

УДК 581.55(262.5)

ВЛИЯНИЕ ВИДОВ *CYSTOSEIRA SENSU LATO* (FUCALES: PHAEOPHYCEAE) НА СООБЩЕСТВА МАКРОФИТОБЕНТОСА ПОЛУОСТРОВА АБРАУ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2021 г. Д. Ф. Афанасьев¹, *, В. В. Акатов²¹Азово-Черноморский филиал ФГБНУ “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства” (“АзНИИРХ”), Ростов-на-Дону, Россия²ФГБОУ ВО “Майкопский государственный технологический университет”, Майкоп, Россия

*e-mail: dafanas@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.2020 г.

После доработки 09.09.2020 г.

Принята к публикации 15.09.2020 г.

На базе полевых наблюдений макрофитобентоса п-ва Абрау Черного моря исследовано влияние двух наиболее распространенных видов бурых водорослей Черного моря *Cystoseira bosporica* и *Treptacantha barbata* (*Cystoseira sensu lato*) на видовое богатство и биомассу фитоценозов, а также биомассу и встречаемость сопутствующих видов макроводорослей. В ценозах цистозир обнаружено 48 видов макроводорослей, в том числе 27 видов красных (Rhodophyta), 11 – бурых (Ochrophyta, Phaeophyceae) и 10 – зеленых (Chlorophyta). Показано, что снижение биомассы цистозир в 2–4 раза не оказывает существенного влияния на видовое богатство ценозов, однако приводит к снижению их общей биомассы и разнонаправленному изменению биомассы и встречаемости многих видов макроводорослей. Реакция ценозов на снижение биомассы *C. bosporica* и *T. barbata*, а также ее негативный характер – снижение продуктивности и видового богатства – сильнее проявляются на больших глубинах.

Ключевые слова: Черное море, п-в Абрау, макрофитобентос, *Cystoseira sensu lato*, видовое богатство, биомасса, эпициты, эпифиты

DOI: 10.31857/S0030157421020027

Из 46 валидных видов *Cystoseira sensu lato*, доминирующих на шельфе Средиземного моря и прилегающих районах Атлантического океана [29, 36], в Черном море встречается всего пять видов, а широкое распространение имеют только два: *Cystoseira bosporica* (ранее идентифицировавшаяся здесь как *C. crinita*) и *Treptacantha barbata* (= *C. barbata*) [15, 16, 29, 40]. Оба вида произрастают в широком спектре глубин (от 0.2–0.3 до 10–15 м) и играют значительную роль в формировании донных растительных сообществ, составляя большую долю их биомассы [5, 10, 12, 33, 34]. Однако в последние десятилетия в результате воздействия многих факторов (снижения прозрачности вод, эвтрофирования, вселения чужеродных видов, разрушения биотопов, увеличения рекреационной нагрузки, изменения климата и др.) глубина проникновения, площадь и общая биомасса цистозировых зарослей сокращаются, а вместе с ними уменьшается и фиторазнообразие крупных участков шельфа Черного моря [3–5, 8–10, 12–14, 17, 33, 34, 43].

Деградация (снижение продуктивности и видового богатства) цистозировых сообществ может быть результатом как синхронной (независимой) реакции популяций доминантов и сопутствующих видов на неблагоприятные изменения среды обитания, так и снижения участия *C. bosporica* и *T. barbata* в их формировании. При этом роль второго фактора в этом процессе остается не совсем ясной как минимум по трем причинам. Во-первых, цистозир могут оказывать как отрицательное (конкуренция), так и положительное (как укрытие, субстрат) воздействие на другие виды. Во-вторых, они способны доминировать на разных глубинах, а характер влияния доминантов на видовое богатство фитоценозов может отличаться в разных условиях среды. Известно, что чем суровее эти условия, тем, как правило, слабее конкурентное воздействие доминантов на сопутствующие виды, но сильнее проявляются защитные функции таких видов [1, 2, 18, 19]. Имеются данные, что такая закономерность характерна как для наземных, так и водных (донных морских) сообществ [19, 25, 30, 45]. В-третьих, работы по фи-

