

УДК 581.552(262.54)

ВЛИЯНИЕ *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753 И *ZOSTERA NOLTEI* HORNEMANN, 1832 (ALISMATALES: MONOCOTS) НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МАКРОФИТОБЕНТОСА ТАМАНСКОГО ЗАЛИВА АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2022 г. Д. Ф. Афанасьев^{1, 2, *}, Е. Г. Сушкова¹, В. В. Акатов³

¹Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“АзНИИРХ”), Ростов-на-Дону 344002, Россия

²Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону 344000, Россия

³Майкопский государственный технологический университет, Майкоп 385000, Россия

*e-mail: afanasiev_d_f@azniirh.ru

Поступила в редакцию 28.04.2021 г.

После доработки 26.11.2021 г.

Принята к публикации 27.01.2022 г.

На основании анализа данных, полученных в результате обработки проб макрофитобентоса, определены видовое богатство и состав сообществ *Zostera marina* и *Z. noltei* в Таманском заливе Азовского моря. Показано, что между степенью доминирования этих видов и видовым богатством сообществ на площади 0.25 м² наблюдалась отрицательная статистически значимая, но слабая связь, которую можно объяснить на основе теории энергетики видов. Если суммарная биомасса сопутствующих видов на однородных участках была приблизительно одинаковой, то число видов, произраставших на крупных участках сообществ с высокой степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei*, было не меньше, чем на небольших участках с низкой степенью доминирования данных zostер. Сходство (различие) видового состава сообществ с высокой и низкой степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* было примерно одинаковым. Встречаемость большей части видов макроводорослей почти не зависела от плотности произрастания zostер, и лишь для нескольких видов, таких как харовые водоросли *Lamprothamnium papulosum* и *Chara baltica*, зеленая водоросль-эндемик *Ulva maeotica* и желто-зеленая водоросль *Vaucheria dichotoma*, рост степени доминирования zostер мог представлять определенную опасность.

Ключевые слова: *Zostera marina*, *Zostera noltei*, степень доминирования, видовое богатство, теория энергетики видов, фитобентос, Таманский залив, Азовское море

DOI: 10.31857/S0134347522030020

Доминанты считаются одним из наиболее важных факторов, влияющих на видовое богатство растительных сообществ (Hillebrand et al., 2008). Однако знания об этом аспекте организации растительного покрова все еще остаются неопределенными, в том числе потому, что механизм воздействия доминантов в сообществах разных типов может существенно различаться (Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014).

Для оценки степени доминирования (*D*) используется индекс доминирования Бергера–Паркера, который выражает относительную значимость наиболее обильного вида (Berger, Parker, 1970). В соответствии с теорией энергетики видов (species-energy theory) (Wright, 1983; Srivastava, Lawton, 1998), чем выше доля биомассы доминирующего вида от общей биомассы биологического

сообщества, тем меньше ресурсов остается другим (сопутствующим) видам, ниже их суммарная биомасса и плотность особей, а также вероятность того, что эти особи принадлежат многим видам. Такой механизм воздействия доминантов предполагает неизбирательное (случайное) вытеснение других видов, результатом которого может быть существенное снижение встречаемости сопутствующих видов. Однако любой из сопутствующих видов может оказаться на любом участке сообщества с участием доминанта. Это означает, что на площадях, включающих примерно равную суммарную биомассу сопутствующих видов, участки растительных сообществ с разной степенью доминирования должны содержать примерно равное число сопутствующих видов.

Однако доминирующие виды растений могут влиять на сопутствующие виды и другими способами, например, путем аллелопатии или трансформации экотопа (Работнов, 1983; Онипченко, 2013). В этом случае более уязвимые к такому воздействию виды при усилении позиции доминантов могут полностью исчезнуть на больших по площади участках растительных сообществ. Причем, если доминанты оказывают более сильное влияние на широко распространенные виды, то рост доминирования приводит к снижению видового сходства между растительными сообществами, расположенными в разных местообитаниях, и, как следствие, к росту β -разнообразия. Если же к этому фактору менее устойчивы относительно редкие виды, то возникает обратная ситуация.

Как правило, чем суровее условия среды и ниже продуктивность сообществ, тем слабее негативное влияние доминантов на другие виды (Hughes, 2010; Акатов и др., 2019а, 2019б). При этом в сообществах экстремальных местообитаний, как наземных, так и водных (донных морских), часто проявляются положительные взаимоотношения между растениями. В таких фитоценозах деградация популяций доминирующих видов часто ведет не к росту, а к снижению видового богатства (см. обзоры: Hughes, 2010; Онипченко, 2013; Templado, 2014; Ellison, 2019).

Азовское море характеризуется низкой и нестабильной соленостью (5–15‰), мелководностью, преобладанием илисто-песчаных грунтов и значительной мутностью воды. Такие условия неблагоприятны для формирования сообществ макрофитобентоса, которые имеют здесь ограниченное распространение и встречаются преимущественно в Керченском проливе, а также в бухтах и заливах Керченского и Таманского полуостровов. Основные доминанты этих сообществ — цветковые растения *Zostera marina* Linnaeus, 1753 и *Z. noltei* Hornemann, 1832 (Афанасьев, Корпакова, 2008), которые составляют большую долю биомассы макрофитобентоса. Можно предположить, что они существенно влияют на видовое и ценотическое разнообразие бентосного растительного сообщества. Однако в литературе информация об этом практически отсутствует.

