

УДК 581.55(262.5)

СИНТАКСОНОМИЯ ЗИМНИХ СООБЩЕСТВ ВОДРОСЛЕЙ-МАКРОФИТОВ СУПРАЛИТОРАЛИ И ПСЕВДОЛИТОРАЛИ СЕВЕРО-КАВКАЗСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2025 г. Д. Ф. Афанасьев^{1, 2}, * (ORCID: 0000-0001-7397-2511),
Ш. Р. Абдуллин³ (ORCID: 0000-0002-6946-2321)

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

³Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты

Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: dafanas@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2024 г.

После доработки 02.10.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

Впервые методом флористической классификации описаны зимние супра- и псевдолиторальные сообщества водорослей-макрофитов северо-восточной части Российского побережья Черного моря. Всего выявлено три ассоциации, два безранговых сообщества, один союз, один порядок и один класс. Ассоциации и сообщества описываются впервые. Для них приводятся диагностические виды. Выделенные фитоценозы сравниваются с описанными ранее в Черном море методом доминантной классификации, а также с аналогичными сообществами Средиземного моря и других морей Европы. Показано, что зимняя растительность твердых грунтов супра- и псевдолиторали северо-восточной части Черного моря состоит преимущественно из простых моно- или олиговидовых фитоценозов, включающих в основном виды-космополиты и субкосмополиты, а также единичные виды атлантического и аркто-бореального генезиса.

Ключевые слова: синтаксономия, водоросли-макрофиты, Черное море, супралитораль, псевдолитораль

DOI: 10.31857/S0134347525030016, **EDN:** PYFATL

Ранее для описания цианобактериальных и водорослевых ценозов, включая сообщества водорослей-макрофитов, в основном использовался доминантный подход (Петров, 1966; Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998). В настоящее время метод флористической классификации стал одним из ведущих прикладных методов в мире (Миркин, Наумова, 2012; Mucina et al., 2016). Он отличается высокой информативностью синтаксонов (расширяя возможности биоиндикации), гибкостью критериев классификации, открытостью системы, преемственностью разработки классификации, последовательным редуционизмом

и развитой системой номенклатуры (Миркин, Наумова, 2012). В настоящее время этот подход применяется для классификации не только сообществ высших растений, но и сообществ водорослей-макрофитов (СВМ) (Margalef, 1949, 1951; Boudouresque, 1971; Giaccone et al., 1993, 1994a, 1994b; Afanasyev et al., 2022) и цианобактериально-водорослевых ценозов (ЦВЦ) (Хайбуллина и др., 2011; Абдуллин, Миркин, 2015; Täuscher, 2017; Abdullin, 2020; Abdullin et al., 2024). Обобщены данные по синтаксономии СВМ и ЦВЦ и составлен первый общеевропейский список высших синтаксонов (Bültmann et al., 2015; Mucina et al., 2016), в который вошли

четыре класса CBM: *Entophysalidetea deustae* Giaccone in Bültmann, Roux, Egea, Julve, Bricaud, Giaccone, Täuscher, Creveld, Di Martino, Golubić et Takeuchi 2015, *Cystoseiretea* Giaccone 1965, *Lithophylletea soluti* Giaccone 1965, *Caulerpetea racemosae* Giaccone et Di Martino in Bültmann, Roux, Egea, Julve, Bricaud, Giaccone, Täuscher, Creveld, Di Martino, Golubić et Takeuchi 2015. В то время как донная растительность Средиземного моря и прилегающих районов Атлантического океана хорошо описана с использованием подхода Браун-Бланке и довольно хорошо известна (Boudouresque, 1971; Corpejans, 1972; Ballesteros, 1992; Giaccone et al., 1993, 1994a, 1994b; Bellissimo et al., 2014; Bültmann et al., 2015; Mucina et al., 2016 и др.), растительность Черного моря в этом отношении изучена недостаточно (Afanasyev, Abdullin, 2014, 2022, 2024; Afanasyev et al., 2023). Практически все попытки классификации морской растительности Черного моря, предпринятые ранее, основывались на эколого-фитоценологическом или доминантно-физиогномическом подходе (Петров, 1966; Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998).