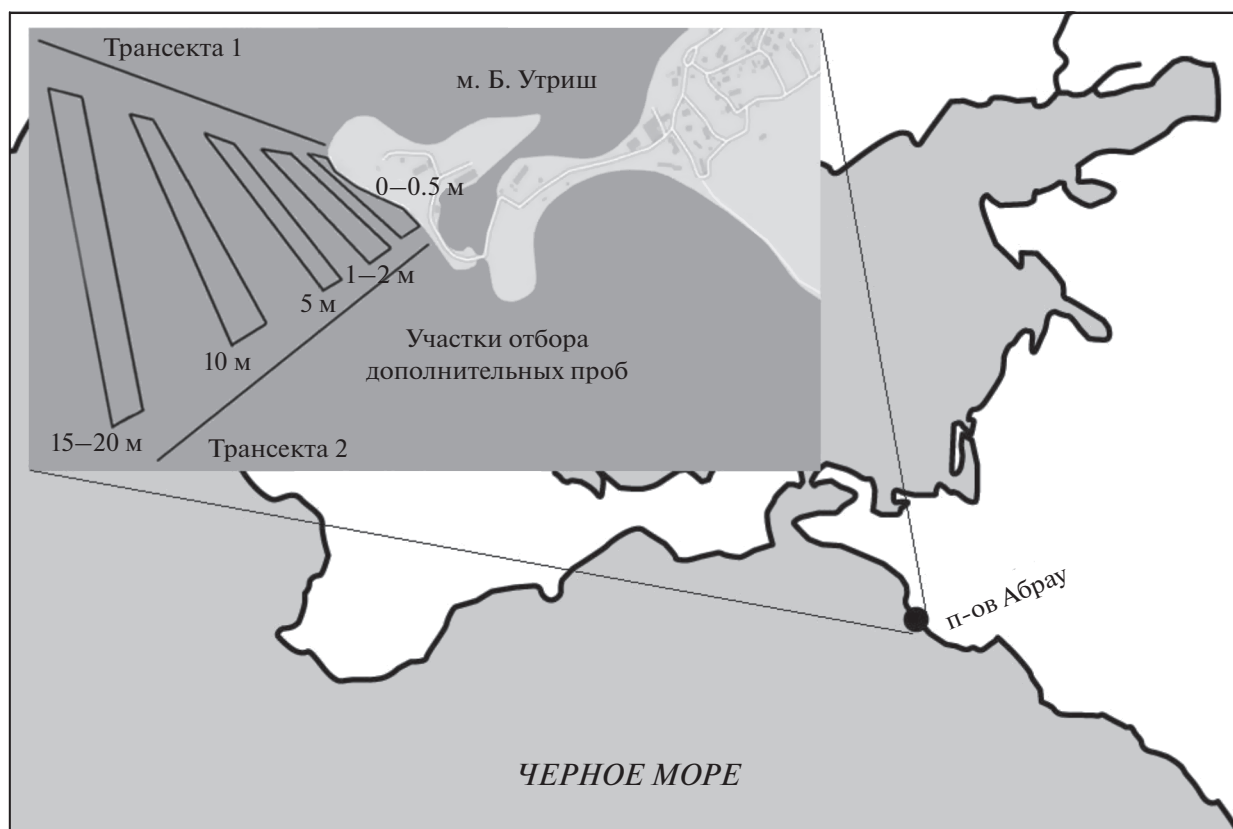


Рис. 1. Район исследований и карта-схема отбора проб.

тобентосу Черного моря, за небольшим исключением [20, 34], практически не касаются вопросов межвидовых отношений, в том числе характера воздействия доминантов на состояние популяций других видов макроводорослей.

Целью нашей работы является количественная оценка совместного влияния видов рода *Cystoseira sensu lato* на сопутствующие виды макроводорослей, а также на видовое богатство, состав и биомассу сообществ в целом путем сравнения участков ценозов (проб) с относительно высокой и низкой биомассой этих видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методы сбора фактического материала

В основу работы положены 155 проб макрофитобентоса, отобранных в период с 29 июня по 8 августа 2018 г. на шельфе Черного моря у м. Большой Утриш (Краснодарский край; п-в Абрау) (рис. 1). 110 проб были отобраны в сообществах цистозир (0.3–10 м), 29 – на меньшей глубине (0 и 0.15 м, доминант – *Ceramium ciliatum*) и 16 проб – на глубине 15–20 м (доминанты – *Codium vermilara* и *Phyllophora crispa*). В сообществах цистозир пробы отбирали на глубинах 0.3–0.5 (25 проб), 1–2 (38), 5 (26) и 10 м (21).

Пробы отбирали с площади 0.25 м² на однородных местообитаниях. Основная часть проб на каждой из исследованных глубин была отобрана регулярным способом на двух трансектах по 10 площадок. Пробы, отобранные на трансектах, в пределах одной глубины, располагались на расстоянии от 1 до 8–10 м друг от друга в зависимости от рельефа дна. Дополнительно для увеличения контрастности выборки между трансектами было отобрано еще несколько проб. В этом случае площадки закладывались на участках сообществ с наиболее высоким и низким проективным покрытием *C. bosporica* и *T. barbata*, которое оценивали визуально. Все водоросли-макрофиты из каждой рамки отбирали в отдельный газовый мешок, для чего использовали набор скребков. Затем каждую пробу разбирали по видам, осушали фильтровальной бумагой и взвешивали каждый вид [35]. Корковые водоросли и микроэпифиты в настоящем исследовании не учитывали.

Методы анализа фактического материала

Анализ фактического материала включал следующие этапы:

1. Для каждой пробы (площадки) были рассчитаны значения следующих показателей: 1) общая

сырая биомасса водорослей на 1 м^2 (W); 2) биомасса каждого вида (W_i); 3) совместная биомасса *C. bosphorica* и *T. barbata* (W_C); 3) суммарная биомасса сопутствующих видов ($W_S = W - W_C$); 4) число сопутствующих видов макроводорослей на 0.25 м^2 (S_S — локальное видовое богатство).

2. Пробы с доминированием цистозир с каждой глубины были ранжированы по возрастанию суммарной биомассы этих видов (W_C), а затем разделены на две равные или примерно равные (с разницей в одну пробу) группы: со значениями биомассы выше медианы (высокая биомасса — ВБЦ) и ниже (низкая биомасса — НБЦ). Для каждой выделенной группы было определено общее число сопутствующих видов (N_S), средние значения перечисленных выше характеристик (табл. 1), средние значения биомассы каждого вида (с учетом проб, в которых вид не присутствовал) (W_A), а также их встречаемость (доля проб в группе с присутствием вида к общему числу проб — F). Средние значения биомассы видов представлены в табл. 2, их встречаемость — в табл. 3.

3. Чтобы оценить характер изменений встречаемости и биомассы сопутствующих видов при снижении участия цистозир (синхронный или компенсаторный), мы сопоставили значения характеристик W_A и F для каждого вида в группах проб с низкой и высокой плотностью цистозир. Статистическую значимость различий между значениями W_A оценивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), F — критерия Стьюдента (t).

4. Если снижение участия цистозир влияет на распространение и встречаемость сопутствующих видов макроводорослей, то это каким-то образом может повлиять на степень однородности видового состава альгоценозов, расположенных на разных глубинах. В качестве показателя видового сходства изученных участков сообществ мы использовали коэффициент Сьеренсена ($K_s = 2C / (A + B)$), где A и B — число видов в группах проб с двух сравниваемых участков (глубин); C — общее число видов в сравниваемых участках). Видовое сходство оценивалось между всеми участками, отдельно для вариантов с низким и высоким участием цистозир. Значимость различия между ними (средними значениями сходства) оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в исследованных ценозах цистозир были определены 48 видов макроводорослей, в том числе 27 видов красных (Rhodophyta), 11 — бурых (Ochrophyta, Phaeophyceae) и 10 — зеленых (Chlorophyta).

В табл. 1 представлены значения показателей, характеризующих в целом сообщества макрофитобентоса с высокой и низкой биомассой цистозир. Из нее следует:

1. Суммарная биомасса *C. bosphorica* и *T. barbata* максимальна на глубинах 1–2 м. На меньших (0.3–0.5 м) и больших глубинах (5 и 10 м) она ниже. На всех глубинах общая биомасса проб с ВБЦ в среднем существенно и статистически значимо выше, чем с НБЦ.