Цель настоящей работы — показать, насколько тесная связь существует между степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* и видовым богатством макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря, а также можно ли объяснить эту связь на основе теории “species-energy”; определить, различается ли общее число сопутствующих видов растений в группах проб с разной степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei*, но приблизительно равной суммарной биомассой сопутствующих

видов; выяснить, как доминирование *Z. marina* и *Z. noltei* влияет на степень видового сходства между растительными сообществами, расположенными в разных местообитаниях (β -разнообразие) Таманского залива Азовского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методы сбора материала

В основу работы положены результаты анализа данных, полученных в ходе обработки 165 проб макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря, отобранных в июле 2020 г. на шести однородных участках сообществ с доминированием или участием *Zostera marina* и *Z. noltei*. Координаты района работ: 44°65.150′–44°80.786′ N, 37°37.065′–37°77.264′ E (рис. 1). Участки были расположены следующим образом: 1 — пос. Сенной, глубина 0.5 м; 2 — пос. Сенной, глубина 2.0 м; 3 — пос. Тамань, глубина 0.5 м; 4 — пос. Тамань, глубина 2.0 м; 5 — пос. Гаркуша, глубина 0.5 м; 6 — пос. Гаркуша, глубина 2.0 м. В пределах выбранных участков было заложено по 25–30 площадок размером 0.5 × 0.5 м. Одни из них были расположены регулярным способом в виде 1–2 трансект, включавших по 10 площадок; другие — сериями по 5–15 площадок на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с высоким и низким суммарным проективным покрытием зостер, которое оценивали визуально. Макрофиты из каждой рамки помещали в отдельный газовый мешок. Затем каждую пробу разбирали по видам, и после осушения фильтровальной бумагой растения каждого вида взвешивали (Minicheva et al., 2014). Водоросли идентифицировали, используя имеющиеся определители (Зинова, 1967; Green seaweeds..., 2007), с учетом новейших номенклатурных изменений (Guiry, Guiry, 2021). Номенклатура водорослей и высших водных растений приведена по Algaebase (Guiry, Guiry, 2021).

Методы анализа фактического материала

Для каждой пробы (площадки) рассчитывали общую сырую биомассу макрофитов на 0.25 м² (W), суммарную биомассу *Z. marina* и *Z. noltei* (W_C) и степень доминирования зостер ($D = W_C/W$), а также число (S_S) и суммарную биомассу ($W_S = W - W_C$) сопутствующих видов макрофитов на 0.25 м².

Используя коэффициент корреляции Пирсона и регрессионный анализ, для всех проб оценивали характер (знак) и степень связи между значениями D и S_S , D и W_S , W_S и S_S , а также между D и S_r , где S_r — доля вариации переменной S_S , необъясненная с помощью уравнения регрессии между S_S и W_S (отклонения её фактических значений от

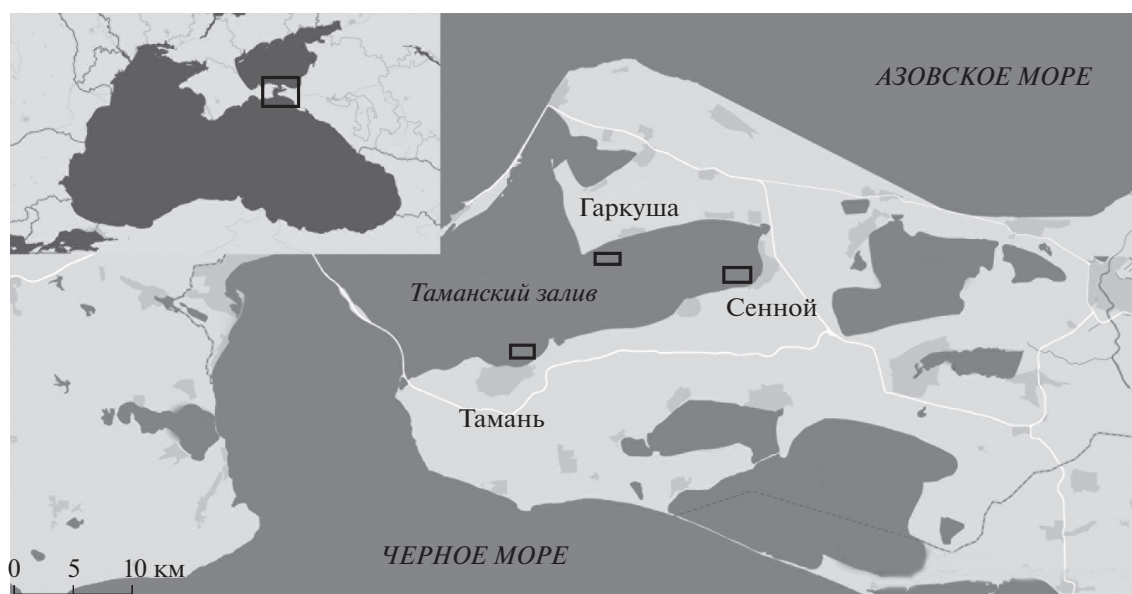


Рис. 1. Карта-схема района исследований (квадратом и прямоугольниками выделены участки работ).

