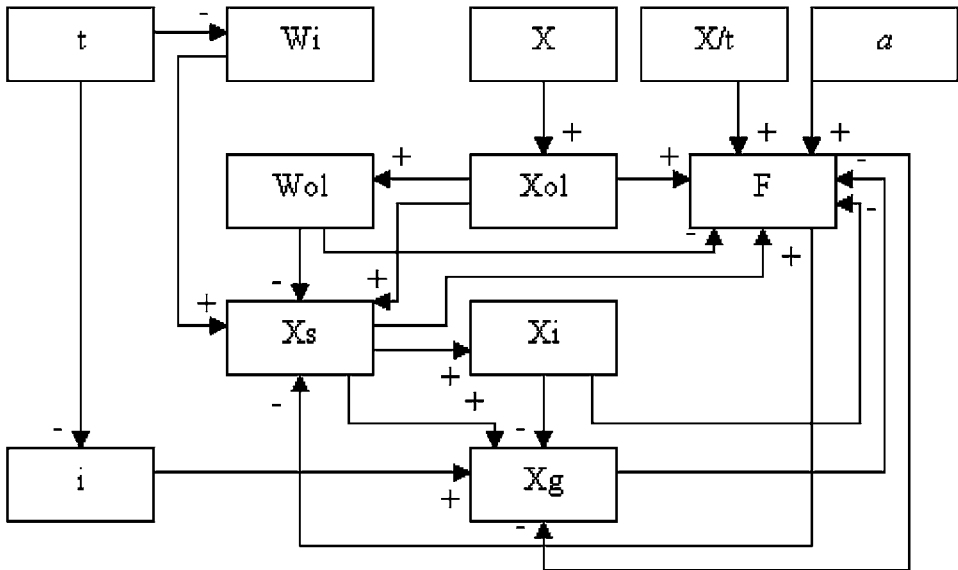


Рис. 9. Концептуальная модель стока воды со склона: Wol – вода, перехватываемая подстилкой; Wi – инфильтрация через подстилку; Wol max – потенциальная или максимально возможная влагоёмкость подстилки; F – поверхностный сток; Xs – часть воды, поступившая на поверхность почвы; Xi – часть воды, просачивающаяся в почву и заполняющая воздушные полости; Xg – просачивание по вертикали вглубь в горизонты подземных вод; i – инфильтрация; X/t – интенсивность дождя; t – время дождя; а – крутизна склона

В этом случае процесс поступления воды на поверхность почвы описывается уравнением:

$$Xs_i = 2Xs_j [1 - 0,1(Xs_j + a_{XsWol} Wol - a_{XsWi} Wi - a_{XsXol} Xol + a_{XsF} F)],$$

где Wi – инфильтрация воды через подстилку, выражаемая через следующее уравнение:

$$Wi_i = 2Wi_j [1 - 0,1(Wi_j + a_{Wit} t)],$$

где t – время.

Часть воды, попавшая на поверхность почвы, впитается (X_i):

$$X_i = 2X_j [1 - 0,1(X_j + AD\{X_s, P_w\})]$$

$$AD = IF [X_i < P_w; -a_{X_i X_s} X_s; 0],$$

часть уйдёт в нижележащие горизонты (X_g):

$$X_g = 2X_g [1 - 0,1(X_g + a_{X_g X_i} X_i - a_{X_g i} i - a_{X_g X_s} X_s + a_{X_g F} F)],$$

где i – инфильтрация, рассчитываемая по уравнению

$$i = 2i_j [1 - 0,1(i_j + a_{it} t)],$$

а остальная часть перейдёт в сток.

Причём при достижении X_i значения максимальной влагоёмкости почвы (P_w) впитывание в почву прекращается и вся вода переходит в подземный и поверхностный сток. Процесс инфильтрации вследствие заполнения почвенных пор водой также со временем стремится к нулю, поэтому в определённый момент переход воды в нижние горизонты почвы также прекращается и вся выпавшая вода уходит со стоком.

Уравнение, описывающее процесс стока воды со склона, может быть записано в следующем виде:

$$F_i = 2F_j [1 - 0,1(F_j + BC \{X_{ol}, X/t, X_g, a, X_i, X_s, W_{ol}\})]$$

$$BC = IF [X/t < X/t^* \text{ and } IF [t < t^*]; 0; -a_{FX_{ol}} X_{ol} - a_{FX/t} X/t + a_{FX_g} X_g - a_{Fa} a + a_{FX_i} X_i + a_{FX_s} X_s + a_{FW_{ol}} W_{ol}].$$

То есть, возможны несколько вариантов развития событий. При малой интенсивности и малом временном интервале сток отсутствует или он минимален. Максимальным сток будет при продолжительном дожде высокой интенсивности.

Используя данные наблюдений за стоком на стоковых площадках Карадагского ландшафтно-экологического стационара, была предпринята попытка смоделировать изменение стока во время дождя разной интенсивности и продолжительности. Для этого все размерные величины приводятся к среднему значению 5, поскольку модели необходимо задать одноразмерные величины. Таким образом, мы получаем, что все экспериментальные значения колеблются от 0 до 10. Далее, подставляя их в модель и пересчитывая полученные модельные величины в реальные размерные, получаем распределение стока воды со склона во время дождя, изображённое на рис. 10.

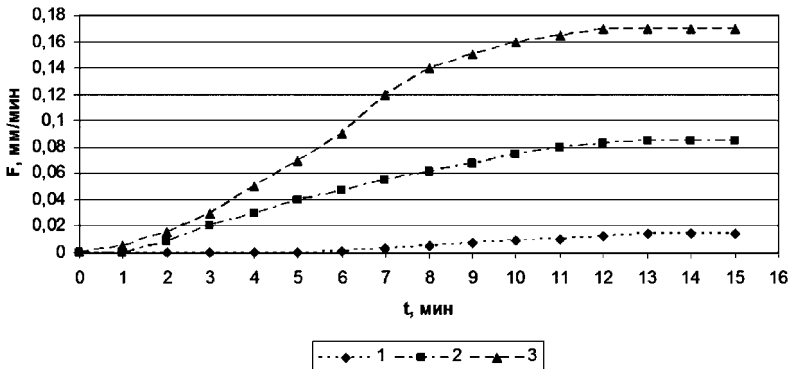


Рис. 10. Поверхностный сток воды при осадках разной интенсивности: 1 – осадки низкой интенсивности; 2 – осадки средней интенсивности; 3 – осадки высокой интенсивности

Количественный анализ составляющих водного баланса. Результаты анализа эмпирических данных об элементах водного баланса на территории КЛЭС сравнивались с полуколичественными данными об элементах водного баланса сомкнутого пушистодубового леса, полученными ранее (Смирнов, 2008). Средняя величина задержания осадков пологом леса в полуколичественной модели составляет 40%. Аналогичная величина, полученная на основании эмпирических данных, – 32,4%.

На основе эмпирических данных и полуколичественных расчетов В.О. Смирнова (2008) нами рассчитаны элементы водного баланса участка пушистодубового леса в пределах КЛЭС для вегетационного периода 2005, 2006 и 2007 гг.

Рассмотрим основные составляющие балансов в долях от общего количества поступающего тепла и влаги.

Пусть общее количество влаги, поступающей к поверхности деятельного слоя леса, равно 100%. При этом до 20–25% составляют горизонтальные осадки – конденсация из тумана, наморось и др. (Ведь, Поляков, 1971), которые играют важную роль в водном балансе крымских лесов. В состав оставшихся 75% входят также и осадки, переносимые с соседнего участка над деятельным слоем в жидком виде. Горизонтальные осадки также включают перенос водяного пара с прилегающих территорий.

Учитывая, что общая сомкнутость составляет 0,75–0,8, то около 75–80% осадков будет поступать к поверхности кроны и преобразовываться ею, 20–25% проникать под полог леса, минуя крону. Перехват влаги кронами дубового леса, т.е. количество влаги, задержанное пологом леса и затраченное на испарение с его поверхности, можно ориентировочно оценить в 20–25% от общего количества осадков (Ландшафтно-геофизические... 2001). Данное явление получило название интерцепция и в крымских лесах частично компенсируется горизонтальными осадками. Оставшаяся часть влаги, задержанной кроной, т.е. приблизительно 55% общего слоя осадков, затрачивается на сток с неё. При этом необходимо учитывать затраты на смачивание задерживающих поверхностей (листья, ветвей, ствола), предшествующее началу процесса стока. Доля стока со стволов дуба составляет 3–5% (Ландшафтно-геофизические... 2001); стекающая вода попадает непосредственно на поверхность почвы, минуя слой травостоя. Порядка 47–50% стекает с поверхности ветвей и листьев, при этом травостой с проективным покрытием в 20% задерживает всего 8–10%, 38–40% всего количества осадков попадает на поверхность, лишённую травостоя. Так же он задерживает часть осадков, проникших под полог леса, минуя крону из-за просветов в ней, которая составляет только 4–5% из-за небольшого проективного покрытия. Оставшиеся 16–20% общего количества осадков попадают на поверхность почвы, минуя травяной покров и кроны деревьев. Таким образом, суммируя все приходные статьи, мы получаем 67–77% общего слоя осадков в виде влаги на поверхности почвы и 12–15%, задержанных травостоем.

Анализируя результаты практических наблюдений за перераспределением влаги в дубовых лесах Подмоскovie (Молчанов, 1960), можно сделать вывод о том, что суммарное испарение с травяного покрова, включающего виды, морфологически близкие к видам травостоя крымских лесов, и с поверхности почвы составляет порядка 12–15% всех выпавших осадков. Эти данные при условии сходства отношения поступающих и испаряющихся осадков с большей степенью условности могут быть приняты и для рассматриваемых лесных экосистем Карадага.

Предположив, что размеры физического испарения влаги с поверхности травостоя в отношении к количеству задержанной им воды будут примерно

равны подобному отношению для всего полога, можно заключить, что размеры interception травяного покрова составят 3–4% общего слоя осадков. Отняв эту величину от суммарного испарения с травяного покрова и почвы мы получаем затраты на транспирацию травяного покрова и испарение с поверхности почвы, равные приблизительно 9–11% всех осадков. Количество воды, стекающее с травяного покрова на поверхность почвы, составляет 10–12%.

Вода атмосферных осадков, проникшая сквозь полог леса и скатившаяся по стволам деревьев, может вызвать поверхностный склоновый сток. В пушисто-дубовом поясе доля стока может достигать 30% (Ландшафтно-геофизические... 2001). Однако на территории КЛЭС на поверхности почвы лежит достаточно мощная подстилка. Лесная подстилка обладает большой водопроницаемостью и водоёмкостью; она способна быстро поглотить воду, перевести поверхностный сток во внутригрунтовый, сдерживать испарение и эрозию почв. Подстилка поглощает воды в несколько раз больше, чем её масса в воздушно-сухом состоянии. Следовательно, в данной лесной экосистеме происходит уменьшение размеров поверхностного стока. Однако достоверно определить размеры стока в конкретном лесном насаждении достаточно сложно без практических наблюдений, так как на данный процесс влияет большое число факторов, зависящих от конкретного местоположения: мощность подстилки, характер выпадения осадков, их длительность и интенсивность, крутизна склона и др. На основании этого, с большой долей условности, размеры стока, образующегося на данном участке, были снижены до 10–15% от общего количества осадков.