2. В верхней фитали (от 0.3 до 2 м) высокое обилие сопутствующих видов наблюдается в пробах с низким участием цистозир. На глубинах 5 и 10 м, напротив, высокая биомасса сопутствующих видов обнаруживается в пробах с высокой биомассой цистозир. Доля биомассы сопутствующих видов в пробах с НБЦ выше, чем в ценозах с ВБЦ, причем на малых глубинах различие существенно и статистически значимо, на больших глубинах — статистически незначимо (табл. 1).

Из таблицы следует также, что на участках с небольшой плотностью цистозир в составе сопутствующих видов наблюдается доминирование эпицитов (76–99% биомассы сопутствующих видов на всех глубинах, кроме 5 м). Рост обилия базифитов (цистозир) сопровождается ростом роли эпицитов.

3. На наименее (0.3–0.5 м) и наиболее глубоких (10 м) участках вклад видов разных экологических групп (эпифитов и эпицитов) в биомассу сопутствующих видов сообществ с ВБЦ примерно одинаков. На глубинах 1–2 и 5 м преобладают эпифиты. Снижение биомассы цистозир в 2.2–3.9 раз в группах с НБЦ ведет к значительному снижению участия эпифитов (в 1.8–13.1 раза) и росту участия облигатных эпицитов (в 1.3–10.1 раза). В результате на большинстве участков с НБЦ среди сопутствующих видов преобладающей по биомассе группой являются облигатные эпициты.

4. На большинстве глубин число видов эпифитов, зарегистрированных в пробах с НБЦ, ниже, а эпицитов — как выше, так и ниже, чем в пробах с высоким участием цистозир. В результате на большинстве глубин общее число видов, зарегистрированных в пробах с НБЦ несколько ниже, чем в пробах с высоким их участием. В целом для всех глубин в первой группе было зарегистрировано 35 видов, во второй — 39. На глубинах от 0.3 до 5 м пробы с низким участием цистозир характеризуются более высокими средними значениями локального богатства (S_S), чем пробы с большей биомассой этих видов, однако эти различия статистически незначимы. На глубине 10 м, напротив, снижению биомассы цистозир соответствует снижение S_S , причем различие является статистически значимым.

В табл. 2 и 3 представлены данные по средней биомассе (W_A) и встречаемости (F) сопутствующих

Таблица 1. Биомасса и видовое богатство сообществ п-ва Абрау Черного моря с высокой и низкой биомассой *C. bosporica* и *T. barbata*

Показатели	Пробы с высокой биомассой цистозир					Пробы с низкой биомассой цистозир				
	0.3–0.5	1–2	5	10	10	0.3–0.5	1–2	5	10	10
Глубины, м										
Число проб	13	19	13	11	11	12	19	13	10	10
Биомасса цистозир (г/м ²)	3087.0 ± 353.3	4318.9 ± 313.2	3245.1 ± 151.0	718.3 ± 41.3	718.3 ± 41.3	785.0 ± 143.5*	1602.9 ± 159.2*	1510.1 ± 161.8*	197.9 ± 47.0*	197.9 ± 47.0*
Общая биомасса (г/м ²)	3227.0 ± 392.8	4540.8 ± 323.5	3439.0 ± 162.1	763.5 ± 41.8	763.5 ± 41.8	1063.2 ± 133.5*	1955.5 ± 145.1*	1600.2 ± 160.2*	218.8 ± 48.7*	218.8 ± 48.7*
Биомасса сопутствующих видов (г/м ²), в том числе:	140.0 ± 56.8	221.9 ± 30.4	193.8 ± 39.8	45.2 ± 12.2	45.2 ± 12.2	278.2 ± 71.3	352.6 ± 74.4	90.1 ± 15.4*	20.9 ± 5.7	20.9 ± 5.7
эпилитов	94.2 ± 35.3	114.0 ± 31.2	7.3 ± 2.3	26.8 ± 12.4	26.8 ± 12.4	274.7 ± 73.4*	292.4 ± 79.6*	31.7 ± 11.1*	15.9 ± 6.5*	15.9 ± 6.5*
эпифитов	45.7 ± 26.1	107.9 ± 29.2	186.5 ± 40.1	18.4 ± 5.0	18.4 ± 5.0	3.5 ± 0.6	60.2 ± 25.0	58.4 ± 12.3*	5.0 ± 1.8*	5.0 ± 1.8*
Доля биомассы сопутствующих видов, %	4.3 ± 0.04	4.9 ± 0.5	5.6 ± 1.0	5.9 ± 0.1	5.9 ± 0.1	26.2 ± 5.0*	18.0 ± 0.9*	5.6 ± 0.1	9.6 ± 4.0	9.6 ± 4.0
Среднее число сопутствующих видов на 0.25 м ² (S _S)	7.5 ± 0.4	7.4 ± 0.5	6.9 ± 0.5	7.9 ± 0.6	7.9 ± 0.6	8.4 ± 0.8	7.9 ± 0.3	8.5 ± 0.7	5.9 ± 0.6*	5.9 ± 0.6*
Общее число сопутствующих видов (N _S), в том числе:	22	31	21	24	24	19	25	29	20	20
эпилитов	12	15	9	14	14	14	14	17	12	12
эпифитов	10	16	12	10	10	5	11	12	8	8
Общее число видов во всех пробах			39					35		

* Статистически значимое различие средних значений характеристик в группах проб с высокой и низкой биомассой цистозир (ANOVA, F-критерий, P < 0.05); средние значения приводятся вместе с их стандартными ошибками.