значений, рассчитанных на основе уравнения регрессии). При оценке исходили из того, что при существенном отрицательном воздействии *Z. marina* и *Z. noltei* на видовое богатство макрофитобентоса, которое можно будет объяснить на основе гипотезы “species-energy”, следует ожидать, что связь между значениями D и S_s , а также D и W_s будет существенной отрицательной, между W_s и S_s — существенной положительной, а связь между значениями D и S_r будет отсутствовать.

Пробы ранжировали по степени доминирования зостер (от низкой к высокой) и разделили на четыре группы со сходными значениями D : 0.25–0.53 (8 проб), 0.54–0.83 (11 проб), 0.84–0.91 (20 проб) и 0.92–0.99 (90 проб) с суммарной биомассой сопутствующих видов в каждой группе около 1000 г. Значимость различия средних значений S_s в группах проб с разным значением D оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Статистическую значимость различия соотношений числа видов, обнаруженных и не обнаруженных в группах проб в целом, оценивали, используя критерий χ^2 .

Видовое сходство между всеми исследованными участками (6) рассчитывали отдельно для групп проб с наиболее низкой и наиболее высокой D (по 10 проб в каждой группе). Использовали коэффициент сходства Сьеренсена $Ks = 2C/(A + B)$, где A и B — число видов в 10 пробах с наиболее низкой (или наиболее высокой) D , отобранных на сравниваемых участках; C — общее число видов в группах проб сравниваемых участков. Предполагается, что чем ниже значения коэффициента

сходства, тем выше степень различия сообществ по видовому составу. Для оценки значимости различия между значениями сходства для сообществ с низкой и высокой D использовали метод однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), а также непараметрический W -критерий Вилкоксона (Wilcoxon Rank Sum Test). Для визуализации паттернов сходства описаний использовали метод многомерного шкалирования (MDS-ординация). Ординацию проводили на основании данных по присутствию-отсутствию видов в пробах. При создании матрицы сходства использовали индекс Брея–Кертиса. Статистическую обработку результатов и их визуализацию проводили с помощью программных пакетов PAST 3.16 (Hammer, 2012), Statistica 6.0, Primer 5 и MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в исследованных фитоценозах с участием зостер определено 36 видов макрофитов (N_s), в том числе 4 вида высших растений (Magnoliophyta), 15 видов красных водорослей (Rhodophyta), 13 — зеленых (Chlorophyta), 2 вида — харовых (Charophyta), а также по одному виду бурых (Ochrophyta, Phaeophyceae) и желто-зеленых (Ochrophyta, Xanthophyceae) водорослей.

Согласно результатам анализа, сообщества макрофитобентоса с доминированием или участием *Zostera marina* и *Z. noltei* характеризуются невысоким локальным видовым богатством, число сопутствующих видов в пробе варьирует от 1 до 10 (в среднем 4.5 вида). Между степенью доминирования зостер и числом сопутствующих видов

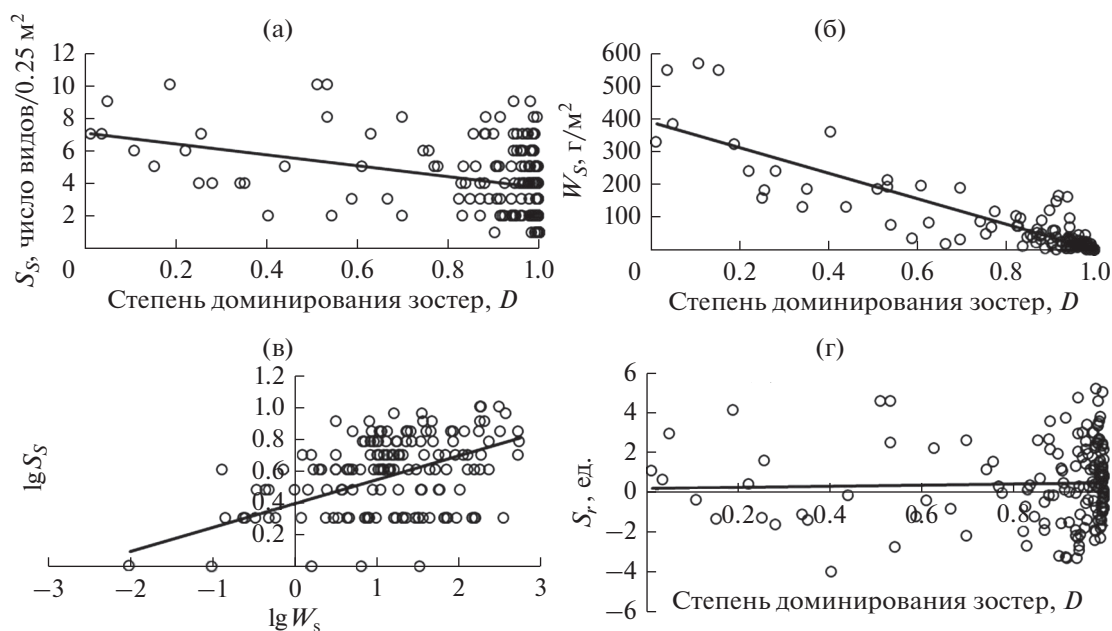


Рис. 2. Соотношение между (а) степенью доминирования зостер (D) и видовым богатством на участках фитоценозов 0.25 м^2 (S_S); (б) степенью доминирования зостер (D) и суммарной биомассой сопутствующих видов (W_S); (в) суммарной биомассой сопутствующих видов ($\lg W_S$) и видовым богатством ($\lg S_S$); (г) степенью доминирования зостер (D) и отклонениями фактических значений S_S от рассчитанных на основе уравнения регрессии между S_S и W_S .