В рамках флористической классификации растительности вся растительность микро- и макроводорослей литорали и супралиторали европейских морей в настоящее время объединена в один класс — *Entophysalidetea deustae*. Класс включает шесть порядков, из которых три объединяют растительность макроводорослей. Это порядки: *Bangietalia atropurpureae* Giaccone in Giaccone, Alongi, Cossu, Di Geronimo et Serio 1993 (морские сообщества макроводорослей на твердом субстрате верхней эулиторали и супралиторали Средиземного моря), *Neogoniolitho notarisi*—*Nemodermetalia tingitani* Molinier 1960 (морские сообщества макроводорослей на твердом субстрате нижней эулиторали Средиземного моря) и *Fucetalia vesiculosi* Julve in Bültmann, Roux, Egea, Julve, Bricaud, Giaccone, Täuscher, Creveld, Di Martino, Golubić et Takeuchi 2015 (морские сообщества макроводорослей на твердом субстрате эулиторали Атлантического океана) (Mucina et al., 2016). Еще один порядок — *Pleurocapsetalia gloeocapsoidis* Ercegovic 1932 (морские цианобактериальные сообщества на твердом субстрате супралиторали Средиземного моря и Атлантического океана) включает союз смешанных сообществ цианобактерий и макроводорослей

Ulothricio—*Bangion fuscopurpureae* den Hartog 1959 (морские сообщества цианобактерий и макроводорослей на твердом субстрате эвтрофных местообитаний супралиторали Атлантического океана и Средиземного моря) (Mucina et al., 2016). Изначально класс описан в Средиземном море, его диагностическим видом (ДВ) указывается тепловодная морская цианобактерия *Brachytrichia quoyi* Bornet et Flahault 1886 (см. Bültmann et al., 2015). В Черном море этот вид также обитает (Виноградова, Брянцева, 2017; Vinogradova, 2016; Guiry, Guiry, 2024), что предварительно позволяет считать черноморские супра- и псевдолиторальные сообщества относящимися к вышеупомянутому классу.

В серии из двух статей мы попытались на основе флористического подхода выстроить синтаксономическую схему класса *Entophysalidetea deustae* северо-кавказского побережья Черного моря. Настоящая статья посвящена построению синтаксономической системы зимних сообществ этого побережья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование основано на 64-х геоботанических описаниях, выполненных в супралиторали и псевдолиторали северо-кавказского побережья Черного моря (рис. 1) зимой и ранней весной 2010–2021 гг. Описания проводили в урезе воды, а также до 0.15 м выше уровня воды и на глубине до 0.1 м на площадках от 0.01 до 0.25 м² (Minicheva et al., 2014). Водоросли определяли при описании, уточнение таксономической принадлежности видов проводили в лаборатории. Водоросли идентифицировали с использованием определителей (Зинова, 1967; Green seaweeds..., 2007). Номенклатура водорослей дана в соответствии с AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2024). Сапробность видов приведена по неопубликованным данным А.А. Калугиной-Гутник, фитогеографическая приуроченность — по литературным источникам (Зинова, 1962, Калугина-Гутник, 1975, Cormaci et al., 1982).

Классификацию сообществ макроводорослей проводили в соответствии с подходом Браун-Бланке (Миркин и др., 2001; Braun-Blanquet 1964). Названия синтаксонов и обозначения их рангов [класс (class), порядок (order), союз (alliance), ассоциация (association)] даны



Рис. 1. Карта-схема Черного моря с обозначенным районом исследований.

согласно Международному кодексу фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2020). В характеризующие таблицы включены 32 описания. Для оценки обилия видов использовали модифицированную шкалу Браун-Бланке: г – встречается редко; “+” – незначительное участие ценопопуляции вида в фитоценозе; 1 – проективное покрытие до 5%; 2 – 6–15%; 3 – 16–25%; 4 – 26–50%; 5 – более 51% (Нешатаев, 2001). При составлении синоптических таблиц использовали шкалу константности: г – 0.1–5%; “+” – 6–10%; I – 11–20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100% (Миркин и др., 2001). Описанные синтаксоны сравнивали с аналогами из Средиземного моря. Вертикальное расчленение средиземноморского шельфа дано по Жирарделли (Ghirardelli, 1981). Термин сообщество используется для обозначения безранговых синтаксономических единиц.