Таблица 2. Средняя биомасса видов водорослей (W_4 , г/м²) в различных сообществах п-ва Абрау Черного моря

Виды	Сообщества с доминированием <i>C. bostrychosa</i> и <i>T. barbata</i>										Сообщества с доминированием <i>Phyllophora crispa</i> и <i>Codium vermilara</i>					
	Сообщества с доминированием <i>Ceramium ciliatum</i>					Сообщества с высокой биомассой цистозир						Сообщества с низкой биомассой цистозир				
	Глубина, м	0	0.15	0.3–0.5	1–2	5	10	1–2	5	10		15–20	0.3–0.5	1–2	5	10
<i>Cystoseira bostrychosa</i>	4.69	320.73	1994.40	3339.81	2485.46	405.93	1020.62	605.90	1108.38	109.77	109.77	1020.62	1108.38	109.77	109.77	2.75
<i>Treptacantha barbata</i>	—	—	1092.58	979.10	759.66	312.36	582.24	179.10	401.68	88.16	88.16	582.24	401.68	88.16	88.16	0.06
Виды с преимущественно компенсаторной реакцией (группа 1)																
<i>Ceramium ciliatum</i>	1699.33	1225.18	0.54	—	—	—	11.30*	0.02	—	—	—	0.02	—	—	—	0.01
<i>Padina pavonica</i>	—	1.35	—	—	—	—	136.85*	2.42*	0.85*	—	—	2.42*	0.85*	—	—	—
<i>Dictyota fasciola</i>	—	2.32	0.15	—	—	0.37	2.71	0.88*	0.67	—	—	0.88*	0.67	—	—	0.01
<i>Phyllophora crispa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2.69*	—	—	—	2.69*	—	—	149.83
<i>Gelidium crinale</i>	—	—	1.18	1.44	—	—	27.94*	3.52*	0.80*	—	—	3.52*	0.80*	—	—	0.01
<i>Laurencia coronopus</i>	0.87	20.21	0.79	0.63	1.47	0.23	1.62	0.84	2.95	—	—	0.84	2.95	—	—	—
<i>Cladostephus spongiosum</i>	—	—	25.13	14.91	0.01	3.05	20.65	94.33	15.62*	—	—	94.33	15.62*	—	—	0.14
<i>Cladophoropsis membranacea</i>	—	—	22.37	65.81	0.05	0.14	16.54	181.04*	1.09*	—	—	181.04*	1.09*	—	—	—
Виды с преимущественно синхронной реакцией (группа 2)																
<i>Laurencia obtusa</i>	—	—	0.09	8.24	18.17	3.84*	0.05	3.19	11.72	—	—	3.19	11.72	—	—	0.03
<i>Ceramium deslongchampsii</i>	—	—	—	15.06*	20.26*	3.11*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphaelaria cirrosa</i>	—	—	10.96	7.97	3.07	0.91	3.02	5.12	1.82	—	—	5.12	1.82	—	—	0.01
<i>Chaetomorpha linum</i>	—	—	0.22	0.18	0.09	0.06	0.05	0.11	0.03	—	—	0.11	0.03	—	—	0.01
<i>Ceramium siliquosum</i> var. <i>elegans</i>	—	—	24.69	11.31	4.44	—	—	7.59	2.06	—	—	7.59	2.06	—	—	0.01
<i>Vertebrata subulifera</i>	—	—	3.69	1.06	44.99	4.97	0.16	26.76	12.63	—	—	26.76	12.63	—	—	0.03
<i>Polysiphonia opaca</i>	—	—	0.96	4.48	2.49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stilophora nodulosa</i>	—	—	0.06	0.38	0.47	—	—	0.18	0.05	—	—	0.18	0.05	—	—	—
<i>Polysiphonia sanguinea</i>	—	—	—	54.53	88.81	4.32	0.01	11.57	22.57	—	—	11.57	22.57	—	—	—
<i>Ceramium diaphanum</i>	—	—	0.49	2.98	0.45	0.01	—	0.01	1.52	—	—	0.01	1.52	—	—	—
<i>Palsada paticulata</i>	—	—	1.43	—	0.97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды с неопределенной реакцией и/или низкой биомассой (группа 3)																
<i>Ellisolandia elongata</i>	—	—	1.44	2.74	2.12	0.95	0.29	6.00	1.28	—	—	6.00	1.28	—	—	0.01
<i>Gelidium spinosum</i>	—	—	0.05	0.47	0.71	0.17	0.01	1.36	0.26	—	—	1.36	0.26	—	—	0.02
<i>Ceramium virgatum</i>	—	—	4.31	1.87	2.59	—	—	3.01	0.63	—	—	3.01	0.63	—	—	0.01
<i>Cladophora albida</i>	281.08	287.09	8.86	5.44	—	—	4.00	1.64	0.08	—	—	1.64	0.08	—	—	0.01
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	—	—	0.12	—	—	8.29	—	—	0.95	—	—	—	0.95	—	—	0.04
<i>Ulva</i> sp.	—	—	32.43	15.96	—	—	35.30	—	0.05	—	—	—	0.05	—	—	—
<i>Cladophora</i> sp.	—	—	—	0.47	0.38	0.04	0.02	0.02	0.03	—	—	0.02	0.03	—	—	—
<i>Pterothamnion plumula</i>	—	—	—	0.37	—	0.66	—	0.20	0.26	—	—	0.20	0.26	—	—	—
<i>Codium vermilara</i>	—	—	—	—	—	6.91	—	—	3.82	—	—	—	3.82	—	—	337.88
<i>Apoglossum ruseifolium</i>	—	—	—	—	—	6.29	—	—	4.53*	—	—	—	4.53*	—	—	0.04
<i>Jania rubens</i>	—	—	—	—	0.07	0.13	—	0.95	0.12	—	—	0.95	0.12	—	—	0.01
Floriophyceae indet.	—	—	—	0.42	—	0.24	—	—	0.17	—	—	—	0.17	—	—	—
<i>Chondria capillaris</i>	—	—	—	—	—	0.17	—	—	0.02	—	—	—	0.02	—	—	—
<i>Cladophora ltniformis</i>	—	—	—	0.42	—	0.05	—	—	0.01	—	—	—	0.01	—	—	—
<i>Jania virgata</i>	—	—	—	—	0.03	0.05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Виды, единично обнаруженные только в сообществах с высокой биомассой цистозир: *Vertebrata reptabunda*, *Osmunda pinnatifida*, *Stilophora tenella*, *Ulva rigida*, *Punctaria tenuissima*, *Chondria dasyphylla*, *Striaria attenuata*?. Виды, единично обнаруженные только в сообществах с низкой биомассой цистозир: *Chaetomorpha aerea*, *Bryopsis plumosa*, *Ceramium secundatum*, *Hurlea musciformis*?, *Lomentaria clavellosa*?.
Полужирным выделены более высокие значения W_4 в группах проб с разным участием цистозир.

Виды соседних сообществ, не встреченные в сообществах цистозир, в таблице не приведены.

