

Поширення видів *Cystoseira* s. l. в Азовському морі

Садогурський С.Ю.¹, Садогурська С.С.², Беліч Т.В.¹, Садогурська С.О.¹

¹Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр,
смт Нікіта, Ялта 98648
ssadogurskij@gmail.com

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна
s.sadogurska@gmail.com

Надійшла до редакції 25.08.2020. Після доопрацювання 21.09.2020

Підписана до друку 22.09.2020. Опублікована 24.12.2020

Реферат. За результатами оригінальних досліджень та літературними даними охарактеризовано поширення представників роду *Cystoseira* s. l. в акваторії Азовського моря (АМ). Вперше їх виявлено поблизу м. Хроні та п-ова Казантип 100 років тому. Донині уздовж південного берега АМ вказано 18 пунктів (17 поблизу кримської та один – таманської ділянок), для яких є 22 повідомлення про реєстрацію представників *Cystoseira* s. l. Серед двох видів найбільш широко розповсюджений *Treptacantha barbata* (Stackh.) Orellana et Sansón (= *Cystoseira barbata* (Stackh.) C. Agardh) (17 пунктів), якби формує заростеві угруповання з біомасою 1,5–3,5 кг/м². *Carpodesmia crinita* (Duby) Orellana et Sansón (= *Cystoseira crinita* Duby) виявлена в двох пунктах у незначній кількості. Встановлено, що сучасні межі азовоморського фрагмента ареалу роду *Cystoseira* s. l. збігаються з межами Передпроточного району АМ, де солоність істотно вища, ніж у всіх інших його районах. Фрагмент ареалу має лінійну конфігурацію: охоплює кримське узбережжя від м. Красний Кут на заході до м. Хроні на сході, переривається відкритою акваторією Керченської протоки і простягається далі на таманському березі від м. Ахілеон до м. Пекли. Поза межами зазначеного району види *Cystoseira* s. l. не трапляються навіть за наявності твердого субстрату. Це свідчить про лімітуючий вплив фактора солоності на поширення в АМ видів *T. barbata* і *C. crinita*. Система внутрішніх морів Середземноморського басейну, до якої належить також АМ, у минулому зазнала низку трансгресивних і регресивних фаз, у результаті чого неодноразово змінювалися межі, екологічні умови і склад біоти в усьому басейні та його окремих частинах. Припущено, що види *Cystoseira* s. l. у минулому неодноразово оселялися в сучасних межах АМ. Останнє вселення в передпроточчя АМ і закріплення в ньому дотепер мало відбутися в пізньому голоцені 3,4–3,1 тис. років тому. Подальше чергування регресій і трансгресій, безумовно, супроводжувалося флуктуаціями меж ареалу, які то відступали до Керченської протоки, то знову наступали на його південні береги. Нині внаслідок коливань солоності вони також можуть обмежено флуктувати, особливо на кримському березі, де широко поширені тверді ґрунти. На фоні осолонення АМ, що триває через кліматично обумовлене зниження річкового стоку, ймовірно є поширення представників *Cystoseira* s. l. на Акмонайському

© Садогурський С.Ю., Садогурська С.С., Беліч Т.В., Садогурська С.О., 2020

узбережжі навіть до вершини Арабатської затоки. Все це не дозволяє відносити їх до категорії видів-вселенців до АМ. Але за сучасних умов стала вегетація видів *Cystoseira* s. l. з утворенням заростевих угруповань є неможливою на значній відстані від його Перед-проточного району. Це слід враховувати при формуванні штучних рифів і розробці природоохоронних стратегій.

Ключові слова: Азовське море, макрофітобентос, поширення, *Carpodesmia crinita*, *Cystoseira* s. l., *Treptacantha barbata*

Вступ

Вивчення сучасного розподілу та динаміки поширення ареалів рослинних організмів є одним з ключових завдань, що стоять перед ботанічною наукою (Global..., 2012). Воно є актуальним як в теоретичному аспекті, оскільки стосується питань флористики, фітогеографії, філогенії тощо, так і в прагматичному. Насамперед коли йдеться про масові види, яким притаманна висока середовищеутворююча здатність. Це безпосередньо стосується однієї з найгостріших проблем сучасності – збереження довкілля, а в підсумку – середовища існування людської популяції та сталого розвитку суспільства.

В акваторіях Чорного та Азовського морів до ценозоутворюючих видів належать бурі водорості роду *Cystoseira* s. l. Їхні багаторічні заростеві угруповання розвиваються на твердих природних і антропогенних субстратах і формують структурно-функціональну основу низки ключових прибережно-морських біотопів, які вирізняються високими показниками продуктивності та багатим видовим складом. Тенденції до зменшення загального поширення і головних популяційних параметрів у межах загального ареалу та навіть повне зникнення в окремих його частинах обумовили активізацію зусиль щодо захисту цих видів. Вони підпадають під дію Барселонської (Convention for the Protection of the Mediterranean Sea Against Pollution; Barcelona, 1976) та Бухарестської (Convention on the Protection of the Black Sea Against Pollution; Bucharest, 1992) конвенцій, включені в Червоний список Чорного моря (Black Sea Red Data List) і Червону книгу Чорного моря (Black Sea Red Data Book) (Black..., 1997; Black..., 1999; Proposal..., 2009). Сформовані ними угруповання та біотопи підлягають особливій охороні згідно з Бернською конвенцією, а також з Оселищною Директивою ЄС (Council Directive 92/43/EEC; 1170 – рифи) (Interpretation..., 2007). Закономірно ці види та їхні угруповання є об'єктами наших багаторічних досліджень азово-чорноморського фітобентосу біля берегів Кримського п-ва. Тому поява статті «Бурые водоросли рода *Cystoseira* в Азовском море: вселение или расширение ареала?» (Степаньян, 2020) привернула нашу увагу. Ознайомлення з цією роботою обумовило нагальну потребу інтегрувати та проаналізувати наявну відповідну інформацію з метою виправлення низки помилкових тверджень автора згаданої роботи.

Мета нашої публікації – за результатами власних гідроботанічних спостережень і літературними даними охарактеризувати поширення видів роду *Cystoseira s. l.* в Азовському морі задля встановлення динаміки їхніх ареалів та уточнення стану природного фіторізноманіття регіону.

Коротка характеристика району досліджень

Район досліджень охоплює кримську й таманську ділянки південного берега Азовського моря від Арабатської затоки на заході до Темрюкської затоки на сході загальною протяжністю уздовж урізу води близько 140 км без урахування Керченської протоки, ширина якої в північному створі між мисами Хроні та Ахілеон становить трохи більше 15 км (рис. 1).

Обстежене кримське узбережжя (близько 130 км) характеризується чергуванням дрібнобухтових абразійних ділянок, приурочених до комплексів великих високих мисів, що мають півострівну або майже півострівну конфігурацію, а також до широких увігнутих терас великих бухт і заток з акумулятивними берегами. Миси складаються з рифових вапняків, які підстилаються глинами, що легко розмиваються; акумулятивні утворення складені черепашково-піщаними, рідше гравійними відкладами (Зенкович, 1958). На мисах висота активних і відмерлих кліфів сягає 10 м. Біля їхнього підніжжя домінує бриловий навал, місцями формуються вузькі (до 1,5–3,0 м шир.) ділянки галькових, черепашково-галькових і гравійно-галькових пляжів.

Ґрунт морського дна біля мисів утворений валунно-бриловим навалом (діаметр брил до 3–5 м). До вершин бухт кількість брил та їхні розміри зменшуються (до 1–2 м). Тут переважають валунно-брилові та черепашково-галькові (місцями гравійно-галькові) ґрунти. Зі збільшенням глибини валуни та брили поступово "занурюються" в пісок, від центрів бухт і далі в бік моря домінують черепашково-піщані та піщані ґрунти (аж до верхньої межі мулу, що вкриває дно Азовського моря).

Фрагмент таманського берега, який нас цікавить (протяжністю близько 10 км), геологічно та геоморфологічно подібний до кримського. Але він більш вирівняний, оскільки високі уривчасті береги, що сформовані верхньотретинними відкладами, містять лише окремі включення рифових вапняків.

Солоність води в даному районі зазвичай коливається в межах 11–12‰, хоча біля створу Керченської протоки вона може зростати до 14‰, а в Арабатській та Темрюкській (в яку впадає р. Кубань) затоках може знижуватися до 10‰ і нижче (Екологический..., 2011). Середня температура води влітку 23–24 °С, взимку (в південній частині Азовського моря) 1–3 °С, при цьому просторовий розподіл літніх і зимових температур досить однорідний (Екологический..., 2011).

Матеріали та методи

Матеріал відбирали вздовж кримського берега Азовського моря (АМ) під час експедиційно-польових досліджень 1997, 1998, 2001, 2002, 2004, 2006,

2008, 2009 і 2012 рр. Відбір гідроботанічних проб проводили під час самостійних занурень з використанням легководолазного спорядження в літній період за загальноприйнятою гідроботанічною методикою (Калугина-Гутник, 1975).