Для оценки надежности полученной классификации выполнили непрямой ординационный анализ (анализ главных компонент; PCA) (Legendre, Gallagher, 2001) с использованием программного обеспечения Canoco 4.5/Canodraw 4.0 (ter Braak, Šmilauer, 2002). Структуру набора данных протестировали для выявления

и визуализации групп основных факторов среды, влияющих на видовой состав сообществ макроводорослей. Данные по видовому составу перед анализом не трансформировали.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемом районе супралиторальной и псевдолиторальной зон северо-кавказского побережья Черного моря в зимний период выявлено 14 видов макроводорослей, принадлежащих к трем отделам: 5 видов Rhodophyta, 8 – Chlorophyta и 1 вид Heterokontophyta (Phaeophyceae).

В результате обработки собранного материала выделены три ассоциации и два сообщества, объединяющих зимнюю растительность супралиторали и псевдолиторали северо-кавказского побережья Черного моря.

Продромус зимней растительности супралиторали и псевдолиторали северо-кавказского побережья Черного моря

Класс *Entophysalidetea deustae* Giaccone in Bultmann Roux, Egea, Julve, Bricaud, Giaccone, Täuscher, Creveld, Di Martino, Golubiç et Takeuchi 2015

Порядок *Bangietalia atropurpureae* Giaccone in Giaccone Alongi, Cossu, Di Geronimo et Serio 1993

Союз *Porphyron leucostictae* Julve 1992

Ассоциация *Bangio fuscopurpureae–Ulothrixetum flacca* Afanasyev et Abdullin *ass. nova*

Ассоциация *Bangio fuscopurpureae–Urosporetum penicilliformisi* Afanasyev et Abdullin *ass. nova*

Ассоциация *Blidingia minima–Bangietum fuscopurpureae* Afanasyev et Abdullin *ass. nova*.

Сообщество *Blidingia minima*

Сообщество *Pyropia leucosticta*

Характеристики синтаксонов

Класс: *Entophysalidetea deustae* Giaccone in Bultmann Roux, Egea, Julve, Bricaud, Giaccone, Täuscher, Creveld, Di Martino, Golubiç et Takeuchi 2015

ДВ: *Brachytrichia quoyi* Bornet et Flahault

Порядок: *Bangietalia atropurpureae* Giaccone in Giaccone Alongi, Cossu, Di Geronimo et Serio 1993 (= *Bangietalia fuscopurpureae* Giaccone 1993)

ДВ: *Bangia fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngbye, *Pyropia leucosticta* (Thuret) Neefus et J. Brodie, *Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, *nom. cons.*, *Polysiphonia sertularioides* (Grateloup) J. Agardh,

Hapalospongidion macrocarpum (Feldmann) León-Álvarez et González-González, *Porphyra linearis* Greville, *Porphyra umbilicalis* Kützting.

Союз: *Porphyron leucostictae* Julve, 1992 (= *Bangio fuscopurpureae* Giaccone 1993)

ДВ: те же, что и для порядка.

Ассоциация: *Bangio fuscopurpureae–Ulothrixetum flacca* Afanasyev et Abdullin *ass. nova hoc loco* (табл. 1, номенклатурный тип (*holotypus*) – описание 2)

ДВ: *Bangia fuscopurpurea*, *Ulothrix flacca*.

Описание. В сообществах ассоциации выявлено всего два вида – красная водоросль зимнего сезона *Bangia fuscopurpurea* и однолетняя зеленая *Ulothrix flacca*. Оба вида являются космополитами. Фитоценозы простые, одноярусные, встречаются в холодный период года на твердых субстратах выше уреза воды в зоне супралиторали в северо-восточной части Черного моря преимущественно в защищенных местообитаниях. В сообществах значительно преобладает *B. fuscopurpurea*. *U. flacca* имеет гораздо более низкое проективное покрытие (ПП) (до 5%). Общее проективное покрытие (ОПП) варьирует от 10 до 50%. Оба вида относятся к группам мезо- и полисапробионтов.