Таблица 3. Встречаемость видов водорослей (*F*) в различных сообществах п-ва Абрау Черного моря

Виды	Сообщества с доминированием <i>Ceramium ciliatum</i>		Сообщества с доминированием <i>S. bosporica</i> и <i>T. barbata</i>						Сообщества с доминированием <i>Phyllophora crispa</i> и <i>Codium vermilata</i>	
	0	0.15	пробы с высокой биомассой цистозир		пробы с низкой биомассой цистозир		10			
Глубина, м			0.3–0.5	1–2	5	10	1–2	5	10	15–20
<i>Cystoseira bosporica</i>		0.67	0.85	1	1	1	0.92	0.92	0.90	0.06
<i>Treptacantha barbata</i>		1	0.46	0.74	0.85	1	0.25	0.85	1	0.13
Виды с преимущественно компенсаторной реакцией (группа 1)										
<i>Ceramium ciliatum</i>	1	1	0.23	–	–	–	0.67*	0.11	–	0.13
<i>Padina pavonica</i>	–	–	–	–	–	–	0.54	0.11	–	–
<i>Dictyota fasciola</i>	–	0.75	0.15	–	–	0.18	0.25	0.26*	0.3	0.06
<i>Phyllophora crispa</i>	–	–	–	–	–	–	–	0.15*	0.4	0.75
<i>Gelidium crinale</i>	–	–	–	0.37	–	0.18	0.83	0.79*	0.2	0.06
<i>Laurencia coronopus</i>	0.67	0.75	0.85	0.11	0.23	0.18	0.42	0.11	–	–
<i>Cladostephus spongiosum</i>	–	–	0.54	0.42	0.08	0.36	0.58	0.63	0.3	0.13
<i>Cladophoropsis membranacea</i>	–	–	0.85	0.32	0.08	0.18	0.75	0.79*	–	0.06
Виды с преимущественно синхронной реакцией (группа 2)										
<i>Laurencia obtusa</i>	–	–	0.08	0.42	0.54	0.91*	0.08	0.32	0.77	0.06
<i>Ceramium deslongchampsii</i>	–	–	–	0.42*	0.62*	0.55*	–	–	–	–
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	–	–	0.92	0.84	1	1	0.92	1	1	0.13
<i>Chaetomorpha linum</i>	–	–	0.77	0.58	0.46	0.36	0.58	0.68	0.2	0.13
<i>Ceramium siliquosum</i> var. <i>elegans</i>	–	–	0.08	0.32	0.54	–	–	0.16	–	0.13
<i>Vertebrata subulifera</i>	–	–	0.08	0.16	0.39	0.46	0.08	0.21	0.4	0.31
<i>Polysiphonia opaca</i>	–	–	0.08	0.05	0.08	–	–	–	–	–
<i>Stilophora nodulosa</i>	–	–	0.08	0.05	0.15	–	–	0.05	–	–
<i>Polysiphonia sanguinea</i>	–	–	–	0.47	0.62	0.36	0.33	0.32	0.5	–
<i>Ceramium diaphanum</i>	–	–	0.15	0.16	0.08	0.09	–	0.11	–	–
<i>Palsada paniculata</i>	–	–	0.15	–	0.08	0.08	–	0.08	–	–
Виды с неопределенной реакцией и/или низкой биомассой (группа 3)										
<i>Ellisolandia elongata</i>	–	–	0.77	0.9	0.77	0.82	0.83	0.84	0.6	0.06
<i>Gelidium spinosum</i>	–	–	0.15	0.21	0.46	0.09	0.17	0.42	0.1	0.19
<i>Ceramium virgatum</i>	–	–	0.08	0.11	0.39	–	–	0.11	0.08	0.13
<i>Cladophora albida</i>	1	1	0.85	0.42	–	–	0.75	0.58	0.1	0.06
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	–	–	0.08	–	–	0.46	–	0.08	0.2	0.38
<i>Ulva</i> sp.	–	–	0.31	0.11	–	–	0.25	0.15	–	–
<i>Cladophora</i> sp.	–	–	–	0.21	0.08	0.09	0.08	–	0.1	–
<i>Pterothamnion plumula</i>	–	–	–	0.05	–	0.18	0.05	0.07	0.1	–
<i>Codium vermilata</i>	–	–	–	–	–	0.09	–	–	0.2	1
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	–	–	–	–	–	0.55	–	0.31*	0.3	0.06
<i>Jania rubens</i>	–	–	–	–	0.15	0.27	–	0.39	0.1	0.13
Florideophyceae indet.	–	–	–	0.05	–	0.09	–	0.07	0.1	–
<i>Chondria capillaris</i>	–	–	–	–	–	0.18	–	–	0.1	–
<i>Cladophora tiniformis</i>	–	–	0.05	0.05	–	0.18	–	–	0.1	–
<i>Jania virgata</i>	–	–	–	–	0.07	0.09	–	–	–	–

Примечание. Полу жирным выделены более высокие значения *F* в группах проб с разным участием цистозир.* Статистически значимое различие *F* в группах проб с высоким и низким участием цистозир ($P < 0.05$, *t*-критерий).

Виды соседних сообществ, не встреченные в сообществах цистозир, в таблице не приведены.

сих видов макроводорослей в сообществах с разным участием цистозир. Из них следует, что виды имеют разную реакцию на снижение биомассы цистозир и по этим признакам могут быть объединены в три группы: 1) виды, увеличивающие биомассу и встречаемость на большинстве глубин (компенсаторная или положительная реакция); 2) виды, снижающие значения этих характеристик (синхронная или отрицательная реакция) и 3) виды с неопределенной реакцией (имеют примерно одинаковые или, как более так и менее высокие значения W_A и F в пробах сравниваемых групп).

Первую группу образуют 8 видов (17% от общего числа сопутствующих видов). Это облигатные (*Padina pavonica*, *Dictyota fasciola*, *Phyllophora crispa*, *Cladostephus spongiosum* и *Cladophoropsis membranacea*) и факультативные (*Ceramium ciliatum*, *Gelidium crinale* и *Laurencia coronopus*) эпилиты, имеющие с цистозирами преимущественно конкурентные взаимоотношения. Большинство из них (6 из 8 видов) имеют очень низкое обилие в сообществах с высоким участием цистозир, либо почти не встречаются в них. В частности, *Ceramium ciliatum* и *Phyllophora crispa* проникают в разреженные заросли цистозир из смежных ценозов (с более мелководных и более глубоководных участков), где они являются доминантами.