макрофитов наблюдается слабая отрицательная, но статистически значимая связь: фитоценозы с низкими значениями D характеризуются относительно высоким видовым богатством, а в фитоценозах с высокой степенью доминирования зостер значения S_S варьируют в широких пределах. Между D и W_S наблюдается сильная отрицательная связь, а между $\lg W_S$ и $\lg S_S$ — умеренная положительная, между D и S_r связь отсутствует (рис. 2, табл. 1). Таким образом, чем выше степень доминирования зостер, тем ниже средняя биомасса и видовое богатство сопутствующих видов. Однако после исключения влияния на S_S параметра W_S связь между D и S_S исчезает.

Анализ данных по четырем группам проб с разными значениями D , но приблизительно равной суммарной биомассой сопутствующих видов показал, что пробы с разной степенью доминирования зостер характеризуются разным средним видовым богатством на площади 0.25 м^2 , чем выше D , тем ниже средние для групп значения S_S (табл. 2). Однако статистически значимо это различие только для групп проб с наименьшей и наибольшей степенью доминирования зостер (ANOVA, $F_{3,94} = 5.99$, $p = 0.05$). Очевидно, что общее видовое богатство группы проб с наиболее низкой степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* (N_S) не выше, чем в других группах (табл. 2).

Таблица 1. Соотношения между анализируемыми параметрами в сообществах макрофитобентоса с разным участием *Zostera marina* и *Zostera noltei* (Таманский залив, количество проб $n = 165$)

Соотношение	Регрессионная модель	Коэффициент корреляции Пирсона, r^*
S/D	$S_S = -3.36D + 7.11$	-0.343^*
W_S/D	$W_S = -386.91D + 390.56$	-0.983^*
$\lg S_S/\lg W_S$	$\lg S_S = 0.15 \lg W_S + 0.40$	0.572^*
S_r/D	$S_r = 0.28D + 0.18$	0.033

*Значимость $P < 0.001$.

Примечание. D — степень доминирования видов зостеры; S_S — число сопутствующих видов макрофитов на площади 0.25 м^2 ; W_S — суммарная биомасса сопутствующих видов; S_r — доля вариации переменной S_S , не объясненная с помощью уравнения регрессии между S_S и W_S .

Таблица 2. Общая характеристика выделенных групп проб макрофитобентоса Таманского залива с разным участием *Zostera marina* и *Zostera noltei*

Характеристика выделенных групп	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4
Число проб в группе (<i>n</i>)	8	11	20	90
Степень доминирования зостер (<i>D</i>)*	$\frac{0.37 \pm 0.04}{0.25-0.53}$	$\frac{0.69 \pm 0.03}{0.54-0.83}$	$\frac{0.87 \pm 0.01}{0.84-0.91}$	$\frac{0.98 \pm 0.01}{0.92-1.00}$
Встречаемость <i>Zostera noltei</i> / <i>Zostera marina</i> , %	100/0	72.7/27.3	80.0/45.0	95.6/56.7
Среднее число сопутствующих видов на 0.25 м ² (<i>S_S</i>)	5.8 ± 0.8	4.5 ± 0.6	4.7 ± 0.4	3.9 ± 0.2
Общее число сопутствующих видов (<i>N_S</i>)	19	21	21	24

*Над чертой — средние значения, под чертой — диапазон значений.

Более того, самое высокое значение *N_S* наблюдается в группе проб с наибольшими значениями *D*. Однако различие между значениями *N_S* в этой группе и в группе проб с наиболее низкими значениями *D* не является значимым ($\chi^2 = 3.13, p < 0.05$).

По отношению сопутствующих видов фитобентоса к степени доминирования зостер выделены 4 группы (табл. 3). Первая группа (10 видов или 29% от общего числа сопутствующих видов) — виды, частота встречаемости которых мало различается на участках с разной плотностью произрастания зостер; они не имеют явных предпочтений в уровне доминирования зостер, большинство из них способны вегетировать как эпифиты на разных доминантах и как свободноплавающие формы, а также могут произрастать на других субстратах.

Ко второй группе (6 видов или 18%) относятся виды, встречаемость которых существенно выше в разреженных зарослях зостер. В основном это растения с ограниченным ареалом, встречающиеся преимущественно в Таманском заливе; они избегают плотного травостоя зостер, вероятно, конкурируя с ними за топические и трофические ресурсы. Среди них харовые *Lamprothamnium papulosum* (Wallroth) Groves 1916 и *Chara baltica* (Hartman) Bruzelius 1824, зеленая водоросль-эндемик *Ulva maeotica* (Proshkina-Lavrenko) Tsarenko 2011 и желто-зеленая водоросль *Vaucheria dichotoma* (Linnaeus) Martius 1817. Оба вида харовых водорослей, отрицательно реагирующих на уплотнение зарослей зостер, отмечены только у пос. Сенной на глубине 0.4–1.0 м (рис. 3).

К макрофитам, частота встречаемости которых возрастает по мере увеличения плотности произрастания *Z. noltei* и *Z. marina*, относятся лишь 3 вида, в том числе цветковое растение *Ruppia maritima* Linnaeus 1753 (табл. 3).