Вычитая из количества влаги, оказавшейся на поверхности почвы (67–77%), сток и затраты на испарение, возможно оценить размеры поступления влаги в почву. В конкретном примере эта величина составляет 50–60%.

Важнейшей статьёй расхода в водном балансе является десукция растительным покровом. Поглощаемая влага расходуется на процесс транспирации и, возможно, в меньших размерах, на производство органического вещества при фотосинтезе. Согласно измерениям А.А. Молчанова (1960), затраты на транспирацию сомкнутыми дубовыми насаждениями составляют 40–50 % от выпадающих осадков. Более точно сверив морфологические параметры рассматриваемого древостоев и примеров А.А. Молчанова, можно с достаточно высокой точностью отметить, что затраты на транспирацию пологом леса составляют 40–44% при учёте сходства затрат на испарение, сток, interception.

Процесс транспирации для растений является важным физиологическим процессом, который оказывает достаточно сильное влияние и на производство органического вещества; однако непосредственно на построение составных частей своего тела растение использует в среднем 0,2% пропускаемой через себя воды, остальные 99,8% расходуется на испарение. Таким образом, затраты воды на фотосинтез деревьями, а тем более травами, не могут быть учтены при воднобалансовых расчетах из-за их небольших размеров.

Просуммировав затраты на транспирацию и испарение – процессы, при которых происходит выделение водяного пара, возможно определить количество водяного пара в пологе леса. В рассматриваемом примере оно составляет 72–84%.

При сопоставлении величин инфильтрации и десукции возможно приблизительно определить размеры внутрипочвенного и грунтового стока, образующегося на этом участке, – 6–12% от общего слоя выпадающих осадков. Однако данная величина, как и поверхностный сток, является крайне изменчивой. Кроме того, часть влаги может достаточно длительное время накапливаться, как в почве, так и на её поверхности.

Благодаря горизонтальному перераспределению влаги (склоновый сток, метелевый перенос снега и др.) величина наличной влаги оказывается больше или меньше по сравнению с выпавшей. Тем самым в уравнение водного баланса следует вводить величину горизонтального перемещения влаги. Данные процессы частично учтены при включении в водный баланс переноса влаги над деятельным слоем. Велика роль поверхностного и подземного притока вод по периферии участка.

Кроме того, необходимо отметить, что соотношение величин, составляющих водный баланс, является крайне динамичным и зависит от большого числа факторов, и в особенности от характера и количества выпадающих за один дождь осадков. Так, например, при ливневом характере выпадения резко увеличивается размер поверхностного стока, уменьшается испарение с деятельных поверхностей и т.д.

Выводы.

Анализ эмпирических данных воднобалансовых исследований на территории Карадагского ландшафтно-экологического стационара позволил рассчитать количественные значения элементов водного баланса.

Установлено, что на территорию стационара выпадает в среднем 488,9 мм осадков в год, задержание осадков кронами деревьев составляет в среднем 32,4%. В годовом ходе осадков выявлены осенне-зимний максимум и весенне-летний минимум.

В результате анализа влажности почвы в различных растительных ассоциациях, выявлен её рост за рассматриваемый период в рассматриваемых сообществах. Наблюдается выраженный годовой ход влажности почвы, который зависит от положения группы сообществ в гидрологическом ряду.

С целью анализа процессов формирования поверхностного стока проведено имитационное моделирование. На основе эмпирических данных построена АВС-модель поверхностного стока со склонов. Показано, что поверхностный сток – сложный процесс, зависящий от многих факторов. Произведён количественный анализ водного баланса территории стационара.

Благодарности. Авторы выражают благодарность заведующему отделом системной динамики Морского гидрофизического института, д.физ.-мат.н., профессору И.Е. Тимченко и научному сотруднику Научно-исследовательского центра «Технологии устойчивого развития» Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского, И.В. Глущенко за помощь в построении и реализации АВС-модели поверхностного стока со склонов.

Литература

Ведь И.П., Поляков А.Ф. О методике изучения конденсационных осадков в лесах Крыма // Лесоведение. – 1971. – № 2. – С. 90–95.

Зувев А.В. Наблюдения на Карадагском ландшафтно-экологическом стационаре // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – Том XV. – С. 3–8.

Зувев А.В. Наблюдения на Карадагском ландшафтно-экологическом стационаре // Национальная академия наук Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – Том XVI. – С. 3–8.

Каменских Л.Н. Динамика растительного покрова Карадагского ландшафтно-экологического стационара (КЛЭС) // Летопись природы: Том XXIII. 2006 / Под ред. А.Л. Морозовой. – Симферополь: Н.Орианда, 2008. – С. 19–42.

Ландшафтно-геофизические условия произрастания лесов юго-восточной части Горного Крыма / Под ред. В.А. Бокова. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2001. – С.136.

Ландшафтно-экологический стационар Карадагского природного заповедника. Вып. 1 / Под ред. А.Л. Морозовой, Ю.И. Будашкина, В.А. Бокова. – Симферополь: Таврия-Плюс, 1999. – С. 112.

Молчанов А.А. Гидрологическая роль леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 486.

Смирнов В.О. Идентификация ландшафтно-экологических свойств территории на основе геотопологической концепции // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2008. – Вып. 12. – С. 85–90.

Тимченко И.Е., Игумнова Е.М., Тимченко И.И. Системный менеджмент и ABC-технологии устойчивого развития. – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2000. – С. 225.

Трансформация ландшафтно-экологических процессов в Крыму в XX веке – начале XXI века / Под ред. д.г.н., проф. В.А. Бокова. – Симферополь: ДОЛЯ, 2010. – С. 304.

Water balance researches on the territory of Karadag landscape-ecological stationary R. Gorbunov, A. Zuev, V. Smirnov. The empirical data of water balance in the Karadag landscape-ecological stationary are analyzed. It was revealed that the territory of the hospital falls in average 488.9 mm of rainfall a year, the detention of rain by canopy of trees is on average 32.4 %. The autumn and winter maximum and the spring and summer minimum of precipitation during the annual rainfall are identified. By analyzing soil moisture in different plant associations a rise of soil moisture during the period under review is revealed. There is a pronounced annual variation of soil moisture, that depends on the position of group communities in the hydrologic series. In order to analyze the processes of formation of surface runoff simulations was conducted. Based on empirical data ABC-model of surface runoff from the slopes is build. It is shown that surface runoff – a complex process that depends on many factors. A quantitative analysis of the water balance of the territory of the stationary is performed.

Keywords: Water Balance, Karadag Landscape-ecological Stationary, Precipitation, Moisture Reserve, Soil Moisture, Runoff, Evaporation.

О.А. Трощенко¹, канд. геогр. наук., ст. науч. сотр., А.А. Субботин¹, канд. геогр. наук,
ст. науч. сотр., И.Ю. Ерёмин¹, мл. науч. сотр.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАМЕТРОВ ТЕРМОХАЛИННОЙ СТРУКТУРЫ ВОД В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНИХ НАБЛЮДЕНИИ

Проанализированы межгодовые и сезонные изменения термохалинных параметров по материалам экспедиционных наблюдений на Карадагском взморье за 2004 – 2014 гг. Показано, что наибольшая изменчивость, как межгодовая, так и пространственная характерна для весеннего сезона. Проведено сравнение полученных данных со среднемноголетними величинами. Отмечена тенденция к увеличению поверхностных значений температуры в весенне-летний период.

Ключевые слова: термохалинная структура, верхний квазиоднородный слой, сезонный термоклин, изменчивость, субмаринная разгрузка, акватория Карадагского заповедника.

Карадагский заповедник имеет самую большую охраняемую морскую акваторию из всех природных и биосферных заповедников Крыма. Несмотря на важность изучения данной акватории, системные исследования термохалинной структуры вод этого района начались только в 2004 г. сотрудниками отдела аквакультуры и морской фармакологии Института биологии южных морей. Ранее была опубликована одна обобщающая статья по термохалинной структуре вод данного района (Чекменёва, Субботин, 2004). Однако результаты этой работы основывались на значительном пространственном осреднении, т.е. для получения искомым термохалинных характеристик рассматривалась акватория, значительно превышающая площадь морской части заповедника. Большинство станций, включенных в общую базу данных для осреднения, находились мористее границ заповедника на глубинах 50 м и более. Поэтому целью данной работы стал анализ многолетних данных по термохалинной структуре, собранных в акватории заповедника и непосредственно граничащих с ним водах.

Материал и методы. Исследования выполнялись на 4-х разрезах по 3-м станциям на каждом и на 2-х станциях на траверзе п. Курортное (рис.1). Станции располагались на изобатах 10, 20 и 30 м (мористая граница заповедника). Всего было выполнено 24 съёмки: по одной съёмке в апреле (2005 г.), в июне (2010 г.), в октябре (2008 г.) и в ноябре (2004 г.), 5 съёмки – в июле (2005 – 2007 гг., 2009 г., 2014 г.) и по 7 – в мае (2006 – 2009 гг., 2011 – 2013 гг.) и в сентябре (2008 – 2014 гг.).

Изучение термохалинной структуры проводилось с помощью различных STD-зондов («КАТРАН – 04» и MINI STD/CTD model SD204), имеющих сертификат поверки на момент проведения гидрологических работ. Зондами измерялось давление (глубина), температура и электропроводность (пересчитывается в солёность). Все измерения проводились в рамках непрерывного зондирования от поверхности до дна. Обработка и анализ данных выполнялись согласно общепринятым методикам (Руководство по гидрологическим работам... 1977).

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь, РФ.