Таблица 1. Ассоциация *Bangio fuscopurpureae–Ulothrixetum flacca* Afanasyev et Abdullin *ass. nova*

Номер описания	1	2*	3	4	5	6	7	8	Константность
Глубина, м	–0.1	–0.1	–0.1	–0.15	–0.1	–0.1	–0.1	–0.1	
Проективное покрытие, %	25–35	50	40–50	10–15	45–50	30–40	15–20	35–40	
Число видов	2	2	2	2	2	2	2	2	
Диагностические виды ассоциации <i>Bangio fuscopurpureae–Ulothrixetum flacca</i> , союза <i>Porphyron leucostictae</i> Julve 1992 и порядка <i>Bangietalia atropurpureae</i> Giaccone in Giaccone, Alongi, Cossu, Di Geronimo et Serio 1993									
<i>Bangia fuscopurpurea</i>	4	4	3	2	2	3	2	3	V ^{2–4}
<i>Ulothrix flacca</i>	1	1	1	1	1	+	+	+	V ^{±1}

Примечание. Здесь и в табл. 2–5 звездочкой (*) отмечен голотип. Во всех таблицах для оценки обилия видов использована модифицированная шкала Браун-Бланке (Нешатаев, 2001). Шкала константности приведена согласно Миркину с соавт. (2001).

Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 29.01.2013, мыс Любви, 37.789158 E, 44.709222 N; 2 – 29.01.2013, с. Южная Озереевка, 37.628728 E, 44.669641 N; 3 – 29.01.2013, с. Южная Озереевка, 37.624085 E, 44.668084 N; 4 – 29.01.2013, мыс Любви, 37.789067 E, 44.709345 N; 5 – 29.01.2013, с. Южная Озереевка, 37.638039 E, 44.670175 N; 6 – 28.01.2013, база отдыха Лиманчик, 37.591350 E, 44.669086 N; 7 – 29.01.2013, мыс Любви, 37.787473 E, 44.709660 N; 8 – 28.01.2013, база отдыха Лиманчик, 37.591342 E, 44.669336 N.

Автор описаний: 1–8 – Д.Ф. Афанасьев.

Площадь описания, м²: 1–8 – 0.01.

Субстрат: 1–8 – бетонные конструкции.

Комментарии. Весьма сходное сообщество описано для Средиземного моря как асс. *Bangietum fuscopurpureae* Giaccone 1993 (Giaccone et al., 1993). Как и в сообществах Черного моря, доминирующими и диагностическими видами выступают *B. fuscopurpurea* и *U. flacca*. Однако в отличие от выделенных в Черном море, фитоценозы Средиземного моря включают не два, а 11 видов водорослей, в том числе несколько диагностических видов высших синтаксонов и видов с высокой константностью. К их числу относятся цианобактерии *B. quoyi* (диагностический вид класса *Entophysalidetea deustae*, *Entophysalis deusta* (Meneghini) F.E. Drouet et W.A. Daily и *Scytonematopsis crustacea* (Thuret ex Bornet et Flahault) Kováčik et Komárek, а также бурая водоросль *H. macrocarpum* (один из диагностических видов порядка *Bangietalia atropurpureae*). Для Черного моря приводится только *B. quoyi* (Vinogradova, 2016), остальные виды отсутствуют. Кроме того, для средиземноморской ассоциации указаны красные водоросли *Neogoniolithon brassica-florida* (Harvey) Setchell et L.R. Mason (в Черном море не встречается) и *Titanoderma pustulatum* (J.V. Lamouroux) Nägeli, а также зеленые *Chaetomorpha linum* (O.F. Müller) Kützing, *Cladophora dalmatica* Kützing и *Ulva flexuosa* Wulfen (см. Giaccone et al., 1993). Важно отметить, что большинство вышеперечисленных видов, представленных

в средиземноморских сообществах с доминированием *B. fuscopurpurea*, но отсутствующих в черноморских, относятся к тепловодным. Таким образом, выделенная ранее в Средиземном море ассоциация *Bangietum fuscopurpureae* – это более тепловодный вариант выделенной нами асс. *Bangio fuscopurpureae–Ulothrixetum flaccae*.