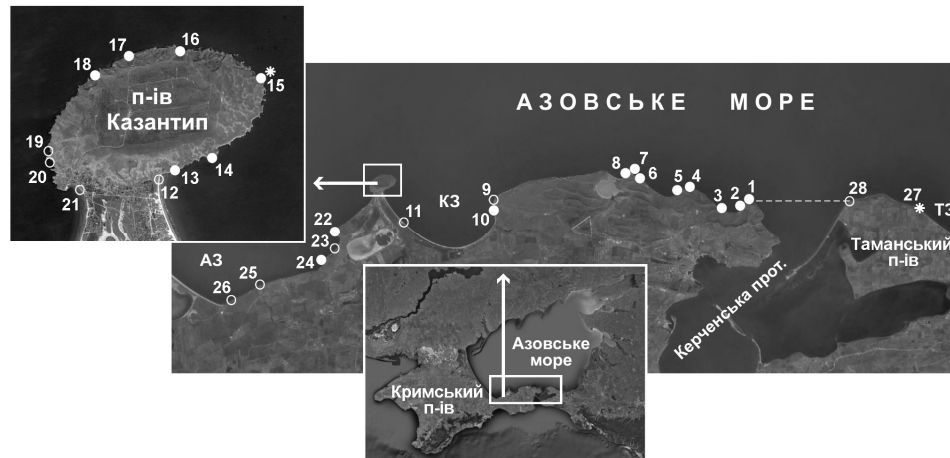


Рис. 1. Поширення видів *Cystoseira* s. l. вздовж південних берегів Азовського моря в пунктах 1–28. Пункти, де в складі макрофітобентосу відмічено *Treptacantha barbata* (●) і *Carpodesmia crinita* (*), або зареєстровано макрофітобентос, проте представників *Cystoseira* s. l. не відмічено (○).

●1 – м. Хроні (Волков, 1940; Садогурський, Садогурская, 2013; Садогурський, 2014); ●2 – м. Газан (Садогурський, Садогурская, 2013; Садогурський, 2014); ●3 – б. Булганак, верхів'я (Садогурський, Садогурская, 2012; Садогурський, 2014); ●4 – м. Тархан (Садогурський, Садогурская, 2012; Садогурський, 2014); ●5 – б. Рифів, сх. частина (Садогурський, Садогурская, 2012; Садогурський, 2014); ●6 – б. Рифів, зах. частина (Садогурський, 2001); ●7 – м. Зюк сх. бік (Степаньян, 2020); ●8 – м. Зюк зах. бік (Садогурський, 2001); ○9 – м. Чагани (Маслов, 2004; Садогурський, 2007); ●10 – ск. Крокодил біля м. Чагани (Степаньян, 2020); ○11 – р-н с. Азовське (Мурина и др., 2006); ○12 – б. Татарська, кутова частина, п-ів Казантип (Садогурський, Белич, 2003); ●13 – б. Татарська, півн. частина, п-ів Казантип (Мурина и др., 2006); ●14 – б. Казінаус, п-ів Казантип (Садогурський, Белич, 2003); ●15 – м. Тітарь, п-ів Казантип (Садогурський, Белич, 2003); *15 – м. Тітарь, п-ів Казантип (Громов, 2000); ●16 – б. Широка, п-ів Казантип (Садогурський, Белич, 2003); ●17 – б. Шовковиця Руська, п-ів Казантип (Маслов, 2004; Мурина и др., 2006); ●18 – б. Друга Сенькіна, п-ів Казантип (Садогурський, Белич, 2003); ○19 – б. Довга, на півн. від м. Довгий, п-ів Казантип (Мурина и др., 2006); ○20 – б. Голубники, на півд. від м. Довгий, п-ів Казантип (Садогурський, Белич, 2003); ○21 – б. Мисова, п-ів Казантип (Садогурський, Белич, 2003); ●22 – м. Китень (Садогурський, Белич, 2004); ○23 – б. Китеньська (Садогурський, Белич, 2004); ●24 – м. Червоний Кут (Садогурський, Белич, 2004); ○25 – зат. Арабатська, поблизу закинутого кар'єру (Садогурський, Белич, 2000); ○26 – зат. Арабатська, поблизу верхів'я (Маслов, 2004; Садогурський, Белич, 2000); *27 – м. Пекли (Афанасьев и др., 2009); ○28 – м. Ахілеон (Лисовская, Степаньян, 2009).

АЗ – Арабатська зат., КЗ – Казантипська зат., ТЗ – Темрюкська зат.; ----- – північна межа Керченської протоки

Уздовж перпендикулярних до берега профілів на станціях, закладених на стандартних глибинах (при необхідності з коригуванням у бік

збільшення числа станцій відповідно до змін характеру бентосного рослинного покриву), відбирали по п'ять гідроботанічних проб. Для визначення репрезентативності фактичного матеріалу перед відбором проводили візуальні рекогносцирувальні спостереження. Вздовж берега охоплювали відстань до 0,5–1,0 км в обидва боки від пункту перетину профілем урізу води, в бік моря – до нижньої межі поширення донної рослинності (за її наявності). Додатково використовували опубліковані гідроботанічні дані.

Результати та обговорення

Останнім часом номенклатура та систематичне положення «цистозір» зазнали істотних змін (Draisma et al., 2010; Bruno de Sousa et al., 2019). Так, за результатами молекулярно-генетичних досліджень і морфологічного аналізу, рід *Cystoseira* s. l. був розділений на три окремих роди: *Cystoseira* C.Agardh, s. str., *Carpodesmia* Grev., gen. emend. і *Treptacantha* Kütz., gen. emend. (Orellana et al., 2019). Згідно з цим *Cystoseira barbata* (Stackh.) C.Agardh і *Cystoseira crinita* Duby, які для берегів Кримського п-ва та Північного Причорномор'я вказуються більшістю авторів, як правильні назви отримали нові номенклатурні комбінації: *Treptacantha barbata* (Stackh.) Orellana et Sansón і *Carpodesmia crinita* (Duby) Orellana et Sansón відповідно (Orellana et al., 2019). Деякі дослідники вважають, що *C. crinita* є середземноморським ендеміком і в Чорному морі не поширена, тому екземпляри, які в його межах ідентифіковані як *C. crinita* f. *crinita* та *C. crinita* f. *bosporica*, належать до *Cystoseira bosporica* Sauv. (Berov et al., 2015). Звичайно, вирішити питання щодо таксономічного положення чорноморських «цистозір» може лише комплексний молекулярно-генетичний аналіз зразків з Чорного та Азовського морів, але це окреме спеціальне дослідження. Щоб уникнути різночитань, у даній роботі ми використовуємо назви, запропоновані для цих таксонів у роботі S. Orellana et al. (2019) і прийняті авторитетним ресурсом AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2020).

Обидва види – багаторічні нижньобореальні макрофіти, які погано витримують низьку солоність (морська група) та евтрофікацію (олігосапробіонти) (Калугина-Гутник, 1975). Вони широко поширені в басейні Середземного моря, включаючи Чорне та Азовське моря. Знахідки *T. barbata* в Східній Атлантиці, на думку деяких дослідників (Berov et al., 2015; Bruno de Sousa et al., 2019), можуть бути результатом некоректного визначення. Деякі сумніви викликають також свідчення щодо виявлення *T. barbata* в Індійському океані (узбережжя Пакистану, Індії та Шрі-Ланки) (Guiry, Guiry, 2020).

Поширенню представників *Cystoseira* s. l. в Атлантично-Середземноморському регіоні присвячено чимало публікацій. Навіть їхній простий перелік буде завеликим, проте інформацію, що вони містять, досить повно узагальнено в роботі E. Fabbrizzi et al. (2020). У той самий час, єдиною спробою узагальнення даних про поширення «цистозір» в АМ донедавна

була стаття О.В. Степаньяна (2020), ключовими твердженнями якої є наступні:

- на кінець 2019 р. для всього кримського узбережжя АМ був опублікований лише один локалітет *T. barbata* в передпроточному районі біля м. Хроні (посилання зроблено на: Садогурський, 2014), інформація для Таманського узбережжя невизначена;

- уздовж кримського берега на захід від м. Хроні представників *Cystoseira* s. l. ніхто ніколи не вказував (у т.ч. біля берегів Казантипу);

- на підставі двох кримських знахідок *T. barbata* 2014 і 2017 рр. навколо м. Зюк і м. Чагани зроблено висновок про швидке просування «цистозіри» на захід і дано прогноз про їхню появу найближчим часом біля Казантипу;

- знахідка талому *T. barbata* (що визначений як *C. barbata* f. *hoppei*)* у штормових викидах на косі Довгій свідчить про можливість розселення чорноморських водоростей на більшій частині акваторії АМ аж до Таганрозької затоки.

Незважаючи на багаторазове згадування *C. crinita*, її наявність або відсутність в АМ в роботі О. Степаньяна (2020) не обговорюється. Питання про типовість або чужорідність представників *Cystoseira* s. l. для АМ, поставлене в назві згаданої роботи, не отримало однозначної відповіді.

Яка ж ситуація з «цистозірами» в Азовському морі насправді?

Вище зазначалося, що Керченська протока розділяє південний берег АМ на велику кримську та меншу таманську частини (див. рис. 1). З огляду на тезу про швидку експансію *Cystoseira* s. l. на захід уздовж кримського берега (Степаньян, 2020), від створу протоки ми пронумерували ті пункти, де коли-небудь виявляли макрофітобентос. Включаючи навіть ті, де «цистозіри» не знайдено, бо ця інформація теж важлива. Не вказані лише пункти, де донна рослинність була повністю відсутня. Далі за годинниковою стрілкою розташовані західний, північний і північно-східний береги АМ. Відсутність представників *Cystoseira* s. l. по всій їхній довжині переконливо демонструють дослідження В.В. Громова та Д.Ф. Афанасьєва зі співавт. (Громов, 1999, 2012; Афанасьев и др., 2009). У нашій роботі через обмеження обсягу ми не аналізуємо фітобіоту цих берегів і завершуємо нумерацію пунктів на Таманській частині південного берега.

На кримському березі від північного створу Керченської протоки** до м. Зюк тягнеться узбережжя Осовинського степу. Тут 100 р. тому Л.І. Волков під час першого гідроботанічного обстеження АМ (матеріали 1919–1924 рр.) виявив *T. barbata* поблизу м. Хроні (п. 1) (Волков, 1940). За результатами наших досліджень в цьому районі в 2009 р. *T. barbata* виявлена у всіх пунктах (пп. 1–5), де зареєстровано донну рослинність (Садогурський, Садогурская, 2012, 2013; Садогурський, 2014) (див. рис. 1).