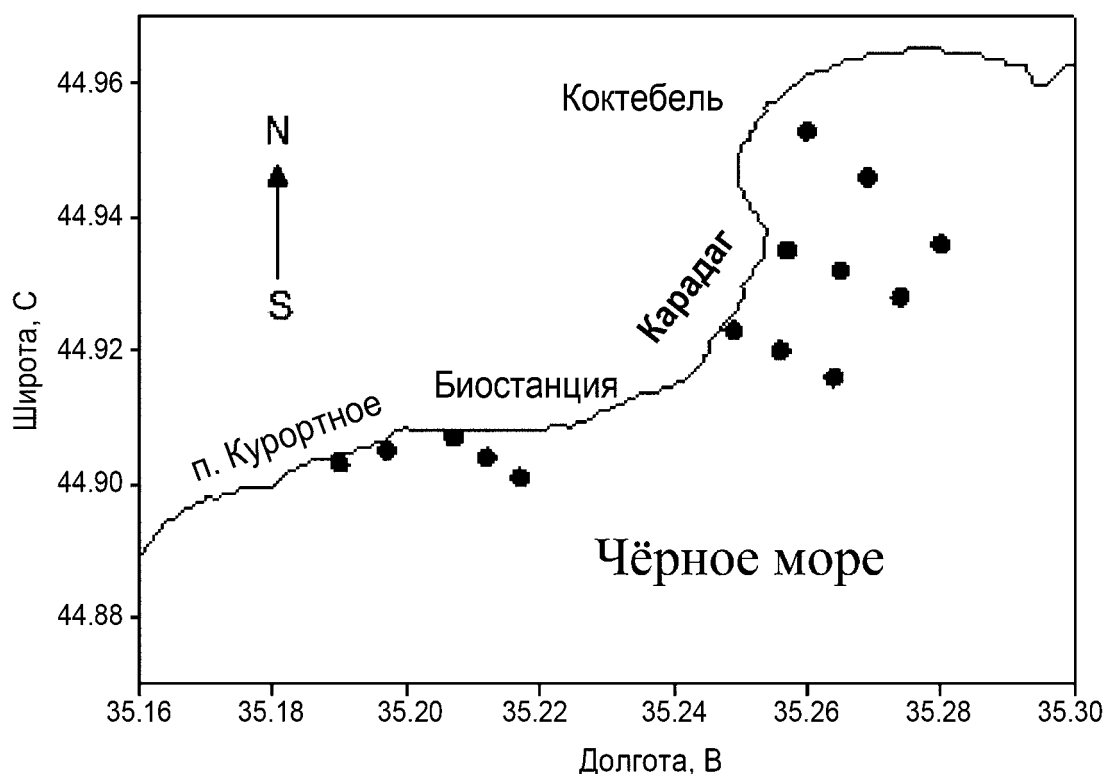


Рис. 1. Схема гидрологических станций

Результаты и обсуждение. Выполненные в 2004 – 2014 гг. съёмки охватили все гидрологические сезоны: апрель – зимний, май-июнь – весенний, июль-сентябрь – летний, октябрь-ноябрь – осенний. Термохалинная структура и её пространственные особенности по результатам каждой съёмки описаны в ежегодниках «Летопись природы Карадага» (см., напр. Ковригина и др., 2009). Поэтому в данной работе сделано обобщение всех собранных материалов. Анализ параметров термохалинной структуры осуществлялся по следующим направлениям: сезонная, межгодовая и пространственная изменчивости (табл. 1.).

Табл. 1. Изменчивость термохалинных характеристик поверхностного слоя воды в районе Карадага

Месяц	Температура, °С					Солёность, ‰				
	Сред.*	Max	Min	dT ₁	dT ₂	Сред.	Max	Min	dS ₁	dS ₂
Апрель	9,2	7,22	6,80	0,41		17,55	16,98	16,71	0,17	
Май	13,9	20,74	12,55	2,67	8,19	17,37	17,66	16,02	1,64	1,64
Июнь	17,7	21,50	21,10	0,40		17,62	17,19	17,05	0,14	
Июль	20,7	24,52	20,40	1,34	4,12	17,73	17,58	16,58	0,36	1,00
Сентябрь	22,2	24,23	19,91	1,80	4,32	17,81	18,12	17,47	0,34	0,65
Октябрь	19,9	18,50	18,00	0,50		17,89	17,98	17,88	0,10	
Ноябрь	15,7	13,8	13,2	0,6		17,88	17,65	17,47	0,18	

Примечание: *Среднегодовые значения температуры и солёности для каждого месяца взяты из (проект «Моря СССР», 1991); dT₁, dS₁ – максимальная разность значений в одной съёмке (пространственная); dT₂, dS₂ – максимальная разность значений за период наблюдений (межгодовая). Пробел в этой графе говорит о том, что в этом месяце была одна съёмка, поэтому межгодовая изменчивость не рассматривается.

В начале апреля, по среднемноголетним данным, у восточных берегов Крыма продолжается зимний гидрологический сезон. Поэтому съёмка, выполненная 6 апреля 2005 г., характеризует гомогенную термохалинную структуру со значениями температуры около 7°C от поверхности до дна (рис. 2) и относительно небольшими пространственными отличиями – $0,4^{\circ}\text{C}$ по температуре и $0,17\%$ по солёности. При этом температура была примерно на 2°C , а солёность на $0,6\%$ ниже средних для этого времени значений.

Весной (май) в районе Карадага наблюдается формирование сезонного термоклина (СТ). В это время СТ, как правило, ещё слабо выражен, а вертикальные градиенты температуры в нём незначительны (Чекменёва, Субботин, 2004). Средняя температура на поверхности моря в исследуемый период составила $\sim 15^{\circ}\text{C}$, что на 1°C выше среднемноголетней. Для этого периода исключением являлся май 2007 г., когда температура на поверхности была аномально высокой – более 20°C , т.е. была близка к летним значениям.

Верхний квазиоднородный слой (ВКС) в мае, обычно, только начинает формироваться, и температура плавно понижается от поверхности до дна (рис. 2, профиль 2а). В то же время в отдельные годы (2007 и 2011 гг.) этот слой уже сформировался, а его мощность составляла от 3 до 8 м (рис. 2, профиль 2б).

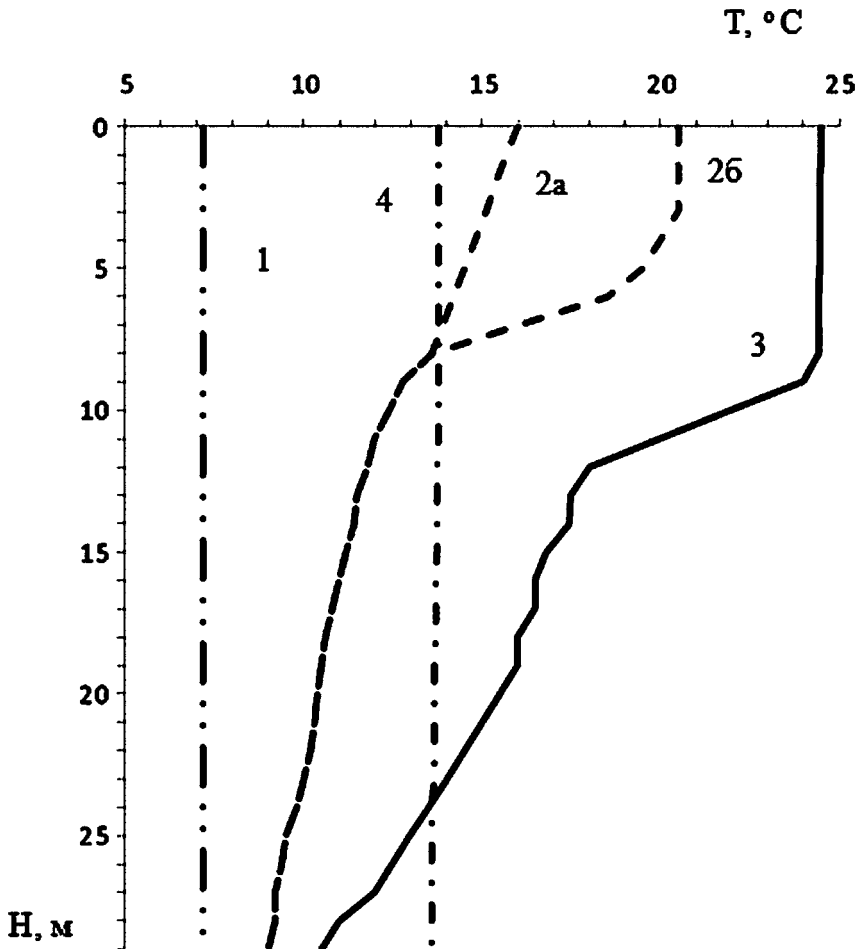


Рис. 2. Вертикальные профили температуры: 1 – зима; 2 – весна; 3 – лето; 4 – осень

В этот же период отмечаются самые низкие значения солёности (16,02‰), связанные с максимальным притоком распреснённых азовоморских вод. В мае наблюдаются самые большие как межгодовые, так и пространственные колебания по температуре и солёности. Это связано, с одной стороны, с условиями прогрева вод в разные годы, с другой – с межгодовыми колебаниями водообмена между Азовским и Чёрными морями.

В летний гидрологический сезон (июль – сентябрь) окончательно формируется ВКС, а его толщина может превышать 10 м. В отдельные годы (июль 2005 г.) ВКС занимает всю изучаемую толщу вод до глубин 25–30 м при средней температуре 23–24°C. СТ также обретает наиболее законченную форму с вертикальными градиентами температуры, достигающими несколько °С на метр. В целом, в летний период поверхностная температура превышала среднемноголетние значения на 1–2°C. Пространственная изменчивость была ниже, чем в весенний период и не превышала 1–2°C (табл. 1).

Солёность является более консервативной характеристикой, чем температура. В летний период для района Карадагского взморья ее временная и пространственная изменчивость определяется, прежде всего, сезонной изменчивостью притока распреснённых азовоморских вод (так же как в весенний период) и влиянием прибрежного апвеллинга. В первом случае значения солёности поверхностного слоя могут понижаться по отношению к среднемноголетним за счет усиления притока распреснённых вод (до 16,82‰ – июль 2005 г.), во втором – повышаются (до 18,12‰ – сентябрь 2008 г.) за счет подъема более соленых промежуточных вод. Приведённые значения, однако, не нарушают общей тенденции понижения солёности поверхностных вод за последние 10 лет (0,2–0,3‰) по отношению к среднемноголетним величинам.

Осенью (октябрь – ноябрь), в связи с охлаждением поверхности моря, начинаются процессы конвективного перемешивания. Поэтому от поверхности до дна значения температуры и солёности выравниваются. Так, разность температуры от поверхности до глубины 25 м может составлять всего 0,1°C, а солёности – в пределах ошибки измерения. Также уменьшаются и пространственные отличия. Измеренные значения температуры превышали среднемноголетние значения, а солёность была близка к ним.

Интересным фактом является периодическое обнаружение, как правило, в весенний период, субмаринной разгрузки пресных вод в районах м. Мальчин и Сердоликовой бухты. Натурные наблюдения показали, что субмаринные воды отличаются от окружающих морских вод пониженной солёностью и рН, пониженным содержанием кислорода, повышенным содержанием кремниевой кислоты и фосфатов, повышенными или чаще пониженными значениями температуры, а также другими гидрохимическими и гидрооптическими параметрами. Проявления такой разгрузки были обнаружены в мае 2005–2007 гг. и в мае 2009 г., а также и в июле 2004 и 2014 гг. Наиболее отчетливо она прослеживалась в мае 2007 г., когда солёность у дна (12 м) была ниже поверхностной на 0,5‰ (Ковригина и др., 2009).

В результате длительного воздействия такие воды могут вносить существенные изменения в биоразнообразие, морфологический и морфометрический состав и другие характеристики морских экосистем, расположенных в зоне влияния субмаринных вод, вплоть до образования специфических сообществ. В то же время нужно отметить, что распреснённые воды могут су-

щественно уменьшать биомассу за счет вытеснения из ареала своего влияния традиционно живущих там морских организмов. Хотя субмаринная разгрузка проявляется не каждый год, обнаружение в прибрежной зоне видов, обитающих в распреснённых или солоноватых водах, говорит об их квазистационарности (Трощенко и др., 2005).

Выводы. 1. Отмечается превышение значений поверхностной температуры в летний период (до 4°С) и понижение солёности (до 1‰) по сравнению со среднемноголетними значениями. 2. Наиболее значительная пространственная изменчивость термохалинных характеристик наблюдается в весенний и летний гидрологические сезоны, что объясняется неравномерностью прогрева верхних слоев моря, а также колебаниями интенсивности водообмена между Чёрным и Азовским морями. 3. Периодическое обнаружение проявлений субмаринной разгрузки пресных вод говорит о необходимости дальнейшего, более тщательно изученного этого явления, как с точки зрения гидролого-гидрохимических, так и биологических исследований.