Четвертую группу составили виды, встречающиеся в сообществах с участием зостер редко или единично (44% от общего числа сопутствующих

видов); их появление в исследуемых фитоценозах может иметь случайный характер. Например, *Ulva rigida* C. Agardh 1823 массово развивается в эвтрофированных водах, тогда как зостеры таких вод избегают; *Stuckenia pectinata* (Linnaeus) Börner, 1912 предпочитает пресные воды и редко обитает в водах соленостью более 5–7‰, которые предпочитают зостеры. Нет оснований предполагать, что отсутствие видов данной группы в зарослях зостер является результатом конкуренции за пространство и ресурсы. Более вероятно, что это результат разнонаправленной реакции на воздействие других факторов.

Средние значения коэффициента видового сходства Сьеренсена между участками фитоценозов с низкой степенью доминирования *Z. noltei* и *Z. marina* ($D = 0.69 \pm 0.04$) составили 0.49 ± 0.04 , с высокой ($D = 0.99 \pm 0.01$) — 0.56 ± 0.04 . Следовательно, по видовому составу участки сообществ с высокой степенью доминирования несколько более однородны, чем с низкой, однако это различие не является статистически значимым (ANOVA, $F_{4,20} = 1.27, p = 0.05$; Wilcoxon Rank Sum Test, $W_{26} = 27, p = 0.05$).

Ординация проб фитобентоса с низкой и высокой *D* (рис. 4) показала, что в обоих случаях отобранные на разных участках пробы формируют весьма плотные скопления, образуя хорошо различимые группы, расположенные близко друг к другу. Характер распределения проб в поле диаграмм не позволяет сделать вывод о более высокой степени различия видового состава сообществ макрофитобентоса с низкой или высокой степенью доминирования зостер.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно результатам исследования, сообщества макрофитобентоса с относительно высокой степенью доминирования *Zostera marina* и *Z. noltei* как на отдельных пробных площадках, так и в их

Таблица 3. Встречаемость сопутствующих видов в группах проб макрофитобентоса Таманского залива с разным участием *Zostera marina* и *Zostera noltei*

Вид	Встречаемость вида, %			
	группа 1	группа 2	группа 3	группа 4
Сопутствующие виды, частота встречаемости которых не зависит от плотности произрастания доминантных видов				
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing 1843	50.0	63.6	60.0	64.4
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kützing) Kützing 1849	37.5	27.3	30.0	28.9
<i>Chaetomorpha linum</i> (Müller) Kützing 1845	37.5	9.1	20.0	37.8
<i>Cladophora liniformis</i> Kützing 1849	62.5	27.3	25.0	42.2
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth 1806	—	9.1	5.0	4.4
<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby 1830	50.0	9.1	20.0	31.1
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing 1843	12.5	—	30.0	8.9
<i>Cladophora siwaschensis</i> Meyer 1922	25.0	—	20.0	2.2
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus 1753	—	9.1	10.0	12.2
<i>Ulva</i> sp.	12.5	36.4	20.0	6.7
Сопутствующие виды, частота встречаемости которых снижается при увеличении плотности произрастания доминантных видов				
<i>Lamprothamnium papulosum</i> (Wallroth) Groves 1916	50.0	54.5	30.0	3.3
<i>Chara baltica</i> (Hartman) Bruzelius 1824	50.0	36.4	10.0	2.2
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) Wynne 1991	37.5	36.4	30.0	14.4
<i>Vaucheria dichotoma</i> (Linnaeus) Martius 1817	37.5	—	—	1.1
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq 1993	12.5	9.1	—	1.1
<i>Ulva maeotica</i> (Proshkina-Lavrenko) Tsarenko 2011	25.0	18.2	—	1.1
Сопутствующие виды, частота встречаемости которых возрастает при увеличении плотности произрастания доминантных видов				
<i>Vertebrata reptabunda</i> (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs 2017	25.0	9.1	45.0	43.3
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützing 1843	12.5	18.2	45.0	35.6
<i>Ruppia maritima</i> Linnaeus 1753	12.5	9.1	40.0	48.9
Сопутствующие виды, встречающиеся редко или единично				
<i>Acrochaetium</i> sp.	12.5	—	—	—
<i>Stilophora tenella</i> (Esper) Silva 1996	12.5	9.1	—	—
<i>Stuckenia pectinata</i> (Linnaeus) Börner, 1912	—	18.2	—	—
<i>Gracilariopsis longissimi</i> (Gmelin) Steentoft, Irvine & Farnham 1995	—	9.1	—	—
<i>Lophosiphonia obscura</i> (C. Agardh) Falkenberg 1897	—	5.0	1.1	—
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing 1849	—	27.3	—	1.1
<i>Cladophora vadorum</i> (Areschoug) Kützing 1849	—	—	5.0	—
<i>Dasya apiculata</i> (C. Agardh) J. Agardh 1863	—	—	5.0	—
<i>Cladophora dalmatica</i> Kützing 1843	—	—	5.0	—
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh 1823	—	—	5.0	—
<i>Pterothamnion plumula</i> (Ellis) Nägeli 1855	—	—	—	2.2
<i>Polysiphonia</i> sp.	—	—	—	1.1
<i>Floriophyceae</i> indet.	—	—	—	1.1
<i>Ceramium virgatum</i> Roth 1797	—	—	—	1.1
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) Lamouroux 1813 (?)	—	—	—	1.1

Примечание: “—” — вид в пробах не обнаружен.