* Ймовірно, саме ця форма мається на увазі в роботі (Степаньян, 2020, с. 114).

** Поширення представників *Cystoseira* s. l. в акваторії Керченської протоки ми не аналізуємо.

Далі на захід поблизу м. Зюк, розташованого на межі Осовинського та Караларського степів, за результатами досліджень 1998 г. *T. barbata* виявлена нами у двох пунктах (пп. 6, 8) (Садогурский, 2001). Нову знахідку відмічено безпосередньо біля них (Степаньян, 2020). Вона фактично підтверджує вже наявну інформацію, але ми позначаємо її окремо (п. 7) (див. рис. 1).

На захід до Казантипської затоки простягається узбережжя Караларського степу. Досі в гідроботанічному відношенні це одна з найменш вивчених ділянок. Ані І.І. Масловим у 1983 р., ані нами у 2004 р. поблизу м. Чагани (п. 9) «цистозір» не виявлено (Маслов, 2004; Садогурский, 2007). Отже знахідку в цьому районі (п. 10), але трохи південніше (Степаньян, 2020), можна вважати цілком новою.

З іншого боку Казантипську затоку обмежує п-ів Казантип. Це унікальний територіально-аквально-геологічний комплекс, рідкісний геологічний і геоморфологічний феномен, а також один з ключових центрів біологічного різноманіття в регіоні. Цим обумовлено надання йому в 1998 р. найвищого природоохоронного статусу – природного заповідника (Садогурский и др., 2019). Казантип завжди вабив дослідників, тому всупереч твердженням (Степаньян, 2020), що тут лише очікується поява «цистозіри», в реальності для цього об'єкта оприлюднена максимальна кількість знахідок. Проте не завжди вдається чітко їх локалізувати. Тому ми зробили наступне. У чотирьох із семи обстежених нами пунктів і в двох з чотирьох, обстежених колегами, були знайдені «цистозіри» (Садогурский, Белич, 2003; Мурина и др., 2006). До цих пунктів (пп. 13–18), з урахуванням відомостей про характер та конфігурацію узбережжя, ми прив'язали знахідки з невизначеною локалізацією. В ході першого ж гідроботанічного обстеження АМ *Treptacantha barbata* біля берегів Казантипу виявив Л.І. Волков, але без точного зазначення місця відбору (Волков, 1940). Пізніше, за даними спостережень 1983–1985 рр. (повторно в 2001 р.), цей таксон зареєстрував І.І. Маслов (п. 17), хоча результати опубліковано ним значно пізніше (Маслов, 2004). У 1989 р. на сході Казантипу (п. 15) вперше для АМ В.В. Громовим вказана *Cystoseira crinita* (Громов, 2000). Він також зазначив, що до цього її тут не було (від себе додамо, що пізніше вона знову зникла).

У 2001 р. ми провели детальне гідроботанічне дослідження прибережної акваторії біля Казантипу (Садогурский, Белич, 2003) з повторним обстеженням у 2006–2008 рр. (неопубл. дані) та візуальними спостереженнями в 2012 р. В чотирьох пунктах (пп. 13, 15, 16, 18) нами була виявлена *T. barbata*. За результатами комплексних досліджень колег у 2006 р. таксон вказано ще для двох пунктів (пп. 13, 17) (Мурина и др., 2006). З огляду на соціологічне значення та високий статус заповідника, дані про макрофітобентос біля берегів Казантипу широко використано при написанні різних довідкових видань (їх не цитуємо), а всю флористичну інформацію узагальнено у зведеннях 2006 р. (Садогурская и др., 2006) і 2019 р. (Садогурский и др., 2019; Electronic..., 2019).

Далі, на захід в акваторії Арабатської затоки, за даними спостережень 2002 р., *T. barbata* зареєстрована нами лише в його східній частині неподалік від Казантипу (пп. 22, 24) (Садогурський, Белич, 2004).

Що стосується таманського фрагмента південного берега АМ, то за даними 2007 р., в районі м. Ахілеон (п. 28) представники *Cystoseira* s. l. не виявлені (Лисовская, Степаньян, 2010). Але східніше, біля м. Пекли в 2005–2006 рр. зареєстровано другий для АМ локалітет *C. crinita* (Афанасьев и др., 2009).

Перш ніж перейти до аналізу даних, слід відзначити наступне. У статті О.В. Степаньяна (2020) переважна частина вищезазначених локалітетів не вказана, оскільки відповідні літературні джерела в ній просто не згадуються, хоча вони розміщені у відкритому доступі. На інші публікації, де йдеться про поширення представників *Cystoseira* s. l. в АМ (Волков, 1940; Громов, 2000; Садогурський, 2014; Садогурський и др., 2019; Electronic..., 2019), автор посилається, проте підкреслює відсутність в них такої інформації, що взагалі незрозуміло. Відсутність «цистозір» біля Казантипу в 2018 р. (Степаньян, 2020) можна пояснити лише тим, що пошуки велися не в тому місці (див. рис. 1).

Аналіз наявних даних свідчить, що вздовж південного берега АМ у різний час різними фахівцями зазначено 18 пунктів (17 біля кримської частини і один – таманської), для яких є 22 повідомлення про реєстрацію представників *Cystoseira* s. l. (див. рис. 1). Уздовж кримського узбережжя вони нерівномірно розташовані від самого створу Керченської протоки (п. 1) до східного узбережжя Арабатської затоки (п. 24). Подібна нерівномірність пояснюється двома основними причинами. По-перше, види *Cystoseira* s. l. розвиваються тільки на твердих субстратах, які в даному районі локалізовані біля скельних мисів. Раніше ми показали, що макроскопічна бентосна рослинність внаслідок специфіки гідрологічних умов біля кримського узбережжя АМ тяжіє до мисів і розвивається під їхнім захистом* (Садогурський, Белич, 2003). Це відноситься також і до вищої водної рослинності. Тому рухливі ґрунти у верхів'ях і в центральних частинах великих бухт і заток зазвичай позбавлені постійного макроскопічного рослинного покриву, але влітку протягом тривалих штилів на мушлях молюсків можуть розвиватися ефемерні альгоценози (Садогурський, Белич, 2004). По-друге, слід визнати, що скельні комплекси привертають увагу дослідників значно більше, ніж монотонні береги, і це додає нерівномірності (найяскравіший приклад – Казантип). Відзначимо, що під час візуального обстеження і рекогносрування ми спостерігали зарості «цистозіри» в районах, прилеглих до пунктів відбору проб. Тому треба розуміти, що поширення *T. barbata* має зовсім не точковий характер, як може здатися при ознайомленні з картосхемою (див. рис. 1). Ситуація з *C. crinita* прямо протилежна – всього два локалітети, де її відмічено в невеликій кількості.

* Наявність літофільної рослинності в п. 3, розташованому поблизу верхів'я б. Булганак, не змінює загальної ситуації, адже пункт знаходиться в зоні абразії невеликого мису.

Загалом наявність або відсутність *T. barbata* на більшій частині обстеженого кримського узбережжя визначається характером субстрату. На всій відстані від м. Хроні (п. 1) до західного берега п-ва Казантип (п. 18) на валунно-брилових навалах і місцями на підводних скельних грядках вона формує угруповання з досить високою біомасою (здебільшого 1,5–2,1 кг/м², максимум 3,5 кг/м²) і найбільш різноманітною макроальгофлорою (яка переважно розвивається в епіфітоні *T. barbata*) (Садогурский, Белич, 2003; Садогурский, 2014). Але ситуація докорінно змінюється в Арабатській затоці: в пп. 22 і 24 у невеликій кількості (до 0,1 кг/м²) і переважно на стадії проростків *T. barbata* все ще зустрічається (Садогурский, Белич, 2004). Далі до верхів'я Арабатської затоки розташоване абразійне Акмонайське узбережжя, де біля підніжжя високих вапнякових кліфів ґрунт дна також сформований валунно-бриловим навалом. Проте, за спостереженнями 1983 р. (Маслов, 2004) і 1997 р. (Садогурский, Белич, 2000), представники *Cystoseira* s. l. тут (пп. 25, 26) вже не трапляються навіть як проростки, що підтвердило також візуальне обстеження 2006 та 2012 рр. Від верхів'я Арабатської затоки і далі за годинниковою стрілкою майже до Таганрозької затоки та гирла Дону простягаються акумулятивні береги, вздовж яких представники *Cystoseira* s. l. ніким не виявлені за всю історію спостережень.

Заростеві угруповання *T. barbata* біля кримського берега якщо й формуються, то у вигляді вузької переривчастої смуги. Їхня верхня межа найчастіше розташовується на глибині 1 м, тобто відносно далеко від берега, а нижня межа, що обумовлена поширенням твердих ґрунтів, зазвичай не перевищує 2,0–2,5 м (Садогурский, Белич, 2003; Мурина и др., 2006; Садогурский, 2014). Відомий лише один випадок виявлення проростків *T. barbata* в псевдоліторалі АМ (Садогурский, Белич, 2003). Вважаємо, що це обумовлено комплексом чинників, які ускладнюють закріплення великорозмірних багаторічних «цистозір» на цілком придатних субстратах в псевдоліторалі та в найбільш мілководних частинах субліторалі. Насамперед це механічний вплив штормових хвиль (та абразивних часток), які через мілководність АМ при підході до берега деформуються і набувають руйнівної сили (Садогурский, Белич, 2003), а також прибережних льодів, які при утворенні торосів майже повністю обдирають прибережні скелі. Додамо, що льодовитість АМ в останні роки збільшується, незважаючи на загальне потепління (Экологический..., 2011).