Еще два вида из этой группы — *Cladostephus spongiosum* и *Cladophoropsis membranacea* — имеют менее определенную реакцию на снижение участия цистозир. Как следует из наших данных, на глубинах от 1 до 10 м они явно предпочитают участки с низкой плотностью цистозир, тогда как на 0.3–0.5 м такой эффект не выражен. Можно предположить, что на мелководье, в условиях высокой волновой активности, эти виды используют полог цистозир как убежище, а на больших глубинах конкурируют с ними за субстрат. Интересно, что для *Cladophoropsis membranacea* показано увеличение встречаемости и биомассы в последние десятилетия, по сравнению с 1950–70-ми гг. [34]. Поэтому не исключено, что рост встречаемости этого вида связан с ослаблением топической конкуренции со стороны цистозир.

Группа 2 включает 11 видов (24% от общего числа сопутствующих видов). Это преимущественно эпифиты (*Sphacelaria cirrosa*, *Laurencia obtusa*, *Vertebrata subulifera* и т.п.), ожидаемо отрицательно реагирующие на снижение суммарной биомассы цистозир, а также два вида, которые способны и к эпилитному росту (*Chaetomorpha linum* и *Polysiphonia opaca*). Большинство видов этой группы считаются характерными и константными для цистозировых сообществ [6, 7].

Третья группа состоит из 15 видов (33%), которые относятся к разным экологическим группам (облигатным и факультативным эпилитам, эпи-

фитам). Можно предположить, что это более или менее индифферентные к воздействию рассматриваемого фактора макроводоросли, а также малолюбильные в нашем исследовании виды (*Ellislandia elongata*, *Gelidium spinosum*, *Ceramium diaphanum*, *C. virgatum*), реакцию которых на изменение биомассы цистозир определить сложно. В группу также был включен *Codium vermilara*, который редко произрастает в сообществах цистозир, независимо от степени их доминирования на участках.

Наконец, некоторые виды были обнаружены нами в единичных пробах (перечислены в подписи к табл. 2). Семь из них встречены только в пробах с высокой биомассой цистозир и пять — с низкой. Это разнородная группа, включающая, в том числе редкие виды, а также виды, приуроченные к другим местообитаниям и нехарактерные для цистозировых сообществ.

В целом, как следует из табл. 2 и 3, из 10 облигатных эпилитов, обнаруженных на всех участках, половина характеризуются более высокой встречаемостью и биомассой на участках с НБЦ. Остальные эпилиты не показали особых предпочтений в этом отношении. Из 20 эпифитов, выявленных нами на всех глубинах, только 9 явно предпочитают участки сообществ с высокой биомассой цистозир. В то же время из 16 видов, способных произрастать и как эпилиты, и как эпифиты, только треть показывают положительную или отрицательную реакцию на изменение обилия цистозир.

Из табл. 2 и 3 также следует, что на глубинах 0.3–0.5 м 6 видов (четверть от общего числа видов, выявленных на этой глубине) имеют хорошо выраженную реакцию (положительную или отрицательную) на изменение участия цистозир, на глубинах 1–2 м — 12 видов (треть от выявленных на этой глубине видов), 5 м — 14 (41%) и 10 м — 11 (42%). Таким образом, доля таких видов растет с увеличением глубины. При этом на глубинах 0.3–5 м число видов, положительно реагирующих на снижение биомассы цистозир, несколько выше, чем с противоположной реакцией. На глубине 10 м реакция видов на это воздействие преимущественно отрицательная (у девяти видов против двух). Это может означать, что с глубиной роль цистозир как видов-ценозообразователей увеличивается.

Средние значения коэффициента видового сходства Сьеренсена между участками ценозов с ВБЦ составили 0.68 ± 0.02 , $n = 6$, НБЦ — 0.70 ± 0.04 , $n = 6$. Как видно, различие между ними небольшое и статистически незначимое (ANOVA, $F_{4,96} = 0.31$, $p = 0.05$). Это позволяет предположить, что изменение участия цистозир в 2–4 раза не оказывает существенного влияния на степень видовой однородности (дифференцированности) макрофитобентоса на градиенте глубины.

Явление, когда снижение численности или выпадение из сообществ одних видов сопровождается ростом численности других, известно как эффект компенсации плотностью (density compensation) – ЭКП [24, 28, 31]. Он может сопровождаться расширением ниш (спектра занятых местообитаний) оставшихся видов (niche expansion) и в этом случае является частью более широкого понятия – эффекта экологического высвобождения (ecological release) [24, 28]. Высказывается мнение, что ЭКП может способствовать стабилизации функциональных параметров экосистем при снижении их видового богатства и является одним из индикаторов роли межвидовой конкуренции в структурировании сообществ [21, 28, 48]. Было показано, что обменная поверхность в системе базифит–эпифит поддерживается на относительно постоянном уровне в градиенте эвтрофирования и подвижности воды: снижение продуктивности черноморских цистозир компенсируется усилением продукционной роли (и биомассы) эпифитов [11].

Таким образом, если интерпретировать полученные нами результаты с позиции этой концепции, то можно сделать вывод о проявлении в изученных нами сообществах как эффекта “niche expansion” (проникновение в них новых видов на их верхней и нижней границах), так и “density compensation” (снижение биомассы цистозир на 50–75% сопровождается ростом биомассы облигатных эпилитов). Однако степень их проявления можно рассматривать как невысокую, поскольку в абсолютных значениях компенсаторный рост биомассы эпилитов в целом существенно ниже снижения суммарной биомассы цистозир: на глубинах 0.3–0.5 м – в 16 раз, 1–2 м – в 14, 5 м – в 87 и 10 м – в 168 раз. Причем, как видно из этих данных, интенсивность компенсаторных процессов снижается с глубиной. При этом известно, что именно нижняя фиталь в период глобальной перестройки черноморской экосистемы подверглась наиболее интенсивной деградации [14, 17, 33, 34].