Литература

Ковригина Н.П., Трощенко О.А., Щуров С.В., Бобко Н.И., Родионова Н.Ю. Гидролого-гидрохимические исследования акватории Карадагского природного заповедника в весенне-летний период 2007 г. // *Летопись природы: Том XXIV. 2007 год* / Под ред. к.б.н. А.Л. Морозовой. – Симферополь: Н. Орианда. – 2009. – С. 37 – 47.

Проект «Моря СССР». // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. IV. Чёрное море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. – СПб.: Гидрометеиздат, 1991. – С. 430.

Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях. Л.: Гидрометеиздат, 1977. – С. 725.

Трощенко О.А., Гринцов В.А., Губанов В.И., Евстигнеева И.К., Субботин А.А. Источники субмаринной разгрузки как фактор биоразнообразия в районе Карадага // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск «Гідроекологія».* – 2005. – № 4(27). – С. 250 – 251.

Чекменёва Н.И., Субботин А.А. Термохалинная структура вод Карадагского побережья // *Карадаг. Гидробиологические исследования / Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника) НАН Украины.* Кн. 2-я. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 7 – 11.

Variability of the thermohaline structure in the coastal waters of Karadag nature reserve based on long term observations. Troshchenko O.A., Subbotin A.A., Ieromin I.U. Interannual and seasonal fluctuations in thermohaline parameters of Karadag coastal waters were analyzed based on expeditionary observations performed in years 2004–2014. It was shown that the largest interannual and spatial variability was attributed to Spring season. The hydrological data obtained in the current research was compared to the long-term average values. An increasing trend in surface water temperatures during the Summer-Spring period was observed.

Keywords: Thermohaline Structure, Upper Quasihomogeneous Layer, Seasonal Thermocline Layer, Submarine Unload.

АРХЕОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 904'18(477.75)

*В.В. Майко*¹, *д-р ист. наук, врио директора*, *В.И. Баранов*², *мл. науч. сотр.*
**СРЕДНЕВЕКОВЫЙ КОМПЛЕКС ПОСЕЛЕНИЯ ПОСИДИМА
НА ПЛАТО ТЕПСЕНЬ (КРЫМ)
(по материалам раскопок 2011 г.)**

Рассмотрен уникальный по количеству и разнообразию находок археологический комплекс средневекового поселения Посидима на плато Тепсень в Юго-Восточном Крыму, исследованный археологической экспедицией Крымского филиала Института археологии НАНУ в 2011 г. Работы носили охранный характер и позволили частично изучить остатки каменного дома в юго-восточной части поселения. Исходя из анализа керамического комплекса и индивидуальных находок, дом может быть датирован второй половиной XIII – XIV вв. Пока это – наиболее богатый позднесредневековый комплекс, исследованный на Тепсене за все годы раскопок. Он свидетельствует о значительном уровне развития поселения Посидима.

Ключевые слова: Юго-Восточный Крым, плато Тепсень, поселение Посидима, комплекс XIII-XIV вв

В исторической и археологической литературе памятник на плато Тепсень близ поселка Коктебель в Юго-Восточном Крыму на восточной границе Карадагского заповедника широко известен, прежде всего, как раннесредневековое городище VIII – первой половины X вв. (Майко, 2004). Позднесредневековое поселение, возникшее на этом же месте в середине – второй половине XIII в., изучено и опубликовано слабее. В настоящее время общепризнанным считается факт локализации на юго-восточном склоне плато Тепсень известного по итальянским Портоланам поселения Посидима (Possidima) (Бочаров, 2001). Поселение же Калиера (Caliera), которое поэтическая традиция связывает с рассматриваемым объектом, располагалось, очевидно, на левом берегу устья реки Отуз в центральной части побережья Отузской бухты с западной стороны Карадагского массива (Бочаров, 2001а; 2001б).

Территория Юго-Восточного Крыма, где расположено рассматриваемое поселение, связывается с упоминаемой в письменных источниках так называемой компанией Каффы. Согласно их сведениям, неоднократно проанализированным в литературе, до 1365 г., т.е. до захвата Генуэзской республикой Солдайи, эта территория входила в состав Республики Святого Марка. После 1365 г. поселение Possidima – в составе Генуи. В начале 80-х гг. XIV в. эта часть Юго-Восточного Крыма находилась в зависимости от Солхата и только после окончания «Солхатской войны» после 1387 г. окончательно вошла в состав генуэзских колоний на Черном море (Бочаров, 2001а).

О том, что на памятнике присутствуют материалы, датируемые развитым и поздним средневековьем, стало известно уже после разведок Н.С. Барсамова на так называемом холме Малый Тепсень в 1929 – 1930 гг. В 1949 – 1954 гг. в ходе раскопок В.П. Бабенчикова в центральной части памятника было обнаружено

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт археологии Крыма РАН», г. Симферополь, РФ.

² Институт археологии НАН Украины, г. Киев, Украина.

минимальное количество керамики, датируемой позже середины X в. Все находки были опубликованы и тщательно описаны (Бабенчиков, 1958). Однако культурного горизонта, связанного с находками, тем более каких-либо архитектурных остатков, обнаружено не было.

В 1955 г. с началом масштабных раскопок М.А. Фронджуло в юго-восточной части поселения количество позднесредневековых материалов резко возросло. В 1955 г. на участке раскопа Е был открыт метровый участок стены, относящийся к XIII-XV вв., часть позднесредневекового некрополя (Фронджуло, 1968) и получен немногочисленный синхронный материал (Фронджуло, 1968). В 1956 г. на участке раскопа «И» был раскопан позднесредневековый дом 6 (Фронджуло, 1968) и получен достаточно выразительный комплекс находок (Фронджуло, 1968).

В 1960-63 гг. М.А. Фронджуло на южном участке раскопа «И» были обнаружены фрагменты кладок позднесредневекового дома, позволившие говорить о двух строительных периодах позднесредневекового поселения на плато Тепсень (Майко, 2008). На северном участке раскопа «И» также были обнаружены элементы позднесредневековой застройки, перекрывающие раннесредневековые постройки, участок позднесредневекового некрополя (Майко, 2004; 2008) и получен достаточно информативный археологический материал (Бочаров, 2007; Майко, 2008).

В 1998-2001 гг. на площади раскопа «К» зафиксирован угол позднесредневекового здания, хозяйственные ямы и получен выразительный археологический материал. Интересно, что на раскопе «Л» позднесредневековый очаг располагался непосредственно на кладке раннесредневекового дома (Майко, 2008). Отдельные позднесредневековые материалы были получены и при раскопках 2006 г. Восточно-Крымской экспедиции под руководством С.Г. Бочарова (Бочаров, 2007).

В 2011 г. Южнобережная экспедиция Крымского филиала Института археологии НАН Украины провела охранные археологические исследования на городище, связанные с активной застройкой его восточной части (рис. 1, 1-3). Наибольший интерес представляет раскоп I общей площадью 66 кв. м, где был выявлен целый ряд разновременных археологических комплексов, отразивших практически все этапы жизни городища на плато Тепсень (Майко и др., 2012). Среди них выделяется позднесредневековый комплекс, ставший предметом данной работы.

В центре раскопа I в ходе исследований зафиксирован северо-западный угол дома, сложенного на глине. Сохранившаяся длина северной стены (рис. 1, 4А) составила 2,60 м при ширине 0,63-0,65 м, западной (рис. 1, 4Б) – 1,75 м при аналогичной ширине. Обе кладки сохранились на высоту одного рядка. Своим восточным концом северная стена поставлена непосредственно на стену раннесредневекового дома. Южный конец западной стены перекрывает каменный завал раннесредневековой полуземлянки. На расстоянии 2,90 м от обрыва внешнего панциря западной стены зафиксирована еще одна перпендикулярная ей кладка (рис. 1, 4Г), параллельная северной стене дома. Ее прослеженная длина составила 2,80 м при ширине 0,95-1,10 м. Сохранился один рядок, сложенный небрежно на глине. Не исключено, что все кладки синхронны, однако связана ли кладка (рис. 1, 4Г) с северо-западным углом дома, сказать сложно. Обрывается она, тем не менее, на линии внешнего панциря западной стены дома.