Обсяг інформації щодо поширення представників *Cystoseira* s. l. біля таманського берега обмежений. Тому так важливі результати експерименту з вивчення обростання штучних субстратів на ділянці від м. Пекли і до верхів'я Темрюкської затоки, де тверді ґрунти вже не представлені (Афанасьев и др., 2009). У перифітоні *C. crinita* відзначена поблизу м. Пекли (п. 27), і це другий локалітет цього виду в АМ. У верхині затоки, куди відкривається гирло р. Кубань, вона не спостерігається ані на природному субстраті (через його відсутність), ані на експериментальному. З огляду на те, що вимоги до субстрату обох обговорюваних видів

збігаються, цим пунктом ми визначаємо також східну (ймовірну) межу поширення *T. barbata* в АМ. Відсутність локалітетів на ділянці від м. Ахілеон (п. 28) (створ Керченської протоки) до мисів Кам'яного та Пекли на сході ми пояснюємо недостатньою гідроботанічною вивченістю, тому що для розвитку цих видів тут підходять і солоність, і ґрунти (хоча останні представлені фрагментарно). Даних просто немає, тому виявлення нових локалітетів видів *Cystoseira* s. l. на згаданій ділянці, мабуть, лише питання часу. В той самий час на схід від м. Пекли тверді ґрунти більше не трапляються до самої Таганрозької затоки й гирла Дону, який обумовлює сильне опріснення прибережних вод цієї частини АМ. Тут представників *Cystoseira* s. l. як на заході, так і на півночі АМ не виявлено за всю історію спостережень.

Так який фактор лімітує поширення представників *Cystoseira* s. l. в АМ? М.М. Кніпович запропонував схему районування АМ за комплексом фізико-географічних критеріїв, а М.В. Федосов і Є.В. Виноградова пізніше використовували її при районуванні (зонуванні) АМ за розподілом солоності (Кніпович, 1938; Федосов, Виноградова, 1955) (рис. 2).

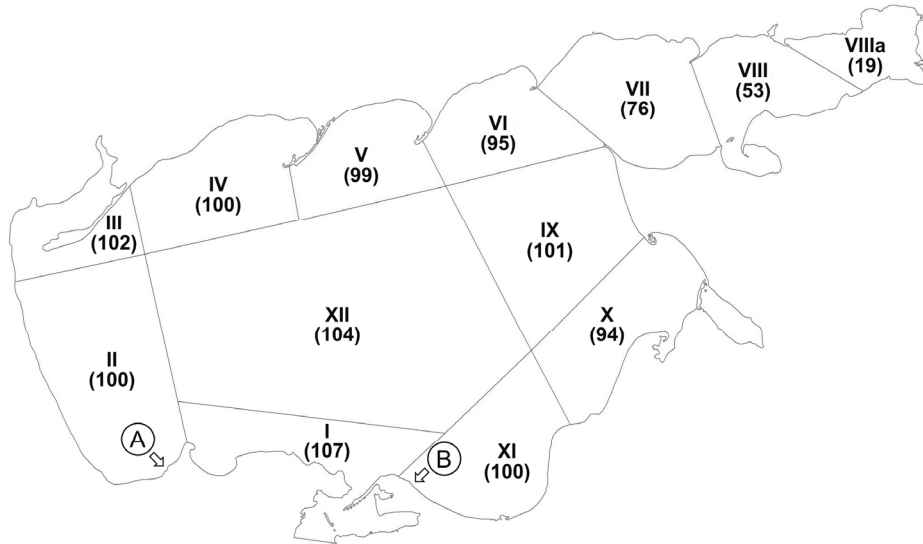


Рис. 2. Районування Азовського моря (АМ) за середньою солоністю (в % середньої по АМ, за: Федосов, Виноградова, 1955) та межі поширення представників роду *Cystoseira* s. l. в його акваторії.

Райони: I – Передпроточний; II – Південно-Західний; XI – Прикубансько-Темрюкський (назви інших районів АМ не наводяться).

Межі поширення видів *Cystoseira* s. l. уздовж берега: А – західна (р-н м. Червоний Кут); В – східна (р-н м. Пекли)

Легко помітити, що майже всі відомі в АМ локалітети видів *Cystoseira* s. l. чітко вкладаються в межі його Передпроточного району (I), де середня солоність становить 107% середньої по АМ (див. рис. 1 та 2). У двох

прилеглих районах, де показники середньої солоності знижуються, ці водорості трапляються або в незначній кількості як проростки біля самої межі з районом I (р-н II з боку Криму), або не трапляються зовсім (р-н XI з боку Тамані). І це за наявності в них відповідних твердих субстратів – природних (р-н II) або експериментальних штучних (р-н XI). В інших районах показник середньої солоності ще нижчий. Тому вважаємо, що саме солоність лімітує поширення представників *Cystoseira s. l.* в АМ. При цьому, відповідно до багаторічних коливань значень цього фактора західна (кримська) межа поширення повинна дещо зміщуватися: до вершини Арабатської затоки в періоди осолонення або до Казантипу при опрісненні. Біля таманського берега можна припустити наявність подібних коливань східного кордону при опрісненні, а при осолоненні зафіксувати лише експериментально. Зважаючи на кліматогенне зменшення річкового стоку в АМ, яке зафіксоване в останні роки (Екологический..., 2011), ми не виключаємо появи *T. barbata* біля Акмонайського узбережжя Арабатської затоки (можливо, вона там вже є, і якщо це так, то не назавжди).

Разом із тим, враховуючи особливості циркуляції вод (Екологический..., 2011), перенесення окремих таломів і їхнє виявлення в штормових викидах уздовж всього південно-східного узбережжя АМ дуже ймовірні, особливо при західних і південно-західних вітрах. Тому знахідка зразка *T. barbata* у викидах на косі Довгій (біля південного входу в Таманську затоку) (Степаньян, 2020) не дивина. Велика акумулятивна макроформа, розташована практично поперек струменя течії, є ідеальною пасткою для будь-яких об'єктів, що потрапляють з Чорного до АМ через Керченську протоку. Але ми не погоджуємося з висновком, що це свідчить «про можливість вселення чорноморських водоростей на більшу частину акваторії Азовського моря» (Степаньян, 2020). З огляду на вище представлену інформацію, а також на схему районування АМ за критерієм середньої солоності (див. рис. 2), вважаємо, що з віддаленням від Передпроточного району стала вегетація представників *Cystoseira s. l.* з утворенням ними заростевих ценозів нині неможлива. Навіть за наявності твердих субстратів, що треба враховувати, наприклад, при проектуванні штучних рифів.

Відзначимо, що на поширення «цистозір» також може впливати й термічний фактор. Так, відомо, що за температури 25–30 °С фотосинтетична активність *T. barbata* знижується, а при тривалому впливі цього чинника її таломі пошкоджуються, проте вони здатні регенерувати після відновлення сприятливих умов (Baghdadli et al., 1990). Температури вище 30 °С летальні, насамперед для молодих екземплярів, які найменш стійкі (Orfanidis, 1991). В АМ температура води, дійсно, може наблизитися до вказаних критичних значень, але такі періоди відносно нетривалі, а головне те, що розподіл літніх температур практично однорідний по всій акваторії (Екологический..., 2011).

Отже, в АМ рід *Cystoseira* s. l. формує лінійний ареал*, який біля його південного берега охоплює Передпроточний район, але переривається відкритою акваторією північного створу Керченської протоки (рис. 1, 2). Така форма ареалу характерна для більшості макрофітів, які мешкають у прибережно-морських водах. Нині межі ареалу роду, що визначаються величиною солоності морських вод, розташовані на кримському узбережжі в районі м. Червоний Кут в Арабатській затоці (західна межа) та на таманському узбережжі поблизу м. Пекли в Темрюкській затоці (східна межа). Поширення *T. barbata* (17 локалітетів) показано в межах всього азовоморського ареалу роду (доведено на кримській ділянці та припущено на таманській через брак даних). У тих самих межах трапляється також *C. crinita*, при цьому з двох відомих локалітетів (по одному на кримській і на таманській ділянках) один визначає східний кордон азовоморського ареалу роду *Cystoseira* s. l. Причину такого нерівного співвідношення в поширенні цих видів в АМ визначити складно. Тим більше, що за нашими спостереженнями, наприклад, біля південного берега Криму спостерігається протилежна ситуація: нині зарості формує переважно *C. crinita*, а становище *T. barbata* майже маргінальне.

У вищезгаданій статті (Степаньян, 2020, с. 116) зазначено, що ми в своїй роботі (Садогурський, 2014) не коментуємо можливості вселення «цистозір» в АМ. Це так, оскільки таке завдання тоді не стояло, і навіть у цитаті з нашої публікації мова йде не про вселення «чорноморських» макрофітів у АМ, а про подальше просування з Передпроточного району. Питання про можливість застосування статусу вселенця для видів *Cystoseira* s. l. в АМ у роботі О.В. Степаньяна (2020) поставлене, проте однозначної відповіді немає. Щоб її отримати, необхідно реконструювати ймовірну динаміку азовоморського ареалу «цистозір» у минулому.

Внутрішні Середземне, Чорне та Азовське моря є частиною єдиного Середземноморського басейну. В своїй геологічній історії вони пройшли низку трансгресій та регресій, що змінювали екологічні умови та характер біоти в окремих частинах басейну. Найбільш істотних трансформацій зазнавали найвіддаленіші частини цієї системи – Чорне море та особливо Азовське. Періодизація фаз і уявлення про умови існування гідробіонтів значною мірою базуються на результатах біостратиграфії (насамперед, за аналізом викопних решток малакофауни та діатомової флори в донних відкладах). Склад макрофлори побудований переважно на припущеннях, висування яких ускладнюється кількома обставинами.