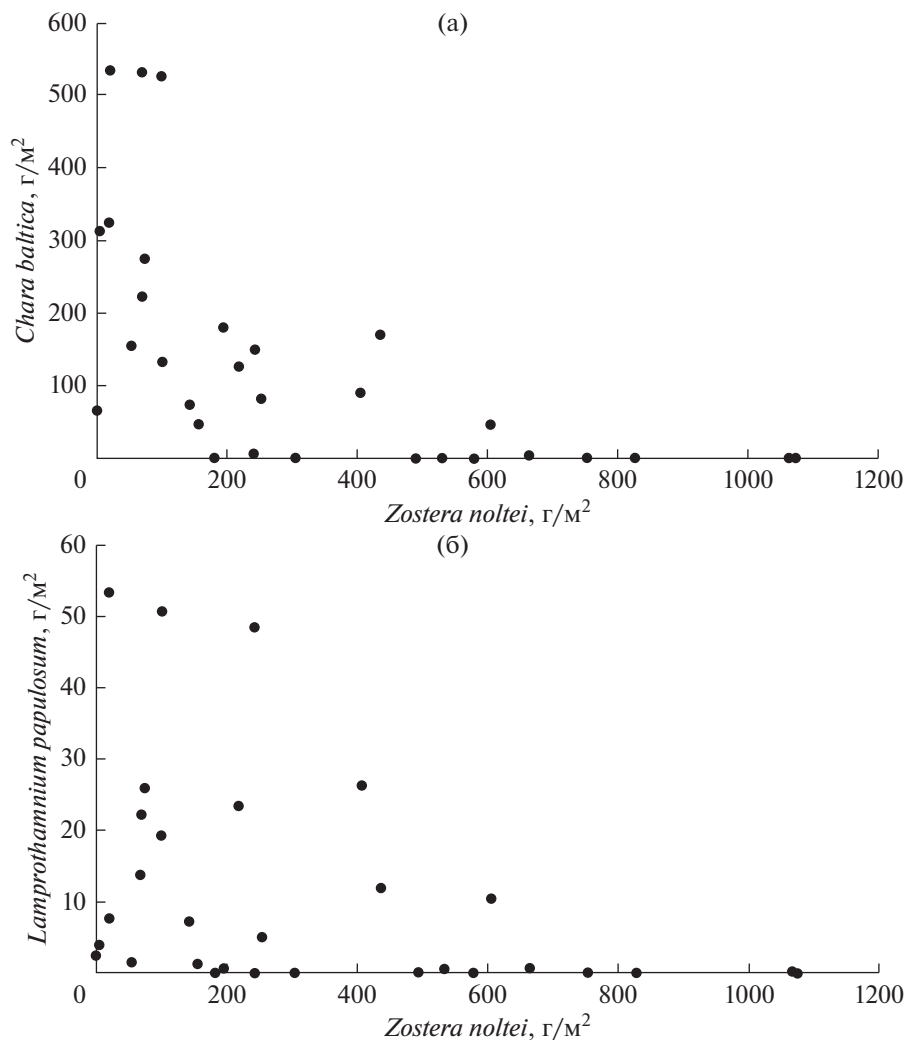


Рис. 3. Влияние биомассы *Zostera noltei* на биомассу харовых водорослей *Chara baltica* (а) и *Lamprothamnium papulosum* (б) на глубине 0.5 м у пос. Сенной Таманского залива.

группах, характеризовались в среднем более низким видовым богатством, чем сообщества с относительно низкой D , но связь между этими параметрами слабая.

Воздействие зостер на сообщества макрофитобентоса в районе исследований на площадках размером 0.25 м^2 можно объяснить на основе теории энергетики видов (Wright, 1983). Доминанты преимущественно неизбирательно вытесняют сопутствующие виды, большинство которых потенциально может произрастать в сообществах с любым участием зостер. Этот вывод подтвержден и результатами сравнения групп проб с разной степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei*, но с приблизительно равной суммарной биомассой сопутствующих видов. Участки растительных сообществ с разной степенью доминирования на площадках, включавших примерно равную сум-

марную биомассу сопутствующих видов, содержали приблизительно равное число таких видов.

Только для 27% видов макроводорослей встречаемость зависела от плотности произрастания *Z. marina* и *Z. noltei*. Разреженные заросли зостер предпочитали 18% видов, большинство из которых характеризуется ограниченным ареалом, поэтому рост доминирования зостер может представлять для них определенную опасность, и лишь у 9% сопутствующих видов макрофитов встречаемость увеличивалась синхронно с таковой зостер.

Степень доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* не оказывала существенного влияния на показатель дифференцированности распределения видов (β -разнообразие) макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря.