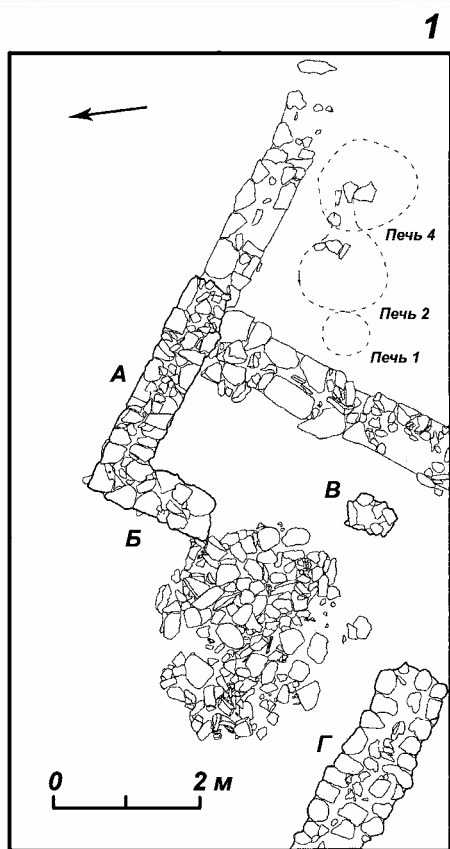
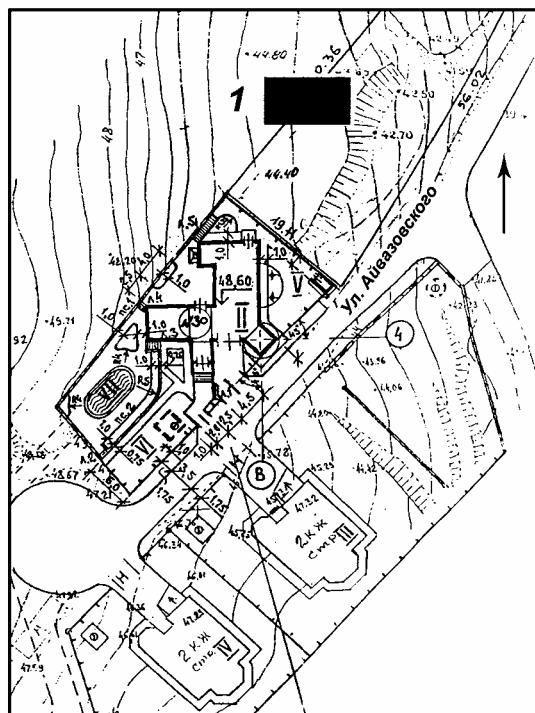
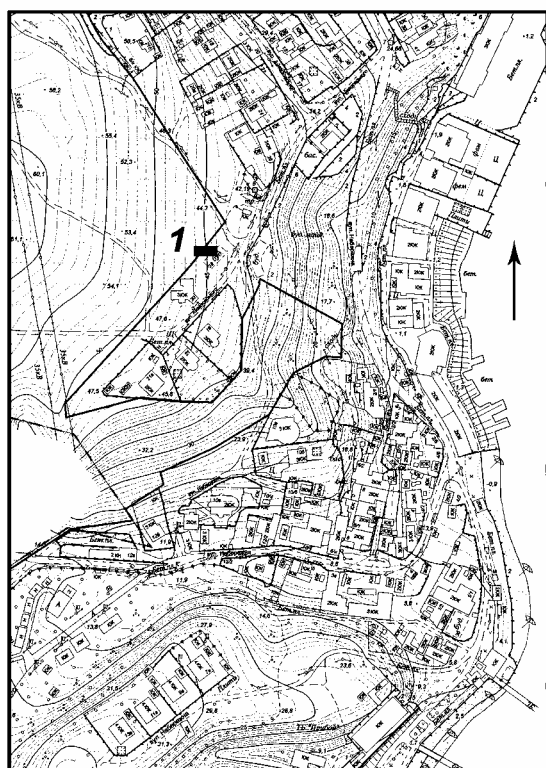
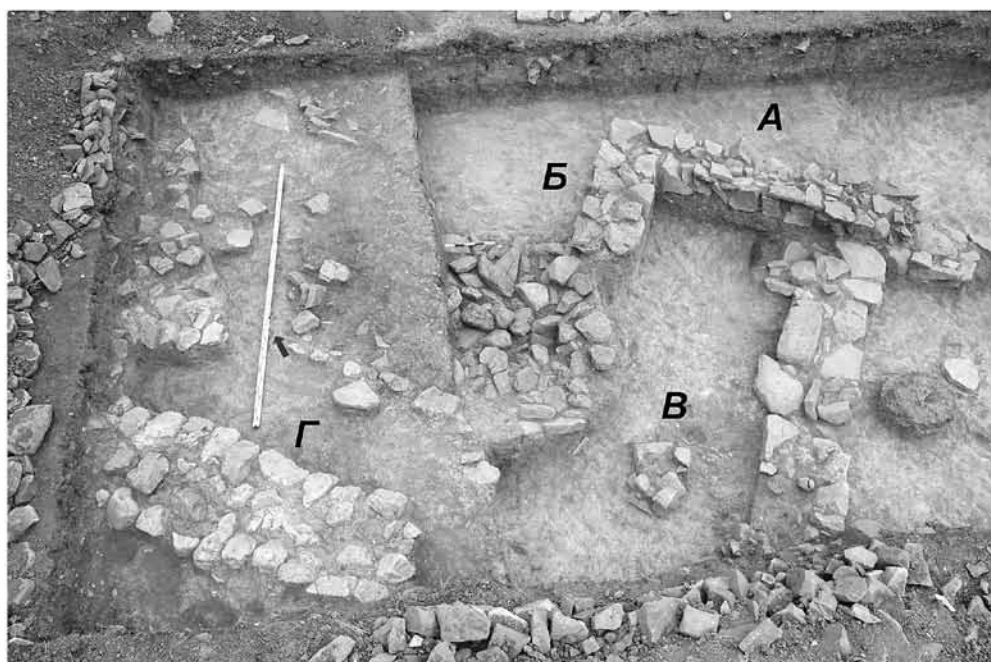


Рис. 1. Месторасположение и план раскопа 2011 г. на плато Тепсень



1

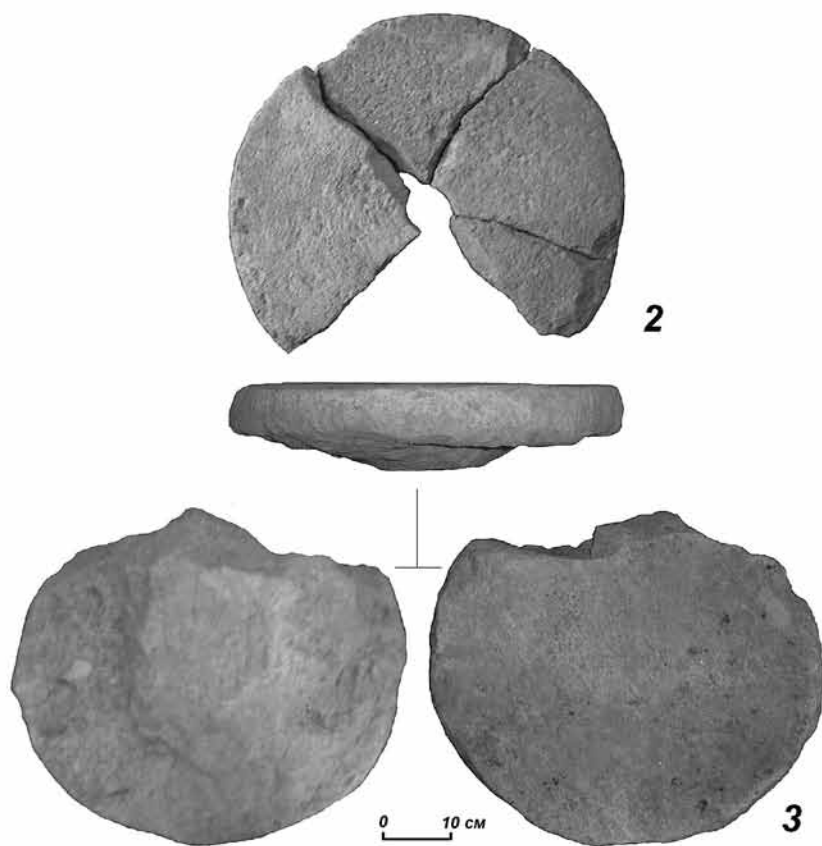


Рис. 2. Общий вид раскопа 2011 г. на плато Тепсень и каменные жернова с пола позднесредневекового дома

На расстоянии 2,60 м от внутреннего панциря северной стены дома зафиксирована подпрямоугольная конструкция, небрежно сложенная из поставленных на ребро в один ряд камней песчаника. Ее размеры составляют 0,70 x 0,50 м (рис. 1, 4В). Необходимо отметить, что верхняя отметка камней обкладки конструкции находится ниже уровня глинобитного пола самого дома, перекрывающего ее. Отопительного сооружения внутри дома не обнаружено, однако из слоя заполнения происходит целая керамическая водопроводная труба (рис. 3, 15). Поскольку следов водопровода на исследованном участке не обнаружено, вероятно, она использовалась в качестве поддувала тандыра. Стратиграфически данным кладкам соответствует слой серого плотного суглинка, и только каменная конструкция впущена в нижележащий горизонт светло-коричневого плотного суглинка.

Археологический материал происходит как из тонкого слоя дерна, перекрывающего кладки, так и горизонта заполнения объекта и его полов. В стратиграфии заполнения дома уровень его пола не выделяется, а однородный горизонт заполнения соответствует уровню фундаментов кладок. Исходя из этого, весь археологический материал рассматривается в комплексе.

Тарная керамика представлена фрагментами разнообразных пифосов. Это в основном небольшие сосуды, изготовленные из красной глины с т-образным или уплощенным венчиком и орнаментом в виде наколов или однорядной волны (рис. 3, 1, 2). В западной части дома на уровне его пола обнаружена нижняя часть до плечиков небольшого светлоглиняного пифоса на массивном плиточном дне (рис. 3, 14). Подобные пифосы в Юго-Восточном Крыму получили распространение в середине – третьей четверти XIII в. (Майко и др., 2009) и существовали на протяжении первой половины следующего столетия.

К тарной керамике относится и археологически целая константинопольская амфора с дуговидными ручками, обнаруженная в одном завале с вышеупомянутым пифосом (рис. 3, 13). Ее интересной особенностью, помимо граффити у основания одной из ручек, является овальное отверстие, расположенное на плечах, максимальным диаметром около 0,15 м. Отверстие сильно сколото, но обработка краев и форма не оставляют сомнений в его искусственном происхождении. На примере херсонских экземпляров известно, что при засолке в амфоре рыбы подобные отверстия служили для того, чтобы ее можно было без труда достать рукой. К тарной керамике можно отнести и мелкие фрагменты оранжевоглиняных крупных кувшинов с отогнутым или прямостоящим клиновидным венчиком (рис. 3, 3, 6), но реконструировать их профиль невозможно.

Кухонная керамика представлена оранжевоглиняными горшками на плиточном дне с яйцевидным или округлым туловом, плавно отогнутым уплощенным венчиком и плоской ручкой, отходящей от его края (рис. 3, 7–10, 12). Подобные горшки, из которых археологически целым сохранился только один, типичны для керамических комплексов Таврики второй половины XIII – первой половины XIV вв. К редким формам кухонной керамики можно отнести нижнюю часть коричневоглиняного кувшина с росписью белым ангобом и горизонтальной петлевидной ручкой для подвешивания в придонной части (рис. 3, 4) и верхнюю часть оранжевоглиняного сосуда с петлевидной ручкой, крепящейся с внешней и внутренней стороны венчика (рис. 3, 11). Представляет интерес небольшая оранжевоглиняная крышка, вероятно, для кувшина (рис. 3, 5).

Столовая керамика, в отличие от тарной и кухонной, относится, вероятно, к разным периодам существования постройки. Ее значительную часть составляют разнообразные красно- и оранжевоглиняные тарелки под поливой оливкового или коричневатого-желтого цвета с орнаментом сграффито (рис. 4, 1–6). Эта одна из наиболее известных, в том числе и для городища на плато Тепсень, категорий поздневизантийской керамики неоднократно становилась предметом специальных исследований (Волков, 2005). Тем не менее, проблема центра или центров ее производства, как и хронология, остаются предметом дискуссий. В настоящее время некоторые специалисты склонны относить подобную керамику из Юго-Восточного Крыма к никейской продукции (Зеленко и др., 2012). Исходя из закрытых комплексов, датированных монетами, время ее появления в этой части полуострова приходится на середину XIII в. (Зеленко, 2006; Майко и др., 2010).

Остальная поливная керамика представлена в основном фрагментами красно- и оранжевоглиняных тарелок под одноцветной поливой зеленого, оливкового, реже светло-коричневого (рис. 4, 8, 10) цвета, вероятно, сугдейского или солхатского производства. Отметим находки красноглиняных тарелок с рельефным геометрическим орнаментом, выполненным белым ангобом, под поливой зеленого или оливкового цвета (рис. 4, 9, 13). Вероятно, к последнему периоду функционирования дома относится археологически целая красноглиняная тарелка с растительным орнаментом в технике «сграффито» (рис. 4, 7). Подобная посуда, также крымского производства, традиционно датируется в рамках второй половины XIV-XV вв. (Мыц, 2002). В небольших количествах в поздних комплексах Посидимы представлены и оранжевоглиняные кувшины со штампованным орнаментом (Майко, 2008), встречены они и в данном случае в виде нижней части неполивного кувшина (рис. 4, 12). Впервые на территории поселения встречен фрагмент кувшина плотной красно-коричневой глины под поливой оливкового цвета с орнаментом «сграффито» (рис. 4, 11). Традиционно подобные кувшины относят к латинско-палеологовской керамической группе, производившейся как в Константинополе, так частично и в Крыму и Приазовье (Крамаровский, 1996).