Насамперед, немає загальноприйнятої схеми трансгресивно-регресивних циклів АМ, у багатьох публікаціях відрізняються терміни настання та завершення, назви та навіть кількість фаз (Матишов и др., 2016; Ковалёва, 2019). Цим зумовлено широкі часові діапазони, що обговорюються нижче. Крім того, є регіональні особливості, пов'язані з відносною ізоляваністю АМ, через що немає повного збігу з чорноморськими трансгресивно-

* Безумовно, йдеться лише про азовоморський фрагмент загального ареалу (роду, виду), але для спрощення говоримо про азовоморський ареал.

регресивними циклами. З огляду на це, ми спробуємо відновити лише деякі аспекти проникнення та розселення представників *Cystoseira* s. l. в АМ, використовуючи дані фахівців в галузі біостратиграфії (Набоженко, 2013; Матишов и др., 2016; Ковалёва, 2019 тощо).

У плейстоцені 130–80 тис. років тому (р.т.) на частині земної поверхні, що нас цікавить, існував великий Карангатський морський басейн. Його рівень був вищим за сучасний на 6–8 (12) м, а солоність тієї частини, яку нині займає АМ, сягала 20‰ (до 30‰ в його передпроточному районі) (Чепалыга..., 2002; Набоженко, 2013). Босфорська та Керченська протоки були глибшими, водообмін і міграція біоти значно інтенсивнішими, що визначало різноманітність і багатство донних біоценозів середземноморського типу (Panin, Popescu, 2007). Вважаємо, що види роду *Cystoseira* s. l. були широко поширені в Карангатському морі та його «азовоморській» частині. Певно, їх було навіть не два, а більше, адже центром видового різноманіття *Cystoseira* s. l. є Середземне море, де рід еволюціонував останні 6 млн років після Мессинської кризи солоності (Roberts, 1978; Draisma et al., 2010). Цей етап напряду не стосується історії сучасного Азовського моря і формування його сучасної флори, але він демонструє взаємозв'язок і взаємозалежність трьох внутрішніх морів у межах всього Середземноморського басейну.

Унаслідок потужної Новоевксинської регресії, пов'язаної з похолоданням, у Чорноморській западині сформувався напівпрісноводний Новоевксинський басейн з мінералізацією до 5‰ (тому морська біота зникла), ізольований від Середземного моря на піку заledenіння, адже рівень вод був на 80–100 (120) м нижчим за сучасний. У ранньому голоцені внаслідок гляціоевстатичного підняття рівня моря Чорноморська западина катастрофічно стрімко стала заповнюватися через відновлену Босфорську протоку середземноморськими водами, і сформувався Бугазький басейн (Ryan et al., 1997; Balabanov, 2006). Для нас важливо, що на місці АМ весь цей період існувала суша з мілководними лиманами, яку перетинали русла палеорічок Дону і Кубані. Але 7,0–6,5 тис. р.т. в ході Новочорноморської (Джеметинської) трансгресії чорноморські води через Керченську протоку ринули вглиб цієї території (Павлидис, Никифоров, 2007; Матишов и др., 2019).

З цього моменту починається історія АМ як самостійної постійної водойми, яка пов'язана системою проток з Чорним і Середземним морями. Її древньоазовський період становить від 7,5–6,5 до 3,5–3,1 тис. р.т. Приблизно 5,5 тис. р.т. почали затоплюватись низовинні межиріччя Дону й Кубані, та десь 3,5–3,1 тис. р.т. в АМ сформувалися умови, найближчі до сучасних, що ознаменувало початок новоазовського періоду (Павлидис, Никифоров, 2007; Набоженко, 2013; Матишов и др., 2019).

Вже в древньоазовський період у межах Каламітського напівморського басейну, що існував на той час (із солоністю 10–15‰), середземноморські біоценози знову почали розселятися в АМ (Yanko-Hombach, 2006). Склад малакофауни вже наблизився до сучасного збідненого чорноморського варіанту, але діатовий аналіз надає дещо суперечливі результати щодо

екологічних умов й солоності через домінування евригалінних форм (Набоженко, 2013; Матишов и др., 2016; Ковалёва, 2019). Вселення, а тим більше остаточне закріплення в АМ представників роду *Cystoseira* s. l. у древньоазовський час, ми вважаємо малоімовірним. Особливо з урахуванням вкрай суперечливих поглядів фахівців щодо рівня морських вод у цей період та того, чи мала місце Кундукська (Хаджибейська) регресія, яка, можливо, переривала трансгресивну фазу 4,3–4,1 тис. р.т. (Чепалыга, 2002). Тоді АМ могло знову значно зменшитися, обміліти та опріснитися, зі зрозумілими наслідками для об'єкта нашого дослідження.

Але більшість авторів вважає, що при будь-якому сценарії рівень води в межах АМ досяг максимуму на початку новоазовського періоду приблизно 3,4–3,1 тис. р.т., коли в сформованому Джеметинському басейні екологічні умови та характер біоти максимально наблизилися до сучасних. За даними біостратиграфії, новоазовські відклади, датовані цим періодом, включають мушлі стеногалінних молюсків і морські діатомеї, що свідчить про солоність близько 15‰ на значній частині акваторії АМ, і мабуть ще вишу в передпроточному районі (Набоженко, 2013; Матишов и др., 2016; Ковалёва, 2019). Вважаємо, що саме в цей період в АМ знову вселилися і закріпилися до теперішнього часу чимало морських макрофітів. Особливо літофітів, які потребували затоплення вапняків південного узбережжя в Передпроточному районі АМ. Повною мірою це стосується й представників *Cystoseira* s. l.

Погляди на подальшу динаміку рівня вод і загалом екологічних умов в АМ різняться залежно від об'єкта та методів біостратиграфічних досліджень. Деякі дані (у т.ч. діатомовий аналіз) підтверджують існування Фанагорійської, Корсунської регресій, а також Німфейської та Ординської трансгресій (Матишов и др., 2016, 2019; Ковалёва, 2019). В такому разі Фанагорійська регресія (за різними джерелами від 3,1–2,8 до 2,4–1,9 тис. р.т.) могла бути найкритичнішим етапом для представників *Cystoseira* s. l. в АМ за весь новоазовський період. Проте аналіз малакофауни фанагорійської пори (2,7–2,3 тис. років тому) виявив багатий комплекс стеногалінних середземноморських видів (які надають перевагу солоності близько 17‰) на різних ділянках АМ, що переконує в прямо протилежному (Набоженко, 2013). Крім того, це, ймовірно, наслідок існування двох проток між Чорним і Азовським морями – Боспора Кімерійського та Боспора Кубанського (з архіпелагом островів між ними), а також впадіння р. Кубань у Чорне море в період високого рівня вод (Дикарёв, 2011; Набоженко, 2013). Розташування морських відкладів і залишків грецьких поселень Фанагорійської пори відносно до сучасної берегової лінії також свідчить про деяке зростання рівня АМ порівняно із сучасним, що співпадає із загальною ситуацією в Середземноморському басейні на той час (Дикарёв, 2011). У такому разі, навпаки, це був чи не найсприятливіший період для розселення представників *Cystoseira* s. l. в АМ за увесь голоцен. Безумовно, подальше чергування регресивних і трансгресивних фаз у новоазовський час (які були відносно невеликими) супроводжувалося деякими флуктуаціями їхніх ареалів (та ареалів інших

морських макроводоростей) у межах Передпроточного району АМ та протоки (проток). Внаслідок низки трансформацій голоценової доби флора макрофітів Чорного моря сформувалася як збіднена флора Середземного моря (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2010). Від себе додамо, що флора АМ за генезисом, складом і структурою, в свою чергу, є ще більш збідненою флорою Чорного моря.

Враховуючи вищезгадане, з огляду на те, що перше ж гідроботанічне дослідження 100 років тому (і майже всі наступні) виявило в АМ представників *Cystoseira s. l.*, чи можемо ми вважати їх вселенцями в АМ? Впевнені, що ні, як й інші види макрофітів, що кілька тисяч років тому природним шляхом проникли з Середземного моря в Чорне, а потім і в Азовське. Їхні ареали за розмірами та конфігурацією продовжують флуктувати залежно від динаміки клімату, структури водного балансу та інших умов у цій складній системі внутрішніх морів. Тому розрахунок «ймовірного статусу вселенця» (ЙСВ) (Звягинцев и др., 2012) для представників *Cystoseira s. l.* в АМ, як це зроблено в згаданій роботі (Степаньян, 2020), є некоректним, адже використання невірних передумов визначає помилковий результат.

Як відмічено вище, в прибережно-морських акваторіях регіону угруповання видів роду *Cystoseira s. l.* формують структурну та функціональну основу багатьох ключових біотопів, що характеризуються високими показниками продуктивності й фіторізноманіття. Скорочення їхнього поширення аж до локального зникнення в деяких районах (Ткаченко, 2004; Bologna, Sava, 2006; тощо) часто обумовлені вже не стільки динамікою природних факторів, скільки антропогенною трансформацією довкілля. Тому проблема збереження та відновлення природного фіторізноманіття прибережно-морських акваторій досить актуальна. Проте цей аспект заслуговує на окрему публікацію.