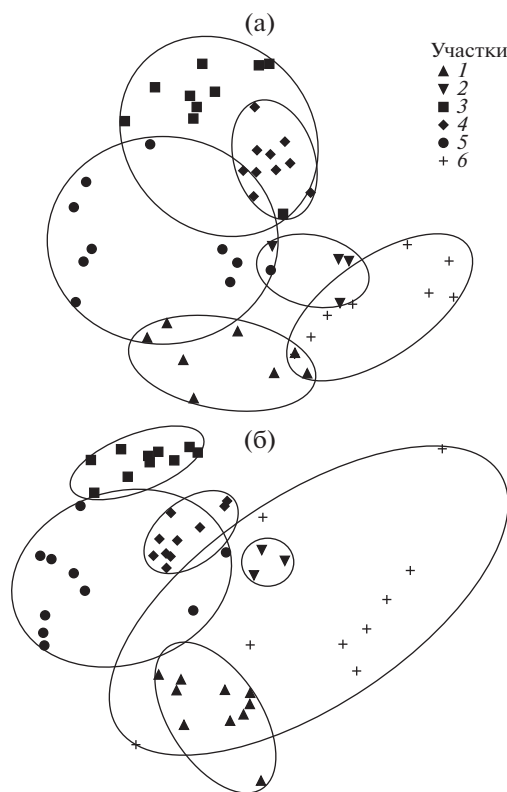


Рис. 4. MDS-ординация проб фитобентоса с высокой (а) и низкой (б) степенью доминирования zostер. Ординацию проводили на основе данных о присутствии/отсутствии видов в пробе. Уровень сходства выделенных групп 55%.

В ранее опубликованных работах приведены аргументы как в пользу, так и против того, что доминирующие виды способны оказывать влияние на видовое богатство не только малых, но и крупных участков растительного покрова (Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Акатов и др., 2020). Однако полезная информация по этой теме ограничена, так как в качестве объектов изучения в основном использовали чужеродные доминанты и/или наземные растительные сообщества, наиболее часто подвергающиеся заселению чужеродными видами. В частности, в обзорах, посвященных воздействию на видовое богатство растительных сообществ инородных доминантов (Powell et al., 2011; Stohlgren, Rejmánek, 2014), показано, что инвазии часто снижают видовое богатство на небольших участках растительных сообществ, однако они редко приводят к региональному вымиранию видов.

Информации о влиянии доминирования морских макрофитов (водорослей и высших растений) на другие виды еще меньше. Наиболее известный пример — инвазия в Средиземное море зеленых водорослей *Caulerpa taxifolia* (Vahl)

C. Agardh 1817 и *C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh 1873, эффективно вытесняющих аборигенные виды макрофитов, в частности *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile 1813 (Ruitton et al., 2005; Montefalcone et al., 2007). Механизмы, с помощью которых это происходит, связаны как с конкуренцией, так и аллелопатией (Meinesz, 2002; Raniello et al., 2007).

Популяции крупной многолетней водоросли *Egregia menziesii* (Turner) Areschoug 1876 на побережье центральной Калифорнии (северо-восточная часть Тихого океана) оказывают локально положительное воздействие на сопутствующие виды макрофитобентоса в менее жестких условиях воздействия волн, а локально негативное — в более стрессовых условиях (Hughes, 2010). На примере сообществ *Z. marina* в Балтийском море показано, что сопутствующие виды не оказывали влияния на рост zostер; в свою очередь, присутствие zostер приводило к увеличению биомассы *Potamogeton perfoliatus* Linnaeus 1753 (Salo et al., 2009).

На базе полевых наблюдений в районе п-ва Абрау (Чёрное море) исследовано влияние наиболее распространенных и крупных бурых водорослей Чёрного моря *Cystoseira* s. lat. на видовое богатство и биомассу макрофитобентоса, а также на биомассу и встречаемость сопутствующих видов макроводорослей разных экологических групп (эпилитов и эпифитов). Обнаружено, что изменение биомассы цистозир в сообществах в 2–4 раза, не связанное со значительным изменением качества среды, в целом не оказывало существенного влияния на их видовое и ценотическое разнообразие, однако приводило к разнонаправленному изменению биомассы и встречаемости многих видов макроводорослей. При этом негативная реакция фитоценозов на снижение биомассы *Cystoseira* s. lat. сильнее проявляется на больших глубинах (Афанасьев, Акатов, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сообщества макрофитобентоса с высокой степенью доминирования *Zostera marina* и *Z. noltei* характеризуются более низкой биомассой сопутствующих видов и меньшим видовым богатством. Воздействие *Z. marina* и *Z. noltei* на сообщества макрофитобентоса можно объяснить на основе гипотезы “species-energy”, согласно которой доминанты вытесняют сопутствующие виды преимущественно неизбирательно и большинство из них потенциально может произрастать в сообществах с любой степенью доминирования zostер. Лишь шесть видов макрофитов избирательно вытесняются zostерами, в их числе топические конкуренты zostер — харовые водоросли *Lamprothamnium papulosum*, *Chara baltica*, зеленая водоросль-

эндемик *Ulva maeotica* и желто-зеленая *Vaucheria dichotoma*. Благодаря преимущественно неизбирательному вытеснению сопутствующих видов макрофитов степень доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* не оказывает существенного влияния на показатель дифференцированности распределения видов (β -разнообразие) макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря.