Особого внимания заслуживает набор изделий из железа. Прежде всего, это крупный наральник с широкой массивной втулкой (рис. 5, 13), обнаруженный в комплексе с двумя плоскими длинными железными изделиями. Оба они имеют уплощенный стреловидный край (рис. 5, 6, 12) и, возможно, являлись частями сложного плуга. Встречен и самый разнообразный ассортимент кованых гвоздей. Помимо обычных экземпляров средних и мелких размеров (рис. 5, 2), присутствует крупная заклепка с т-образной массивной плоской шляпкой (рис. 5, 5) и «обивочный» гвоздь с тонким цевьем и округлой шляпкой (рис. 5, 1). Ассортимент бытовых изделий дополнен небольшой округлой «обувной» пряжкой с обломанным язычком (рис. 5, 4) и прямоугольной и фигурной пластинами (рис. 5, 8, 9), назначение которых установить сложно. К сельскохозяйственным орудиям труда относится и фрагмент серпа (рис. 5, 7), типичный как для раннесредневековых, так и для позднесредневековых памятников полуострова.

Представляют несомненный интерес впервые обнаруженные в поздне-средневековых материалах памятника фрагмент железного цилиндрического замка с поперечной щелью в нижней части цилиндра для лопасти ключа (рис. 5, 10) и сам соответствующий замку железный ключ (рис. 5, 11). Последние

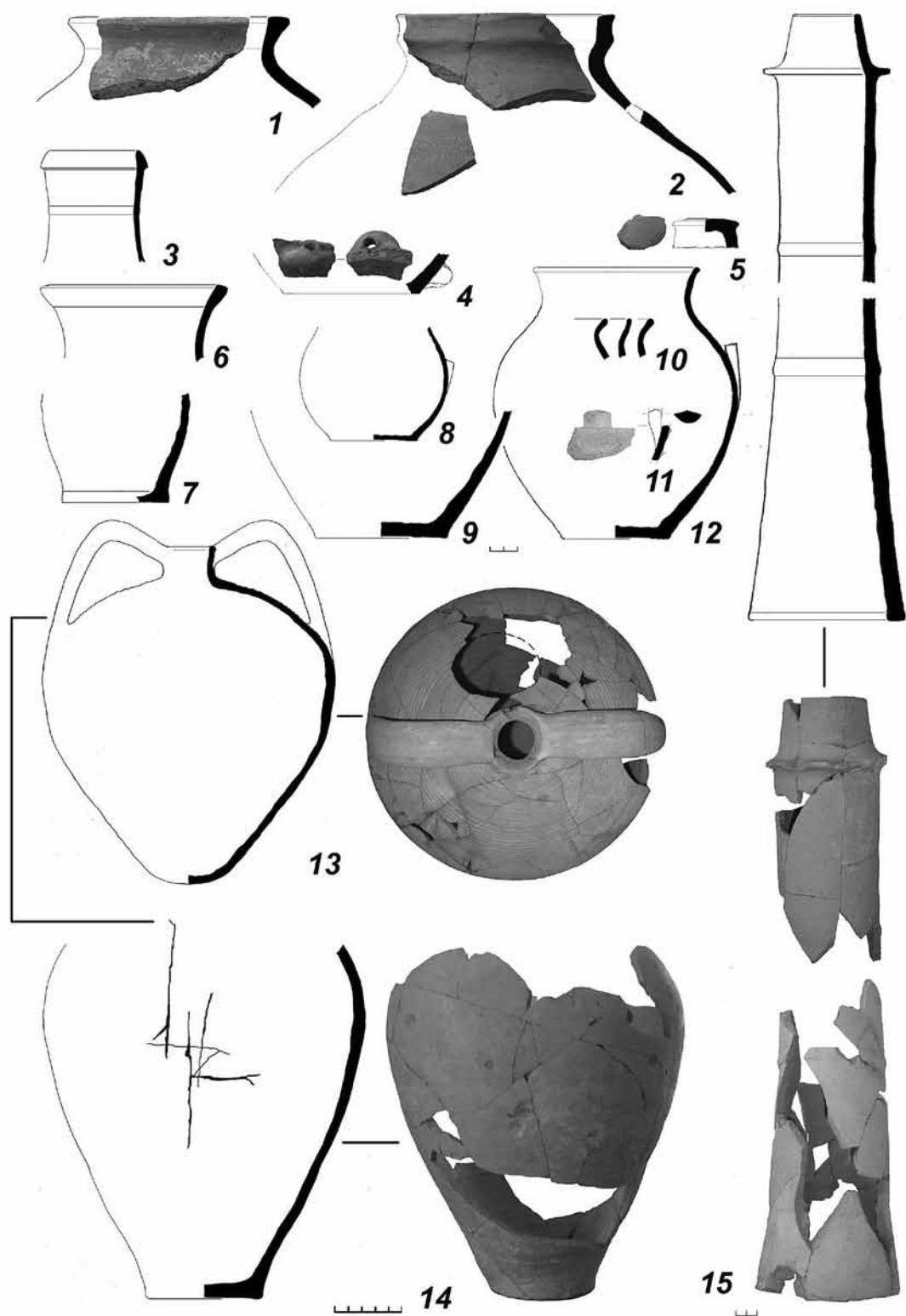


Рис. 3. Тарная, кухонная керамика и керамическая труба из заполнения позднесредневекового дома на плато Тепсень

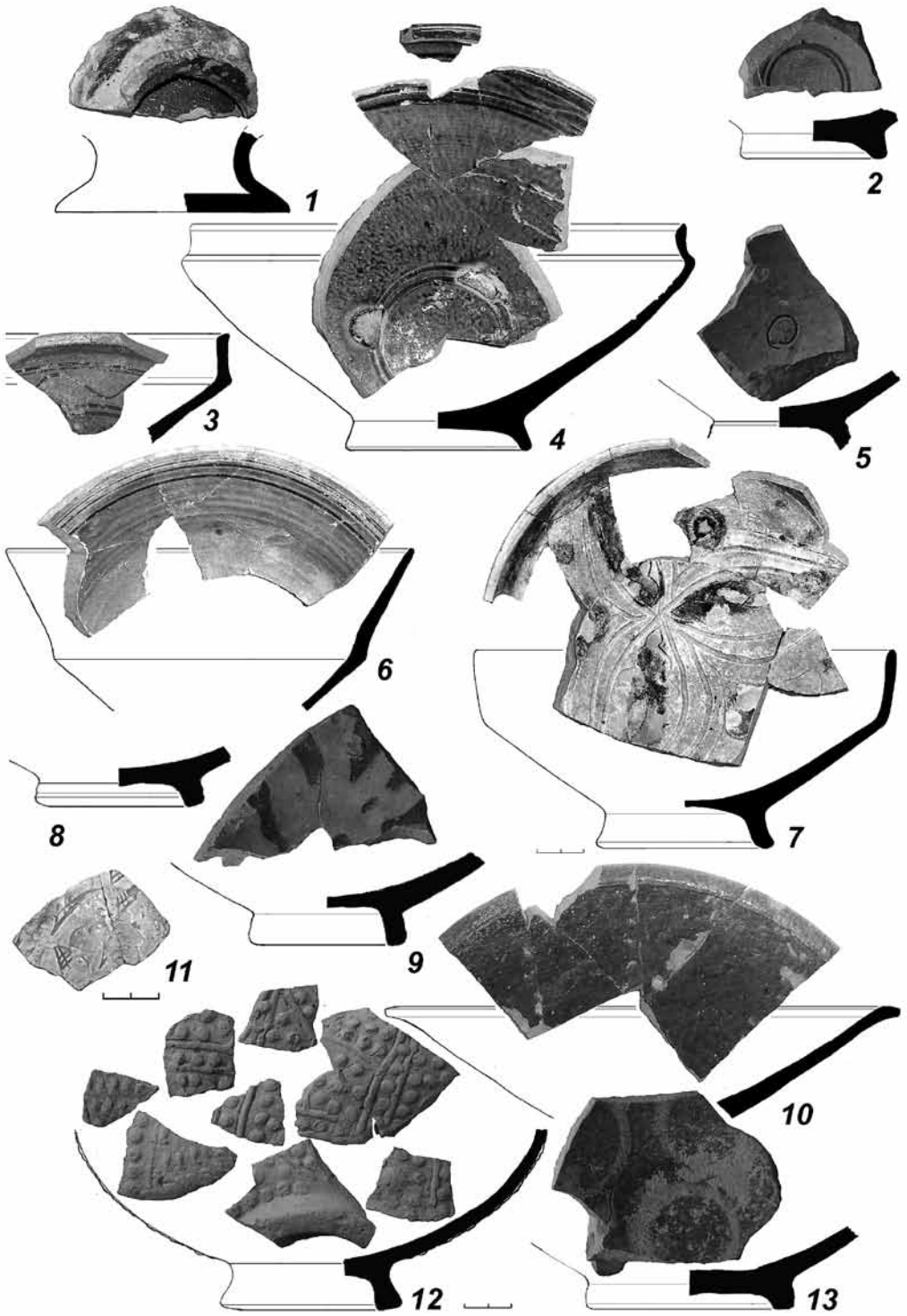


Рис. 4*. Столовая керамика из заполнения позднесредневекового дома на плато Тепсень

получили распространение на очень широких территориях, включающих не только Таврику, но и древнерусские и особенно поволжские болгарские памятники. В частности, подобные коленчатые ключи с ручкой, заканчивающейся кольцом, и с отогнутой под прямым углом к стержню отпирающей лопастью известны в материалах Билярского городища (Хузин, 1994) и Мурзихинского селища (Казаков и др., 1993). Датируются они, начиная со второй половины XII – первой половины XIII вв. Исходя из конфигурации самой лопасти, наш ключ имеет некоторые сходства и с экземплярами с n-образной лопастью (Хузин, 1994).

Изделия из глины малочисленны и представлены двумя простыми керамическими пробками, изготовленными из стенки константинопольских амфор и пифоса, а также изготовленным из стенки аналогичной амфоры пряслон (рис. 5, 3). Коллекцию индивидуальных находок дополняют небольшая пробка для кувшина, изготовленная из сланца, фрагменты венчика и фигурного поддона стеклянных сосудов, а также две стеклянные бусины.

Уникальной особенностью рассматриваемого дома, как уже упоминалось, является обнаруженная под его полом подпрямоугольная конструкция, небрежно сложенная из поставленных на ребро в один ряд камней песчаника (рис. 6, 1). Камни обкладки установлены в округлую, слегка вытянутую в западном направлении конусовидную яму глубиной 0,28-0,32 и максимальным диаметром 0,95 м. Ее минимальный диаметр на дне составляет 0,75 м. При ее разборке на уровне основания камней обкладки зафиксирован развал коричневоглиняного двуручного кувшина (рис. 6, 2) с яйцевидным туловом, расписанным белым ангобом в виде шести чередующихся полос, составленных из четырех линий с вертикальным волнистым орнаментом между ними (рис. 6, 6). Подобные кувшины хорошо известны по материалам раскопок южнобережных памятников, в частности Алустона, где четко датируются первой половиной – серединой XIV в. (Мыц, 2002). Непосредственно под развалом кувшина по центру дна ямы обнаружено два крупных железных серпа, лежащих один на другом (рис. 6, 3). Серпы совершенно аналогичны по размерам и конструктивным особенностям (рис. 6, 4, 5) и могут быть датированы первой половиной XIV в. В частности, в материалах Исар-Кай подобный крупный серп имеет, правда, более изогнутое лезвие (Мыц, 1991). При раскопках поселения Посидима они встречены впервые. Вероятнее всего, данная конструкция является кладом земледельческих орудий.