Висновки

Аналіз даних щодо поширення представників роду *Cystoseira s. l.* (*Treptacantha barbata* (= *Cystoseira barbata*) та *Carpodesmia crinita* (= *Cystoseira crinita*)) в акваторії АМ показав, що перше виявлення поблизу м. Хроні та п-ва Казантип відбулося 100 років тому. Інформація про локалітети, популяційні параметри, якісні та кількісні показники угруповань видів *Cystoseira s. l.* постійно доповнюються даними, отриманими в пізніших дослідженнях. Отже, в різний час і різними фахівцями біля південного берега АМ вказано 18 пунктів (17 на кримській і один на таманській ділянці), для яких є 22 повідомлення про реєстрацію представників *Cystoseira s. l.* Встановлено, що межі азовоморського ареалу роду *Cystoseira s. l.* нині збігаються з межами Передпроточного району АМ, що виокремлені за показником середньої солоності, яка значно перевищує таку в усіх інших районах і в АМ загалом. Ареал роду має лінійну конфігурацію й охоплює кримське узбережжя від м. Червоний Кут на заході до м. Хроні на сході, переривається відкритою акваторією

Керченської протоки і продовжується далі на таманському березі від м. Ахілеон до м. Пекли. Поза межами зазначеного району обидва види роду *Cystoseira* s. l. не трапляються навіть за наявності природного або штучного твердого субстрату, що свідчить про лімітуючий вплив чинника солоності на їхнє поширення в АМ. Серед них найчастіше трапляється *T. barbata* (17 локалітетів), поширення якої показано в межах всього азовоморського ареалу роду *Cystoseira* s. l. (доведено на кримській ділянці, де вона утворює угруповання з біомасою 1,5–2,1 (макс. 3,5) кг/м², і припущено на таманській через відсутність даних). У тих самих межах у невеликій кількості *C. crinita* виявлена в двох локалітетах (по одному на кримській і таманській ділянках). При цьому один з них позначає східну межу азовоморського ареалу роду. Система внутрішніх морів Середземноморського басейну, до якої належить й АМ, у минулому зазнала низку трансгресивних і регресивних фаз, тому межі, екологічні умови та склад біоти як в усьому басейні, так і в окремих його частинах неодноразово змінювалися.

Аналіз опублікованої інформації дозволяє обґрунтовано припустити, що в минулому види *Cystoseira* s. l. неодноразово розселялися в межах водойм, що існували на місці сучасних Чорного й Азовського морів. Останнє їхнє вселення в Передпроточчя АМ та закріплення в ньому аж донині вочевидь мало відбутися не пізніше 3,4–3,1 тис. р.т. (пізній голоцен). У подальшому чергування регресій та трансгресій мало супроводжуватися флуктуаціями межі ареалу, яка то відступала з АМ до Керченської протоки, то знову насувалася на його південні береги. Нині внаслідок коливань солоності межі азовоморського ареалу роду також можуть дещо флуктувати, насамперед західна межа на Кримському п-ві, де широко поширені природні тверді ґрунти. На фоні осолонення АМ через кліматогенне зниження річкового стоку ймовірним є розселення «цистозір» на Акмонайському узбережжі аж до верхів'я Арабатської затоки. Результати досліджень свідчать про те, що віднесення цих двох представників роду *Cystoseira* s. l. до категорії видів-вселенців до АМ є некоректним, тому що внаслідок природних процесів вони давно ввійшли до складу його флори. Проте за сучасних умов у АМ їхня стала вегетація з утворенням заростевих угруповань на значній відстані від Передпроточного району неможлива. Це слід враховувати при формуванні штучних рифів і розробці природоохоронних стратегій.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Афанасьев Д.Ф., Корпакова И.Г., Барабашин Т.О., Едеский Б.Д. 2009. Характеристика перифитона искусственных рифовых систем Темрюкского залива Азовского моря. *Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе*. (11): 18–31.
- Волков Л.И. 1940. Материалы к флоре Азовского моря. *Тр. Ростов. обл. биол. общ-ва*. 4: 114–137.
- Громов В.В. 1999. Донная морская и прибрежно-водная растительность. В кн.: *Современное развитие эстуарных экосистем на примере Азовского моря*. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 130–166.

- Громов В.В. 2000. Появление бурой водоросли *Cystoseira crinita* в Азовском море. В кн.: *Виды-вселенцы в европейских морях России*: Тез. докл. науч. семинара (Мурманск, 27–28 янв. 2000 г.). Мурманск. С. 31–32.
- Громов В.В. 2012. Водная и прибрежно-водная растительность северного и западного побережья Азовского моря. *Журн. Сиб. федерал. ун-та*. Сер. Биология. 5(2): 121–137.
- Дикарев В.А. 2011. О фанаторийской регрессии Черного моря. *Вестн. Моск. ун-та*. Сер. 5: География. 1: 35–40.
- Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А., Бегун А.А., Городков А.Н. 2012. Чужеродные виды в Дальневосточном морском государственном природном биосферном заповеднике. *Изв. ТИНРО*. 170: 60–81.
- Зенкович В.П. 1958. *Берега Чёрного и Азовского морей*. М.: Географгиз. 373 с.
- Калугина-Гутник А.А. 1975. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев: Наук. думка. 248 с.
- Книпович Н.М. 1938. *Гидрология морей и солоноватых вод (в применении к промысловому делу)*. М., Л.: Пищепромиздат. 514 с.
- Ковалева Г.В. 2019. Биостратиграфия голоценовых отложений Азовского моря по результатам диатомового анализа. *Вопр. соврем. альгологии*. 20: 215–219.
- Лисовская О.А., Степаньян О.В. 2009. Разнообразие макроводорослей побережья Таманского п-ва (Россия) в летний период. *Альгология*. 19(4): 341–348.
- Маслов И.И. 2004. Фитобентос некоторых заповедных и естественных аквальных комплексов Азовского моря. *Сб. науч. тр. Никит. бот. сада*. 123: 68–75.
- Матишов Г.Г., Дюжова К.В., Ковалева Г.В., Польшин В.В. 2016. Новые данные об осадконакоплении и биостратиграфии древне- и новоазовских отложений (Азовское море). *Докл. Академии наук*. 467(4): 463–467.
- Матишов Г.Г., Польшин В.В., Титов В.В., Шевердяев И.В. 2019. Голоценовая история азовского шельфа. *Наука юга России*. 15(1): 42–53.
- Мурина В.В., Евстигнеева И.К., Гринцов В.А., Лисицкая Е.В., Ковригина Н.П., Чекменева Н.И., Богданова Т.А., Танковская И.Н. 2006. К изучению биоразнообразия прибрежной акватории Казантипского природного заповедника и прилегающих районов. *Сб. науч. тр. Никит. бот. сада*. 126: 295–305.
- Набоженко М.В. 2013. Реконструкция и динамика таксоценоза двустворчатых моллюсков (*Mollusca: Bivalvia*) Азовского моря в позднем голоцене в связи с изменением солености. *Тр. Зоол. ин-та РАН*. (Прил.). 3: 182–191.
- Павлидис Ю.А., Никифоров С.Л. 2007. *Обстановки морфолитогенеза в прибрежной зоне Мирового океана*. М.: Наука. 455 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. 2010. Биогеография водорослей Украины, ее особенности, проблемы и перспективы. *Альгология*. 20(3): 253–280.
- Садогурская С.А., Садогурский С.Е., Белич Т.В. 2006. Аннотированный список фитобентоса Казантипского природного заповедника. *Сб. науч. тр. Никит. бот. сада*. 126: 190–208.
- Садогурский С.Е. 2001. Макрофитобентос мягких грунтов у мыса Зюк (Азовское море). *Бюл. Никит. бот. сада*. 84: 48–52.
- Садогурский С.Е. 2007. К изучению макрофитобентоса у берегов Караларской степи (Крым, Азовское море). *Заповід. справа в Україні*. 13(1–2): 46–51.
- Садогурский С.Е. 2014. Макрофитобентос у берегов Осовинской степи (Азовское море–Керченский пролив, Украина). *Альгология*. 24(1): 75–93. <https://doi.org/10.15407/alg24.01.075>
- Садогурский С.Е., Белич Т.В. 2000. К изучению водорослей-макрофитов Арабатского залива (Азовское море). *Заповід. справа в Україні*. 6(1–2): 16–20.
- Садогурский С.Е., Белич Т.В. 2003. Современное состояние макрофитобентоса Казантип-