Таким образом, полученные в настоящем исследовании данные существенно дополняют имеющиеся представления о влиянии доминантов растительных сообществ на состав и ценотическое разнообразие водных фитоценозов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №№ 16-04-00228 и 20-04-00364).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф. и др. Природа связи между степенью доминирования и видовым богатством в растительных сообществах разных типов: биологические или случайные процессы? // Экология. 2019а. № 5. С. 332–340.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Растительные сообщества суровых и благоприятных местообитаний: особенности организации, структура доминирования и ее связь с видовым богатством // Журн. общ. биол. 2019б. Т. 80. № 2. С. 145–160.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Воздействие *Solidago canadensis* L. на видовое разнообразие растительных сообществ в разном пространственном масштабе // Рос. журн. биол. инвазий. 2020. № 4. С. 2–13.
- Афанасьев Д.Ф., Акатов В.В. Влияние видов *Cystoseira sensu lato* (Fucales: Phaeophyceae) на сообщество макрофитобентоса полуострова Абрау Черного моря // Океанология. 2021. Т. 61. № 2. С. 276–285.
- Афанасьев Д.Ф., Корпакова И.Г. Макрофитобентос российского Азово-Черноморья. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ. 2008. 292 с.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.; Л.: Наука. 1967. 399 с.
- Онищенко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: Красанд. 2013. 640 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 1983. 296 с.
- Berger W.H., Parker F.L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. 1970. V. 168. P. 1345–1347.
- Ellison A.M. Foundation Species, non-trophic interactions, and the value of being common // Science. 2019. V. 13. P. 254–268.
- Green seaweeds of Britain and Ireland. London: Br. Phycol. Soc. 2007. 242 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide Electronic Publication. Natl. Univ. Irel. Galway. 2021. URL: <http://www.algaebase.org>.
- Hammer Ø. Paleontological Statistics, Version 2.17. Reference Manual. Oslo: Natural History Museum, Univ. Oslo. 2012. 229 p.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology (Ecol. Soc. Am.). 2008. V. 89. № 6. P. 1510–1520.
- Hughes B.B. Variable effects of a kelp foundation species on rocky intertidal diversity and species interactions in central California // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2010. V. 393. P. 90–99.
- Meinesz A. Killer Algae. A True Tale of a Biological Invasion. Chicago, USA: Univ. Chicago Press. 2002. 378 p.
- Minicheva G.G., Afanasyev D.F., Kurakin A.B. Black Sea Monitoring Guidelines: Macrophytobenthos. Istanbul: BSC. 2014. 24 p.
- Montefalcone M., Morri C., Peirano A. et al. Substitution and phase shift within the *Posidonia oceanica* seagrass meadows of NW Mediterranean Sea // Estuarine, Coastal Shelf Sci. 2007. V. 75. P. 63–71.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // Am. J. Bot. 2011. V. 98. № 3. P. 539–548.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // Science. 2013. V. 339. P. 316–318.
- Raniello R., Mollo E., Lorenti M. et al. Phytotoxic activity of caulerpenyne from the Mediterranean invasive variety of *Caulerpa racemosa*: a potential allelochemical // Biol. Invasions. 2007. V. 9. № 4. P. 361–368.
- Ruitton S., Javel F., Culioli J.M. et al. First assessment of the *Caulerpa racemosa* (Caulerpaceae, Chlorophyta) invasion along the French Mediterranean coast // Mar. Pollut. Bull. 2005. V. 50. № 10. P. 1061–1068.
- Salo T., Gustafsson C., Boström C. Effects of plant diversity on primary production and species interactions in brackish water angiosperm communities // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2009. V. 296. P. 261–272.
- Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // Am. Nat. 1998. V. 152. P. 510–529.
- Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness // Biol. Lett. (London, U.K.). 2014. V. 10. P. 9–39.
- Templado J. Future trends of Mediterranean biodiversity // The Mediterranean Sea: Its History and Present Challenges. Netherlands: Springer. 2014. P. 479–498.
- Wright D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory // Oikos. 1983. V. 41. P. 496–506.

Impact of *Zostera marina* Linnaeus, 1753 and *Zostera noltei* Hornemann, 1832 (Alismatales: Monocots) on the Species Richness and Coenotic Diversity of the Macrophytobentos of the Taman Bay of the Sea of Azov

D. F. Afanasyev^{a, b}, E. G. Sushkova^a, and V. V. Akatov^c

^a*Azov-Black Sea Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, ("AzNIIRKH"), Rostov-on-Don 344002, Russia*

^b*Don State Technical University, Rostov-on-Don 344000, Russia*

^c*Maikop State Technological University, Maikop 385000, Russia*

Analysis of data on processing samples of makrophytobenthos was used to determine the species richness and composition of *Zostera marina* and *Z. noltei* communities in the Taman Bay of the Sea of Azov. The study has shown a weak statistically significant relationship between the degree of dominance of these species and the species richness of communities on an area of 0.25 m²; this relationship can be explained by the 'species-energy' theory. If the total biomass of associated species in homogeneous areas was approximately the same, then the number of associated species growing in large areas in communities with a high degree of *Z. marina* and *Z. noltei* dominance was no less than in small areas with a low degree of *Zostera* dominance. The similarity (difference) of the species composition of communities with a high and a low degree of *Z. marina* and *Z. noltei* dominance was approximately the same. The occurrence of most macroalgal species almost did not depend on the density of *Zostera* thickets, and only for a few species, such as charophytes *Lamprothamnium papulosum* and *Chara baltica*, endemic green algae *Ulva maeotica* and yellow-green algae *Vaucheria dichotoma* an increase in the degree of *Zostera* dominance could represent a certain danger.

Keywords: *Zostera marina*, *Zostera noltei*, degree of dominance, species richness, theory of species energy, phytobenthos, Taman Bay, Sea of Azov