В Средиземном море аналогичными по значению видами, помимо *T. barbata* (*C. bosphorica* в Средиземном море, вероятнее всего, отсутствует [22]), являются и другие виды рода *Cystoseira* и близких родов бурых водорослей (*Cystoseira sensu lato*): *C. compressa*, *C. amentacea* var. *stricta*, *C. usneoides*, *Carpodesmia tamariscifolia*, *C. crinita*, *C. zosteroides*, *Treptacantha sauvageauana*, *T. ballesterosii*). Все эти виды имеют талломы с развитой трехмерной структурой, обеспечивающей формирование дополнительных местообитаний и экологических ниш для поселяющихся здесь растений и животных [37, 38, 42, 44]. Все указанные виды *Cystoseira sensu lato* являются доминантами одноименных ассоциаций на глубинах от 0.5 до 10–15 м и глубже [26, 27, 39]. При этом в последние десятилетия

в Средиземном море из-за потепления и антропогенного влияния цистозир становятся более редкими видами, а их исчезновение сопровождается существенным снижением видового разнообразия ценозов [23, 32, 41, 46, 47]. Основными сопутствующими видами, которые способны заселять освободившиеся ниши и формировать новые сообщества, там являются *Padina pavonica*, *Dictyota dichotoma*, *Ellisolandia elongata* и *Halopteris scoparia* [23], т.е. те виды (или их викарные аналоги), которые и в нашем исследовании продемонстрировали исключительно положительную (*Padina pavonica*, *Dictyota fasciola*), либо положительную на некоторых глубинах (*Ellisolandia elongata*) реакцию на снижение доли цистозир в ценозе (*Halopteris scoparia* в Черном море сейчас встречается исключительно редко).

Подобные наблюдения в слабонарушенных и малозагрязненных районах Черного моря редки, и к их числу относится обнаружение значительного сокращения к началу XXI в. зарослей *T. barbata* на банке Марии Магдалины и распространения вместо них *Cladostephus spongiosum* [34], что также согласуется с нашими данными.

Таким образом, полученные нами результаты показывают, что снижение участия цистозир в 2–4 раза в сообществах макрофитобентоса российской части шельфа Черного моря, не связанное со значительным изменением качества среды, в целом не оказывает существенного влияния на их видовое богатство и степень однородности (дифференцированности) растительного покрова на градиенте глубины. Однако это приводит к снижению общей биомассы этих ценозов и разнонаправленному изменению участия (биомассы, встречаемости) многих сопутствующих видов макроводорослей. Негативные последствия в этом случае наблюдаются примерно для 50% эпифитных видов этих сообществ; позитивные – для видов смежных ценозов, расположенных на меньшей и большей глубине, а также примерно для половины видов-эпилитов. При этом реакция ценозов на снижение биомассы *C. bosphorica* и *T. barbata*, а также ее негативный характер (снижение продуктивности и видового богатства) сильнее проявляются на больших глубинах.

Благодарности. Авторы искренне благодарят рецензентов за критические замечания, которые позволили значительно улучшить статью.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь доминирования и выравниваемости с продуктивностью и видовым богатством в растительных сооб-

- шествах разных моделей организации // Экология. 2018. № 4. С. 264–274.
2. 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. общей биологии. 2019. Т. 80. № 2. С. 145–160.
 3. Афанасьев Д.Ф. Запасы некоторых видов макрофитов на российском шельфе Черного моря: современное состояние, многолетняя динамика и анализ причин изменения // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 161–168.
 4. Афанасьев Д.Ф. Оценка запасов и распределения некоторых видов макрофитов на российском шельфе Черного моря // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45. № 3. С. 51–59.
 5. Афанасьев Д.Ф., Корпакова И.Г. Макрофитобентос российского Азово-Черноморья. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2008. 292 с.
 6. Афанасьев Д.Ф., Абдуллин Ш.Р., Середя М.М. Эколого-флористическая классификация донной растительности российского шельфа Черного моря // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(4). С. 963–966.
 7. Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сеськова Д.В., Сушкова Е.Г. Сезонная динамика сообществ морских водорослей с доминированием *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae) в северо-восточной части Черного моря // Биология моря. 2017. Т. 43. № 6. С. 393–402.
 8. Блинова Е.И., Сабурин М.Ю., Беленкина О.А. Состояние фитоценозов и выращивание цистозеры в Черном море // Рыбное хозяйство. 1991. № 12. С. 42–45.
 9. Вилкова О.Ю. Современное состояние запасов бурой водоросли *Cystoseira* spp. в российской части Черного моря // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. М.: ВНИРО, 2005. С. 20–22.
 10. Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб: БИН РАН, 1998. 50 с.
 11. Завалко С.Е. Эпифитирование морских макрофитов как адаптация к эвтрофированию и подвижности воды // Биология моря. 1988. № 6. С. 36–42.
 12. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 246 с.
 13. Калугина-Гутник А.А. Развитие фитобентосных исследований // Морские биологические исследования. Севастополь: ИнБЮМ, 1994. С. 65–80.
 14. Максимова О.В., Лучина Н.П. Современное состояние макрофитобентоса у побережья Северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию Черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М.: Наука, 2002. С. 297–308.
 15. Мильчакова Н.А. Бурые водоросли Черного моря: систематический состав и распространение // Альгология. 2002. № 3. С. 324–337.
 16. Мильчакова Н.А. О новых видах макрофитов флоры Черного моря // Экология моря. 2002. № 62. С. 19–24.
 17. Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 152–208.
 18. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ. Гилем, 2012. 488 с.
 19. Онитченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: Красанд, 2013. 640 с.
 20. Симакова У.В. Влияние рельефа дна на сообщества цистозеры Северо-кавказского побережья Черного моря // Океанология. 2009. Т. 49. № 5. С. 672–680.
 21. Adler P.B., Bradford J.B. Compensation: an alternative method for analyzing diversity-productivity experiments // Oikos. 2002. V. 96. P. 411–420.
 22. Berov D., Ballesteros E., Sales M., Verlaque M. Reinstatement of Species Rank for *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (Sargassaceae, Phaeophyceae) // Cryptogam.: Algol. 2015. V. 36(1). P. 65–80.
 23. Catra M., Alongi G., Leonardi R., Negri M., Sanfilippo R., Sciuto F., Serio D., Viola A., Rosso A. Degradation of a photophilic algal community and its associated fauna from eastern Sicily (Mediterranean Sea) // Mediterranean Marine Science. 2019. V. 20(1). 74–89.
 24. Crowell K.L. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // Ecology. 1962. V. 43. P. 75–88.
 25. Ellison A.M. Foundation Species, Non-trophic Interactions, and the Value of Being Common // iScience. 2019. V. 13. P. 254–268.
 26. Giaccone G., Alongi G., Pizzuto F., Cossu A. La vegetazione marina bentonica fotofila del Mediterraneo: II. Infralitorale e Circalitorale: proposte di aggiornamento // Bollettino dell'Accademia Gioenia di scienze naturali. 1994. V. 27(346). P. 111–157.
 27. Giaccone G., Alongi G., Pizzuto F., Cossu A. La vegetazione marina bentonica sciafila del Mediterraneo: III. Infralitorale e Circalitorale: proposte di aggiornamento // Bollettino dell'Accademia Gioenia di scienze naturali. 1994. V. 27(346). P. 201–227.
 28. Gonzalez A., Loreau M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2009. V. 40. P. 393–414.
 29. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland, 2020. URL: <http://www.algaebase.org>
 30. 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.
 31. MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. Density compensation in island faunas // Ecology. 1972. V. 53. P. 330–342.
 32. Mancuso F.P., Strain E.M.A., Piccioni E., De Clerck O., Sarà G. Status of vulnerable *Cystoseira* populations along the Italian infralittoral fringe, and relationships with environmental and anthropogenic variables // Mar. Pollut. Bull. 2018. V. 129(2). P. 762–771.