- ского природного заповедника (Азовское море). *Заповід. справа в Україні*. 9(1): 10–25.
- Садогурський С.Е., Белич Т.В. 2004. К описанию макрофитобентоса южных берегов Азовского моря (Крым). *Сб. науч. тр. Никит. бот. сада*. 123: 76–84.
- Садогурський С.Е., Садогурская С.А. 2012. Фитобентос в районе мыса Тархан (Азовское море): современное состояние и пути сохранения. *Заповід. справа в Україні*. 18(1–2): 12–20.
- Садогурський С.Е., Садогурская С.А. 2013. Фитобентос в районе мыса Хрони (Азовское море): современное состояние и пути сохранения. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 8: 3–16.
- Садогурський С.Е., Белич Т.В., Садогурская С.А. 2019. Макрофиты прибрежно-морских акваторий природных заповедников Крымского полуострова (Чёрное и Азовское моря). *Альгология*. 29(3): 322–351. <https://doi.org/10.15407/alg29.03.322>
- Степаньян О.В. 2020. Бурые водоросли рода *Cystoseira* в Азовском море: вселение или расширение ареала? *Рос. журн. биол. инвазий*. 2: 112–119.
- Федосов М.В., Виноградова Е.В. 1955. Основные черты гидрохимического режима Азовского моря. *Тр. ВНИРО*. 31(16): 9–55.
- Чепалыга А.Л. Чёрное море. 2002. В кн.: *Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Атлас-монография «Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен – голоцен – элементы прогноза»*. Вып. II. Общая палеогеография. М.: ГЕОС. С. 170–182.
- Экологический атлас Азовского моря*. Гл. ред. Г.Г. Матишов. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. 2011. 328 с.
- Baghdadli D., Tremblin G., Pellegrini M., Coudret A. 1990. Effects of environmental parameters on net photosynthesis of a free-living brown seaweed, *Cystoseira barbata* forma *repens*: determination of optimal photosynthetic culture conditions. *J. Appl. Phycol.* 2(3): 281–287.
- Balabanov I.P. 2006. Holocene sea-level changes of the Black Sea. In: *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Dordrecht: Springer Sci. & Busin. Med. Pp. 711–730.
- Berov D., Ballesteros E., Sales M., Verlaque M. 2015. Reinstatement of species rank for *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (*Sargassaceae*, *Phaeophyceae*). *Cryptogamie, Algologie*. 36(1): 65–80.
- Black Sea Red Data Book*. 1999. Ed. H.J. Dumont. New York: Unit. Nat. Office Project Services. 413 p.
- Black Sea Red Data List*. 1997. URL: <http://www.grid.unep.ch/bsein/redbook/about/datalist.htm> (searched on 15.07.2020).
- Bologa A.S., Sava D. 2006. Progressive decline and present trend of Romanian Black Sea macroalgal flora. *Cer. Mar.* 36: 31–60.
- Bruno de Sousa C., Cox C.J., Brito L., Pavão M.M., Pereira H., Ferreira A., Ginja C., Campino L., Bermejo R., Parente M., Varela J. 2019. Improved phylogeny of brown algae *Cystoseira* (*Fucales*) from the Atlantic-Mediterranean region based on mitochondrial sequences. *PloS One*. 14(1): e0210143.
- Draisma S.G.A., Ballesteros E., Rousseau F., Thibaut T. 2010. DNA sequence data demonstrate the polyphyly of the genus *Cystoseira* and other *Sargassaceae* genera (*Phaeophyceae*). *J. Phycol.* 46: 1329–1345.
- Electronic Supplement to: Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A. 2019. Macrophytes of the marine water areas of the nature reserves in the Crimean Peninsula (Black Sea and*

- Azov Sea). *Algologia*. 2019. 29(3). 7 p. https://algologia.co.ua/pdf/29/3/alg-2019-29-3-322_supp.pdf (accessed 15.07.2020).
- Fabbriizzi E., Scardi M., Ballesteros E., Benedetti-Cecchi L., Cebrian E., Ceccherelli G., De Leo F., Deidun A., Guarnieri G., Falace A., Fraissinet S., Giommi C., Mačić V., Mangialajo L., Mannino A. M., Piazzì L., Ramdani M., Rilov G., Rindi L., Rizzo L., Sarà G., Souissi J. B., Taskin E., Fraschetti S. 2020. Modeling Macroalgal Forest Distribution at Mediterranean Scale: Present Status, Drivers of Changes and Insights for Conservation and Management. *Front. Mar. Sci.* 7: 1–18.
- Global Strategy for Plant Conservation: 2011–2020*. 2012. Bot. Gardens Cons. Int. Richmond, UK. 40 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2019. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway.
- Interpretation Manual of European Union Habitats. EUR 27*. 2007. Eur. Commis, DG Environ. Brussels. 144 p.
- Orellana S., Hernández M., Sansón M. 2019. Diversity of *Cystoseira sensu lato* (Fucales, *Phaeophyceae*) in the eastern Atlantic and Mediterranean based on morphological and DNA evidence, including *Carpodesmia* gen. emend. and *Treptacantha* gen. emend. *Europ. J. Phycol.* 54(3): 447–465.
- Orfanidis S. 1991. Temperature Responses and Distribution of Macroalgae Belonging to the Warm-temperate Mediterranean-Atlantic Distribution Group. *Bot. Mar.* 34(6): 541–552.
- Panin N., Popescu I. 2007. The Northwestern Black Sea: climatic and sea-level changes in the late quaternary. In: *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag Springer. Pp. 387–404.
- Proposal for a Council Decision COM*. 2009. Brussels, 26.10.2009. <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:52009PC0585&from=EN>. 13 p. (accessed 15.07.2020)
- Roberts M. 1978. Active speciation in the taxonomy of the genus *Cystoseira* C.Ag. In: *Modern approaches to the taxonomy of Red and Brown Algae*. 10. Syst. Assoc. Spec. London: Acad. Press. Pp. 399–422.
- Ryan W.B., Pitman III W.C., Major C.O., Shimkus K., Moskalenko V., Jones G.A., Dimitrov P., Görür N., Sakinç M., Yüce H. 1997. An abrupt drowning of the Black Sea shelf. *Mar. Geol.* 138(1–2): 119–126.
- Yanko-Hombach V.V. 2006. Controversy over Noah's Flood in the Black Sea: geological and foraminiferal evidence from the shelf. In: *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Dordrecht: Springer Sci. & Busin. Med. Pp. 149–204.

Підписала до друку Г.Г. Мінічева

REFERENCES

- Afanasyev D.F., Korpakova I.G., Barabashin T.O., Edetsky B.D. 2009. Periphyton of artificial reefs in the Sea of Azov Temryuk Bay. *Zashchita okruzhayushchey sredy v neftegazovom komplekse*. (11): 18–731.
- Baghdadli D., Tremblin G., Pellegrini M., Coudret A. 1990. Effects of environmental parameters on net photosynthesis of a free-living brown seaweed, *Cystoseira barbata* forma *repens*: determination of optimal photosynthetic culture conditions. *J. Appl. Phycol.* 2(3): 281–287. <https://doi.org/10.1007/bf02179786>
- Balabanov I.P. 2006. In: *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Dordrecht: Springer Sci. & Busin. Med. Pp. 711–730.

- Berov D., Ballesteros E., Sales M., Verlaque M. 2015. Reinstatement of species rank for *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (*Sargassaceae*, *Phaeophyceae*). *Cryptogamie. Algologie*. 36(1): 65–80. <https://doi.org/10.7872/crya.v36.iss1.2015.65>
- Black Sea Red Data Book*. 1999. Ed. H.J. Dumont. New York: Unit. Nat. Office Project Services. 413 p.
- Black Sea Red Data List*. 1997. URL: <http://www.grid.unep.ch/bsein/redbook/about/datalist.htm> (searched on 15.07.2020).
- Bologa A.S., Sava D. 2006. Progressive decline and present trend of Romanian Black Sea macroalgal flora. *Cer. Mar.* 36: 31–60.
- Bruno de Sousa C., Cox C.J., Brito L., Pavão M.M., Pereira H., Ferreira A., Ginja C., Campino L., Bermejo R., Parente M., Varela J. 2019. Improved phylogeny of brown algae *Cystoseira* (*Fucales*) from the Atlantic-Mediterranean region based on mitochondrial sequences. *PloS One*. 14(1): e0210143. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210143>
- Chepalyga A.L. 2002. In: *Dynamics of terrestrial landscape components and inland and marginal seas of Northern Eurasia during the last 130 000 years. Atlas-monograph "Evolution of landscapes and climates of Northern Eurasia. Late Pleistocene – Holocene – elements of prognosis. II. General paleogeography"*. II. General paleogeography. Moscow: GEOS. Pp. 170–182. [Rus.]
- Dikarev V.A. 2011. About the Phanagorian Regression of the Black Sea. *Vestn. Mosk. un-ta*. Ser. 5: Geography. 1: 35–40.
- Draisma S.G.A., Ballesteros E., Rousseau F., Thibaut T. 2010. DNA sequence data demonstrate the polyphyly of the genus *Cystoseira* and other *Sargassaceae* genera (*Phaeophyceae*). *J. Phycol.* 46: 1329–1345. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00891.x>
- Ecological atlas of Sea of Azov*. 2011. Ed. G.G. Matishov. Rostov-on-Don: UNC RAN Press. 328 p. [Rus.]
- Electronic supplement to: Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A.* 2019. Macrophytes of the marine water areas of the nature reserves in the Crimean Peninsula (Black Sea and Azov Sea). *Algologia*. 2019. 29(3): 1–7. https://algologia.co.ua/pdf/29/3/alg-2019-29-3-322_supp.pdf (accessed 15.07.2020)
- Fabbrizzi E., Scardi M., Ballesteros E., Benedetti-Cecchi L., Cebrian E., Ceccherelli G., De Leo F., Deidun A., Guarnieri G., Falace A., Fraissinet S., Giommi C., Mačić V., Mangialajo L., Mannino A. M., Piazzi L., Ramdani M., Rilov G., Rindi L., Rizzo L., Sarà G., Souissi J. B., Taskin E., Fraschetti S. 2020. Modeling Macroalgal Forest Distribution at Mediterranean Scale: Present Status, Drivers of Changes and Insights for Conservation and Management. *Front. Mar. Sci.* 7: 1–18. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00020>
- Fedosov M.V., Vinogradova E.V. 1955. The main features of hydrochemical regime of the Azov Sea. *Trudy VNIRO*. 31(16): 9–55.
- Global Strategy for Plant Conservation: 2011–2020*. 2012. Richmond, UK: Bot. Gardens Conserv. Int. 40 p.
- Gromov V.V. 1999. In: *Contemporary development of estuarine ecosystems on example of the Azov Sea*. Apatity: KSC RAS Publ. Pp. 130–166. [Rus.]
- Gromov V.V. 2000. In: *Invasive species in the European seas of Russia: Proc. sci. sem.* (Murmansk, 27–28 Jan., 2000). Murmansk. Pp. 31–32. [Rus.]
- Gromov V.V. 2012. Aquatic and Coastal Vegetation of the Northern and Western Coast of the Azov Sea. *J. Sib. Fed. Univ. Ser. Biology*. 5(2): 121–137.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2019. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (searched on 15.07.20)
- Interpretation Manual of European Union Habitats. EUR 27*. 2007. Brussels: Eur. Commis., DG Environ. 144 p.