Непосредственно на уровне фундаментов кладок дома, т.е. на его полу, обнаружены фрагменты каменного жернова (рис. 2, 2), а также расположенный рядом с ним массивный каменный жернов с прямоугольным выступом (рис. 2, 3).

Таким образом, раскопки 2011 г. значительно расширили наши представления о материальной культуре поселения Посидима. Действительно, наиболее интенсивная застройка фиксируется пока только в юго-восточной части плато. Вероятнее всего, рассмотренный комплекс дома возникает в середине XIII в. и существует как минимум до середины – третьей четверти XIV в. Это является дополнительным аргументом для вывода о долговременном характере поселения и его значимости в качестве торгового, ремесленного и земледельческого пункта Юго-Восточной Таврики золотоордынского и генуэзского времени.

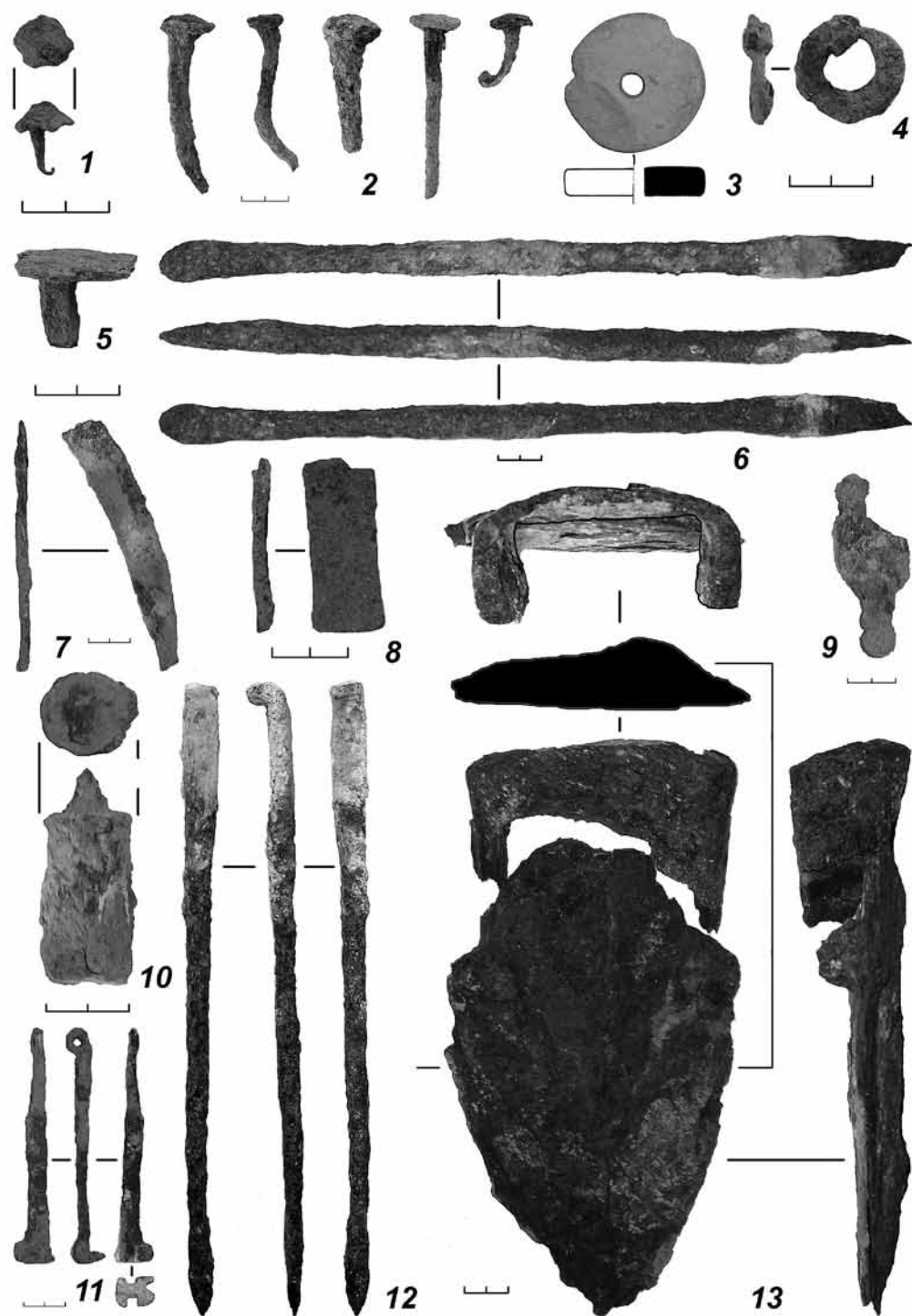


Рис. 5. Изделия из железа и глины из заполнения позднесредневекового дома на плато Тепсењ

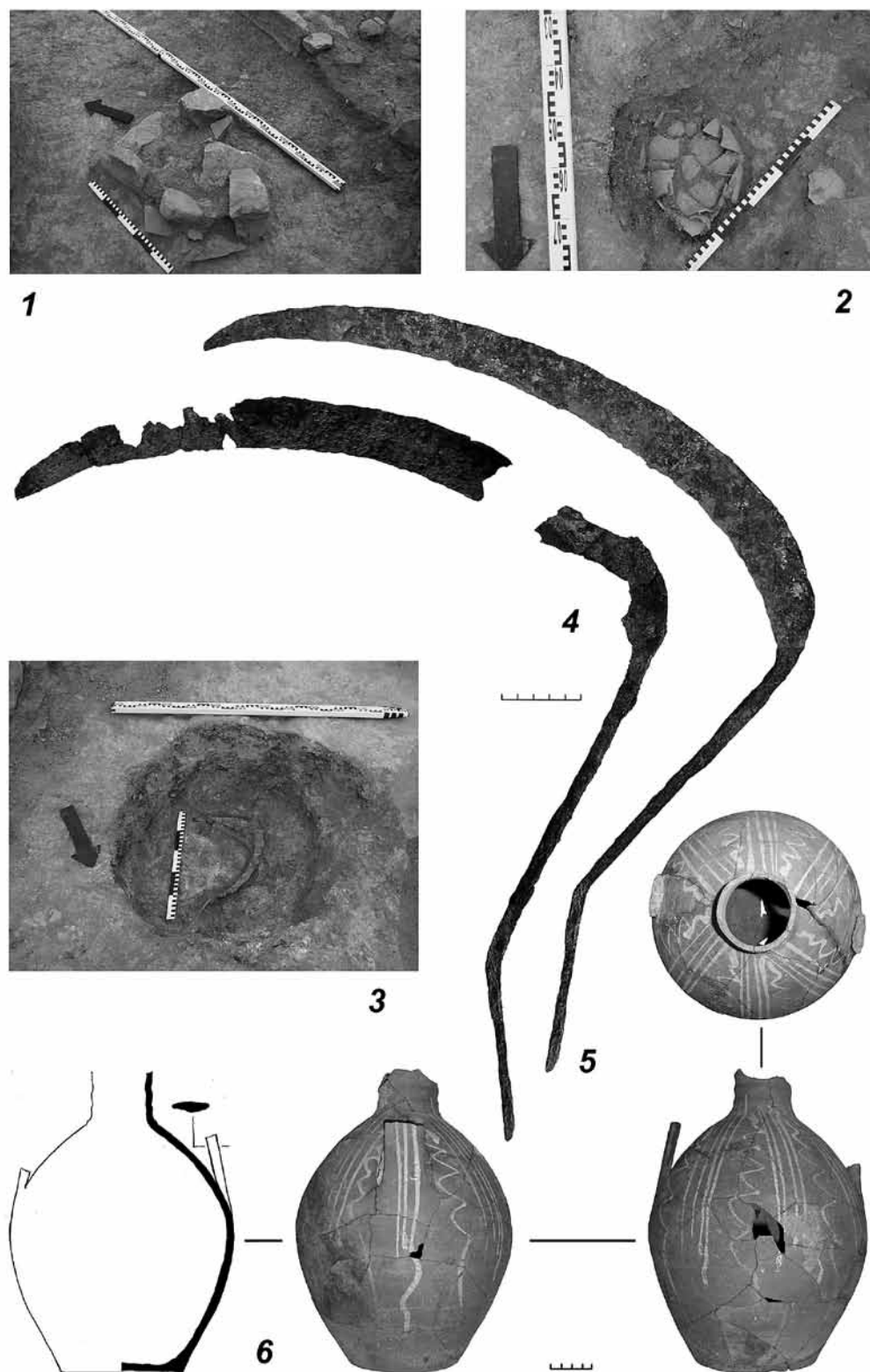


Рис. 6. Клад ниже пола позднесредневекового дома на плато Тепсень.
Общий вид, керамические и железные изделия из него

Литература

Бабенчиков В.П. Итоги исследований средневекового поселения на холме Тепсень // История и археология средневекового Крыма. – М., 1958. – С. 88 – 146.

Бочаров С.Г. Заметки по исторической географии Генуэзской Газарии XIV – XV веков // Проблемы истории и археологии Украины / Тез. докл. и сообщ. – Харьков, 2001а. – С. 89 – 90.

Бочаров С.Г. Монастыри кампании Каффы // Взаимоотношения религиозных конфессий в многонациональном регионе: история и современность / Тез. докл. и сообщ. – Севастополь, 2001б. – С. 10 – 12.

Бочаров С.Г. Рубеж XIII–XIV вв. по материалам керамического комплекса поселения Посидима (Коктебель) // Поливная керамика Восточной Европы, Причерноморья и Средиземноморья в X–XVIII вв. / II Международная научная конференция (Ялта 19–23 ноября 2007 г.). – Ялта, 2007. – С. 12 – 17.

Волков И.В. Поливная керамика комплекса Кабарди (1240 – 1260) // Поливная керамика Средиземноморья и Причерноморья X–XVIII вв. – К., 2005. – С. 122 – 159.

Зеленко С.М. Исследование груза торгового корабля XIII века, погибшего вблизи Судака (раскопки 2004 г.) // Археологічні дослідження в Україні 2004 – 2005 рр. – Київ-Запоріжжя, 2006. – С. 12 – 14.

Зеленко С.М., Тесленко И.Б., Ваксман С.Й. Несколько групп поливной посуды с кораблекрушения конца XIII в. вблизи Судака (Крым) // 1000 років візантійської торгівлі (V – XV століття). – К., 2012. – С. 129 – 148.

Казаков Е.П., Руденко К.А., Беговатов Е.А. Мурзихинское селище // Древние памятники Приустьевого Закамья / Материалы новоотроечной экспедиции Министерства культуры Республики Татарстан. – Казань, 1993. – С. 42 – 66.