33. Maximova O.V., Moruchkova N.A. Long-term anthropogenic transformation and contemporary state of the North Caucasian macrophytobenthos (Black Sea) // *Oceanology*. 2005. V. 45. P. S168–S175.
34. Maximova O.V., Moruchkova N.A., Simakova U.V. The state of macrophytobenthos. Northeastern (Russian) shelf area // *State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)*. Black Sea Commission Publications, 2008. P. 233–239.
35. Minicheva G.G., Afanasyev D.F., Kurakin A.B. Black Sea Monitoring Guidelines: Macrophytobenthos, Istanbul, 2014. 24 p.
36. Orellana S., Hernández M., Sansón M. 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.* 2019. V. 54(3). P. 447–465.
37. Otero-Schmitt J., Pérez-Cirera J.L. Epiphytism on *Cystoseira* (Fucales, Phaeophyta) from the Atlantic coast of northwest Spain // *Botanica Marina*. 1996. V. 39(1–6). P. 445–466.
38. Pérès J.M., Picard J. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. Aix-en-Provence: Station Marine d'Endoume, 1964. 137 p.
39. Priority habitats according to the SPA/BIO protocol (Barcelona Convention) present in Italy. Identification sheets / Reilni G., Giaccone G. (eds.) // *Biologia Marina Mediterranea*. 2009. V. 16 (suppl. 1). 365 p.
40. Ribera M.A., Gómez-Garreta A., Gallardo T., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G. Check-list of Mediterranean Seaweeds. I. Fucophyceae (Warming 1884) // *Bot. Mar.* 1992. V. 35. P. 109–130.
41. Sales M., Ballesteros E. Shallow *Cystoseira* (Fucales: Ochrophyta) assemblages thriving in sheltered areas from Menorca (NW Mediterranean): relationships with environmental factors and anthropogenic pressures // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2009. V. 84. P. 476–482.
42. Sanfilippo R., Rosso A., Sciuto F., Serio D., Catra M. Serpulid Polychaetes from *Cystoseira* communities in the Mediterranean Sea // *Vie et Milieu, Life and Environment*. 2017. V. 67(3–4). P. 217–226.
43. Sburlea A. The state of macrophytobenthos. Romanian shelf area // *State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)*. Black Sea Commission Publications, 2008. P. 223–227.
44. Sciuto F., Rosso A., Sanfilippo R., Alongi G., Catra M. First data on ostracods and foraminifera living in *Cystoseira* communities in western Ionian Sea (southern Italy, Mediterranean Sea) // *Mediterranean Marine Science*. 2018. V. 18. P. 393–405.
45. Templado J. Future trends of Mediterranean biodiversity // *The Mediterranean Sea: its History and Present Challenges*. Netherlands: Springer, 2014. P. 479–498.
46. Thibaut T., Blanfune A., Boudouresque C.F., Verlaque M. Decline and local extinction of Fucales in the French Riviera: the harbinger of future extinctions? // *Mediterranean Marine Science*. 2015. V. 16. P. 206–224.
47. Thibaut T., Pinedo S., Torras X., Ballesteros E. Longterm decline of the populations of Fucales (*Cystoseira*, *Sargassum*) in the Albères coast (northwestern Mediterranean) // *Mar. Pollut. Bull.* 2005. V. 50. P. 1472–1489.
48. Tonn W.M. Density compensation in umbra-perca fish assemblages of Northern Wisconsin lakes // *Ecology*. 1985. V. 66. P. 415–429.

Effects of *Cystoseira sensu lato* (Fucales: Phaeophyceae) on Species Richness, Composition and Biomass of the Abrau Peninsula Shelf Macrophytobenthos Communities (Black Sea)

D. F. Afanasyev^{a, #}, V. V. Akatov^b

^a*Azov-Black Sea Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Rostov-on-Don, Russia*

^b*Maikop State Technological University, Maikop, Russia*

[#]*e-mail: dafanas@mail.ru*

Based on field observations of macrophytobenthos of the Abrau Peninsula of the Black Sea, the effect of the two most common and largest species of brown algae of the Black Sea sublittoral *Cystoseira bosphorica* and *Treptacantha barbata* (*Cystoseira sensu lato*) on species richness and phytocenosis biomass, as well as biomass and the occurrence of related macroalgae species of different ecological groups, have been studied. In total, in assemblages of *Cystoseira* 48 species of macroalgae were found, including 27 species of Rhodophyta, 11 species of Ochrophyta, Phaeophyceae and 10 species of Chlorophyta. It was shown that a decrease in 2–4 times of *Cystoseira* biomass in communities, as a whole does not significantly affect their species richness, but leads to a decrease in the total biomass of these cenoses and a multidirectional change in the participation (biomass, occurrence) of many species of macroalgae. The response of cenoses to a decrease in the biomass of *C. bosphorica* and *T. barbata*, as well as its negative character – a decrease in productivity and species richness – is more pronounced at greater depths.

Keywords: Black Sea, Abrau Peninsula, macrophytobenthos, *Cystoseira sensu lato*, species richness, biomass, epiliths, epiphytes