- Kalugina-Gutnik A.A. 1975. *Phytobenthos of the Black Sea*. Kiev: Naukova Dumka Press. 248 p. [Rus.]
- Knipovich N.M. 1938. *Hydrology of the seas and brackish waters (as applied to the extraction of marine resources)*. Moscow, Leningrad: Pishchepromizdat. 514 p. [Rus.]
- Kovaleva G.V. Biostratigraphy of the Holocene deposits of the Azov Sea based on the results of diatom analysis. *Voprosy sovremen. algologii*. 20: 215–219.
- Lisovskaya O.A., Stepanian O.V. 2009. Diversity of macroalgae of Taman Peninsula coast (Russia) in summer. *Algologia*. 14(4): 341–348.
- Maslov I.I. 2004. Phytobenthos of some reserved and natural aquatic complexes of the Azov Sea. *Sbornik nauch. trudov Nikit. bot. sada*. 123: 68–75.
- Matishov G.G., Dyuzhova K.V., Kovaleva G.V., Pol'shin V.V. 2016. New data on sedimentation and biostratigraphy of ancient and new azov deposits (Sea of Azov). *Dokl. Akademii nauk*. 467(4): 463–467.
- Matishov G.G., Pol'shin V.V., Titov V.V., Sheverdyayev I.V. 2019. Holocene history of the Sea of Azov shelf. *Nauka yuga Rossii*. 15(1): 42–53.
- Murina V.V., Evstigneeva I.K., Grintsov V.A., Lisitskaja E.V., Kovrigina N.P., Chekmeneva N.I., Bogdanova T.A., Tankovskaja I.N. 2006. Study of biodiversity of the coastal water area of kazantip nature reserve and its locality. *Sbornik nauch. trudov Nikit. bot. sada*. 126: 295–305.
- Nabozhenko M.V. 2013. Reconstruction and dynamics of bivalves taxocenoses (Mollusca: Bivalvia) of the Sea of Azov in Late Holocene in connection with change of salinity. *Trudy ZIN RAN (Appl.)*. 3: 182–191.
- Orellana S., Hernández M., Sansón M. 2019. Diversity of *Cystoseira sensu lato* (Fucales, Phaeophyceae) in the eastern Atlantic and Mediterranean based on morphological and DNA evidence, including *Carpodesmia* gen. emend. and *Treptacantha* gen. emend. *Eur. J. Phycol.* 54(3): 447–465. <https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1590862>
- Orfanidis S. 1991. Temperature Responses and Distribution of Macroalgae Belonging to the Warm-temperate Mediterranean-Atlantic Distribution Group. *Bot. Mar.* 34(6): 541–552. <https://doi.org/10.1515/botm.1991.34.6.541>
- Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. 2010. Biogeography of algae of Ukraine, its features, problems and prospects. *Algologia*. (20)3: 253–280.
- Panin N., Popescu I. 2007. In: *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Berlin, Heidelberg: Springer Sci. & Business Media. Pp. 387–404.
- Pavlidis Yu.A., Nikiforov S.L. 2007. *The situation of morpholithogenesis in the coastal zone of the World Ocean*. Moscow: Nauka. 455 p. [Rus.]
- Proposal for a Council Decision COM*. 2009. Brussels, 26.10.2009. <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:52009PC0585&from=EN>. 13 p. (accessed 15.07.2020)
- Roberts M. 1978. In: *Modern approaches to the taxonomy of Red and Brown Algae*. Vol. 10. Syst. Assoc. Spec. London: Acad. Press. Pp. 399–422.
- Ryan W.B., Pitman III W.C., Major C.O., Shimkus K., Moskalenko V., Jones G.A., Dimitrov P., Gortür N., Sakinç M., Yüce H. 1997. An abrupt drowning of the Black Sea shelf. *Mar. Geol.* 138(1–2): 119–126.
- Sadogurskiy S.Ye. 2001. Macrophytobenthos of soft soils near Cape Zyuk (The Sea of Azov). *Bull. Nikit. bot. sada*. 84: 48–52.
- Sadogurskiy S.Ye. 2007. To the study of macrophytobenthos at the coasts of Karalarskaya steppe (Crimea, Azov Sea). *Zapovid. sprava v Ukraini*. 13(1–2): 10–25.
- Sadogurskiy S.Ye. 2014. Macrophytobenthos at the coasts of Osovinskaya Steppe (Azov Sea – Kerch strait, Ukraine). *Algologia*. 24(1): 75–93. <https://doi.org/10.15407/alg24.01.075>

- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V. 2000. To the study of macroalgae of Arabatsky Bay (Azov Sea). *Zapovid. sprava v Ukraini*. 6(1–2): 16–20.
- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V. 2003. Contemporaneous state of macrophytobenthos in Kazantip Nature Reserve (Azov Sea). *Zapovid. sprava v Ukraini*. 9(1): 10–25.
- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V. 2004. To description of macrophytobenthos of south coast of Azov Sea (Crimea). *Sbornik nauch. trudov Nikit. bot. sada*. 123: 76–84.
- Sadogurskiy S.Ye., Sadogurskaya S.A. 2012. Phytobenthos in the area of the Cape Tarkhan (Azov Sea): its modern state and the ways of preservation. *Zapovid. sprava v Ukraini*. 18(1–2): 12–20.
- Sadogurskiy S.Ye., Sadogurskaya S.A. 2013. Phytobenthos in the area of the cape Khrony (Azov Sea – Kerch Strait): its modern state and the ways of preservation. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*. 8: 3–16.
- Sadogurskaya S.A., Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V. 2006. Annotated list of phytobenthos of the Kazantip Nature Reserve. *Sbornik nauch. trudov Nikit. bot. sada*. 126: 190–208.
- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A. 2019. Macrophytes of the marine water areas of the nature reserves in the Crimean Peninsula (Black Sea and Azov Sea). *Algologia* 29(3): 322–351. <https://doi.org/10.15407/alg29.03.322>
- Stepanyan O.V. 2020. Brown algae of the genus *Cystoseira* in the Sea of Azov: settling or expansion of the range? *Ros. J. Biol. Invaz.* 2: 112–119.
- Volkov L.I. 1940. Materials to the flora of the Azov Sea. *Trudy Rostov. obl. biol. obshch.* 4: 114–137.
- Yanko-Hombach V.V. 2006. In: *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Dordrecht: Springer Sci. & Busin. Med. Pp. 149–204.
- Zenkovich, V.P. 1958. *Coast of the Black and Azov seas*. Moscow: Geografiz. [Rus.]
- Zvyagintsev A.Yu., Ivin V.V., Kashin I.A., Begun A.A., Gorodkov A.N. 2012. Nonindigenous species in the Far-Eastern Marine State Natural Biospheric Reserve. *Izv. TINRO*. 170: 60–81.

Sadogurskiy S.Yu.¹, Sadogurska S.S.², Belich T.V.¹, Sadogurskaya S.O.¹ 2020. **Distribution of *Cystoseira* s. l. species in the Sea of Azov.** *Algologia*. 30(4): 359–381.

¹Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center,
Nikita Vil., Yalta 98648

²M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

The information on distribution of the *Cystoseira* s. l. species in the Sea of Azov (SA) is presented based on the results of our own research and literature data. It is shown that the first record was made 100 years ago at Cape Khroni and at the Kazantyp Peninsula (Crimean coast). Currently, 22 reports from 18 sites have been registered along the Southern coast of the SA (17 along the Crimean coast and one at the Taman Peninsula). *Treptacantha barbata* (Stackh.) Orellana et Sansón (= *Cystoseira barbata* (Stackh.) C.Agardh) is the most widespread of the two species (17 sites). It forms dense communities with a biomass of 1.5–3.5 kg/m². *Carpodesmia crinita* (Duby) Orellana et Sansón (= *Cystoseira crinita* Duby) was found in a small number only at two locations. It was found that the modern boundaries of the Azov fragment of the *Cystoseira* s. l. distribution range coincide with the boundaries of the Pre-Strait area of the SA, where salinity significantly

higher, than in other areas. The distribution range has a linear configuration: it covers the Crimean coast from Cape Krasny Kut in the west to Cape Khroni in the east; is interrupted by the open water area of the Kerch Strait, and continues further on the Taman coast from Cape Achilleion to Cape Pekly. Outside the specified area, *Cystoseira* s. l. do not occur even if hard substrates are present. This shows, that salinity is limiting factor for the distribution of *T. barbata* and *C. crinita* in SA. In the past the system of marginal seas of the Mediterranean basin (to which SA also belongs) went through a series of transgressive and regressive phases. As a result, the boundaries, ecological conditions, and composition of biota have been changed several times in the entire basin and in its individual parts. The assumption was made that in the past *Cystoseira* s. l. species several times settled in the modern boundaries of the SA. The last invasion into the Pre-Strait area of SA (and inhabiting it up to the present time) should have happened in the Late Holocene 3.4–3.1 thousand years ago. Further alternation of regressions and transgressions, certainly, was accompanied by fluctuations of the distribution range boundaries, which either receded from the SA to the Kerch Strait, or again came back to its southern shores. At present, they can also fluctuate to a limited extent, following the salinity fluctuations. It is mostly relevant to the Crimean coast, where hard substrates are widespread. Considering the continuing salinization of the SA due to the climatically caused decrease in river runoff, the spread of *Cystoseira* s. l. species is possible on the Akmonay coast up to the top of the Arabat Bay. All this does not allow us to classify them as alien species in SA. However, in SA under modern conditions, the sustainable vegetation of the *Cystoseira* s. l. species with the formation of dense communities at a considerable distance from the Pre-Strait area is impossible. This must be taken into account when artificial reefs are installed and conservation strategies are developed.

Key words: Sea of Azov, macrophytobenthos, distribution, *Carpodesmia crinita*, *Cystoseira* s. l., *Treptacantha barbata*