Крамаровский М.Г. Три группы поливной керамики XIII – XIV вв. из Северного Причерноморья // Византия и византийские традиции. – СПб., 1996. – С. 96 – 116.

Майко В.В. Средневековое городище на плато Тепсень в юго-восточном Крыму. – Киев: Академперіодика, 2004. – С. 316.

Майко В.В. Средневековая Посидима. Штрихи к археологическому портрету // Сугдейский сборник. – Киев-Судак, 2008. – Вып. III. – С. 466 – 480.

Майко В.В., Баранов В.И., Алядинова Д.Ю. Охранные археологические исследования на плато Тепсень в юго-восточном Крыму в 2011 г. // Археологічні дослідження в Україні 2011. – К.: Волинські старожитності, 2012. – С. 83 – 84.

Майко В.В., Джанов А.В., Фарбей А.М. Раскопки в портовой части средневековой Сугдеи в 2007 г. // Археологічні дослідження в Україні 2008. – К., 2009. – С. 198 – 201.

Майко В.В., Джанов А.В., Фарбей А.М. Раскопки в портовой части средневековой Сугдеи в 2009 г. // Археологічні дослідження в Україні 2009. – Київ-Луцьк, 2010. – С. 278 – 281.

Мьц В.Л. Укрепления Таврики X–XV вв. – Киев: Наукова думка, 1991. – С. 164.

Мьц В.Л. Генуэзская Луста и Капитанство Готии в 50–70-е гг. XV в. // Алушта и Алуштинский регион с древнейших времен до наших дней. – Киев: Стилос, 2002. – С. 139 – 189.

Фронджуло М.А. Раскопки средневекового поселения на окраине с. Планерское в 1957 – 1959 гг. // Археологические исследования средневекового Крыма. – К., 1968. – С. 99 – 132.

Хузин Ф.Ш. О верхней дате существования Билярского городища // Проблемы археологии Среднего Поволжья. – Казань, 1991. – С. 40 – 58.

Medieval complex of Possidima settlement on plateau Tepsen (Crimea) (on materials of excavations 2011) V.V. Maiko, V.I. Baranov The unique on an amount and variety archaeological complex of medieval settlement of Possidima in the south-east Crimea is considered. It is investigational by the archaeological expedition of the Crimean branch of Institute of archaeology NANU in 2011. Works carried guard character and allowed in south-east part of settlement partly to study bits and pieces of stone house. Coming from the analysis of ceramic complex and individual finds, the house can be dated the second half of XIII - XIV c. It as yet the richest late medieval complex is investigational on Tepsen for throughout the year of excavations. It's testifies to the considerable level of development of settlement of Possidima.

Keywords: South-east Crimea, Plateau Tepsen, Possidima Settlement, Complex of XIII–XIV c.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Костенко Н.С.

Вековой юбилей Карадагской научной станции им. Т.И.Вяземского4

100 ЛЕТ НАЗАД

Слудский А.Ф.

Карадаг (в Крыму), его естественноисторическое значение, научная и промышленная будущность (републикация)8

Извлечения из «Временника», 1915 г.28

СОБЫТИЯ И ЛЮДИ

Владимирова Ж.К., Владимиров Е.И.

Карадагская тропа общения. Два дома – два столетних юбилея 33

Шоренко К.И., Шергалин Е.Э.

«Во власти стихийных сил...» Памяти Виктора Николаевича Вучетича (1881 – 1945).. 53

Полканов Ю.А.

Соломон Крым..... 62

Лапченко В.Ю., Михаленок Д.К.

Книги И.Н.Чернопятова в библиотечной коллекции Т.И.Вяземского..... 70

Олиферов А.Н.

Ранние исследователи геологии Карадага 76

Кириченко Л.П.

Карадаг в жизни профессора В.И.Лебединского..... 84

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Войцехович А.О.

Конспект флоры наземных водоростей Карадазского природного заповідника 102

Войцехович А.О., Надеіна О.В., Кондратюк С.Я., Ходосовцев О.Є.

Ілюстрований конспект лишайників та ліхенофільних грибів Карадазського природного заповідника 134

Миронова Л.П., Фатерыга В.В.

Флора Карадагского природного заповедника (сосудистые растения)..... 160

Потапенко И.Л., Кузнецов С.И., Клименко Н.И.

Хвойные деревья и кустарники в озеленении восточного района Южного берега Крыма205

Коршиков И.И., Николаева А.В., Кузнецов М.Е.

Изменчивость и жизнеспособность популяции можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Vieb.) на Карадаге..... 233

Саркина И.С., Миронова Л.П.

Роль лесокультуры в формировании микобиоты Карадагского природного заповедника (макромицеты)241

Дідух Я.П., Вишенська І.Г., Халаїм О.О., Качалова О.Л., Лапченко В.О., Лапченко О.В.,

Заєць О.Л., Іваник В.В.

Відповіді трав'яних угруповань південно-східного Криму (Карадазський природний заповідник) щодо зміни кількості опадів на початкових стадіях експерименту254

НАЗЕМНАЯ ФАУНА

- Ковблюк Н.М., Гнелица В.А., Надольный А.А., Кастрыгина З.А.*
Контрольный список пауков (*Arachnida, Aranei*) Карадагского природного заповедника 271
- Иванов С.П., Фатерыга А.В., Филатов М.А.*
«Краснокнижные» виды ос и пчёл (Hymenoptera: *Vespoidea, Apoidea*) Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий..... 296
- Шоренко К.И.*
История Изучения и кадастровый список видов роющих ос (Hymenoptera: *Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae*) Крымского полуострова..... 309
- Бескаравайный М.М.*
Некоторые итоги орнитологических исследований на юго-востоке Крыма в начале XXI века..... 355
- Антонец Н.В., Ярыш В.Л.*
Средообразующая деятельность диких копытных животных Карадагского природного заповедника 361
- Ярыш В.Л., Иванов С.П.*
Динамика численности копытных в Карадагском природном заповеднике 372

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

- Костенко Н.С.*
Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор) 385
- Давидович Н.А., Шоренко К.И., Давидович О.И., Подунай Ю.А.*
Исторический очерк и перспектива изучения диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) на Карадаге 441
- Сеничева М.И., Поспелова Н.В.*
Сезонные и многолетние изменения фитопланктона в прибрежных водах Карадагского природного заповедника..... 451
- Неврова Е.Л.*
Оценка разнообразия диатомовых бентоса (*Bacillariophyta*) у побережья Карадага (Чёрное море, Крым)..... 462
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н.*
Альгоценозы искусственного и естественного субстратов прибрежной зоны Феодосийского залива (Чёрное море) 493
- Мильчакова Н.А.*
Состояние макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающих особо охраняемых природных Территорий (Крым, Чёрное море) 506
- Миронова Н.В.*
Ресурсы макрофитов побережья юго-восточного Крыма (Чёрное море)..... 524
- Болтачева Н.А., Ковалёва М.А., Макаров М.В., Бондаренко Л.В.*
Многолетние изменения макрофауны скал в зоне верхней сублиторали у Карадага (Чёрное море) 530
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Бондарев И.П., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А.*
Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») 549
- Киселева Г.А.*
Современное состояние макрозообентоса в ассоциациях макрофитов Карадагского природного заповедника (2001 – 2012 гг.)..... 572
- Мальцев В.И., Иванчикова Ю.Ф.*
Прибрежный ихтиокомплекс акватории Карадагского природного заповедника (Чёрное море, Крым) 584
- Юрахно В.М.*
Микоспоридии морских рыб в акватории юго-восточного Крыма (Чёрное море)..... 590
- Гаевская А.В.*
Трематодофауна моллюсков прибрежных вод юго-восточного Крыма (Чёрное море).. 605
- Кривохижин С.В.*
Находки паразитической нематоды *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941 у черноморских китообразных..... 626

<i>Кадошников В.М., Шкапенко В.В., Смирнова Ю.Д., Мусич Е.Г., Писанская И.Р.</i> Донные осадки прибрежной зоны Крыма (Черное море) и трансформация в них нефтепродуктов.....	632
---	-----

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

<i>Силкин Ю.А., Силкина Е.Н.</i> Физиолого-биохимические исследования на Карадаге: прошлое, настоящее, будущее.....	640
<i>Сысоева И.В., Василенко В.И., Сысоев А.А., Жук В.Ф., Токарев Ю.Н., Белогурова Ю.Б.</i> Оценка экологического состояния микропланктона прибрежья Карадагского природного заповедника с помощью биохимических и биофизических показателей.....	652
<i>Головина И.В., Гостюхина О.Л.</i> Антиоксидантный комплекс черноморской камбалы калкан как индикатор физиологического состояния рыб.....	659
<i>Рябов В.А.</i> Акустические сигналы дельфина афалина.....	667
<i>Гниобкин В.Ф.</i> Движения створок черноморской мидии (<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lam.) как движения сильно демпфированного маятника.....	687
<i>Поляков М.А., Бабушина Е.С.</i> Биоакустические исследования дельфинов и тюленей в Карадагском дельфинарии: функциональные характеристики и механизмы работы слухового анализатора.....	710

МОНИТОРИНГ

<i>Лапченко В.А., Звягинцев А.М., Лапченко Е.В.</i> Изменчивость концентрации приземного озона в Карадагском природном заповеднике в 2008 – 2012 гг.	720
<i>Гончарук В.В., Самсонов-Тодоров А.О., Савченко О.А., Лапченко В.А., Коваленко В.Ф.</i> Комплексная оценка токсичности воздуха и морской воды в акватории Карадагского природного заповедника.....	727
<i>Горбунов Р.В., Зуев А.В., Смирнов В.О.</i> Водобалансовые исследования на территории Карадагского ландшафтно- экологического стационара.....	734
<i>Троценко О.А., Субботин А.А., Ерёмин И.Ю.</i> Изменчивость параметров термохалинной структуры вод в прибрежной зоне Карадагского природного заповедника по данным многолетних наблюдений.....	748

АРХЕОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

<i>Майко В.В., Баранов В.И.</i> Средневековый комплекс поселения Посидима на плато Тепень (по материалам раскопок 2011 г.).....	753
---	-----

**В оформлении форзацев
использованы фотографии Романа Кветкова**

Знак информационной
продукции **12+**

Научное издание

**100 ЛЕТ КАРАДАГСКОЙ НАУЧНОЙ СТАНЦИИ
ИМ. Т.И. ВЯЗЕМСКОГО**
сборник научных трудов

Подготовка к печати –
издательство «Н.Орианда»

«Н.Орианда»™
ИП Дымникова 91 № 000002810 от 25.11.2014 г.

Подписано к печати с оригинал-макета 2.12.2015.
Формат 70x100 ¹/₁₆. Гарнитура «Петербург». Печать офсетная.
Усл. печ. л. 64,6. Тираж 300 экз. Заказ № .

«Н.Орианда»™ 295000 г. Симферополь
Тел. 7 (3652) 27-13-66, 7 (978) 726-76-68
E-mail: n-orianda@mail.ru, <http://n-orianda.ru>

Полиграфическое исполнение:
ООО «Издательство Вперед»
295047, Россия, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Узловая, 12