Ассоциация *Bangio fuscopurpureae–Urosporetum penicilliformisi* Afanasyev et Abdullin ass. nova hoc loco (табл. 2, номенклатурный тип (holotypus) – описание 1)

ДВ: *Bangia fuscopurpurea*, *Urospora penicilliformis* (Roth) Areschoug.

Описание. В сообществах ассоциации выявлено всего два вида – *B. fuscopurpurea* и *U. penicilliformis*, которые являются диагностическими и имеют встречаемость 100%. Фитоценозы простые, встречаются в зимне-весенний период на твердых субстратах выше уреза воды в зоне супралиторали в северной части Черного моря, в том числе в районах с периодическим опреснением. ПП *U. penicilliformis* меняется от 5 до 25%, *B. fuscopurpurea* – от 5% до 15%. ОПП невелико и составляет 25–30%. Все выявленные виды относятся к группам мезо- и полисапробионтов.

Комментарии. Для атлантических берегов северной Европы описана асс. *Bangieto–Urosporetum* den Hartog 1959 (Hartog den, 1959). Однако ден Хартог приводит описания явно экотонных

Таблица 2. Ассоциация *Bangio fuscopurpureae–Urosporetum penicilliformisi* Afanasyev et Abdullin ass. nova

Номер описания	1*	2	3	4	5	Константность
Глубина, м	–0.1	–0.1	–0.05	–0.1	–0.1	
Проективное покрытие, %	25–30	25–30	25–35	25–30	25–30	
Число видов	2	2	2	2	2	
Диагностические виды ассоциации <i>Bangio fuscopurpureae–Urosporetum penicilliformisi</i>						
<i>Urospora penicilliformis</i>	3	3	2	2	1	V ^{1–3}
Диагностические виды ассоциации <i>Bangio fuscopurpureae–Urosporetum penicilliformisi</i>, союза <i>Porphyrium leucostictae</i> Julve 1992 и порядка <i>Bangietalia atropurpureae</i> Giaccone in Giaccone, Alongi, Cossu, Di Geronimo et Serio 1993						
<i>Bangia fuscopurpurea</i>	1	1	2	1	2	V ^{1–2}

Примечание. Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 26.01.2013, коса Тузла, 36.598524 E, 45.196381 N; 2 – 26.01.2013, коса Тузла, 36.599005 E, 45.197790; 3 – 26.01.2013, коса Тузла, 36.598556 E, 45.197627 N; 4 – 26.01.2013, коса Тузла, 36.597971 E, 45.197172 N; 5 – 26.01.2013, коса Тузла, 36.598208 E, 45.197223 N.

Автор описаний: 1–5 – Д.Ф. Афанасьев.

Площадь описания, м²: 1–5 – 0.01.

Субстрат: 1–3 – бетонные конструкции, 4–5 – деревянные конструкции.

сообществ, которые, кроме *B. fuscopurpurea*, *U. penicilliformis* и *U. flacca*, включают целый комплекс видов, распространенных в нижележащем поясе: *Blidingia minima* (Kützing) Kylin, *Ulva compressa* Linnaeus, *Fucus vesiculosus* Linnaeus и т.д. К сожалению, ден Хартог не выделяет голотип (Hartog den, 1959), соответственно, его ассоциация не является валидной.

Интересно, что в Средиземном море такие сообщества, по-видимому, не встречаются. Возможно потому, что *U. penicilliformis* — вид аркто-бореального происхождения, и хотя его ареал захватывает отдельные акватории северной части Средиземного моря, сколько-нибудь значительного развития этот вид там не достигает. Вероятно, в Средиземное и Черное моря *U. penicilliformis* попал в состав обсуждаемого сообщества в более холодный, чем нынешний, исторический период, однако с потеплением, очевидно, выпал из сообществ более теплого Средиземного моря, но остался важным компонентов сообществ в северной части Черного моря.

Таким образом, зимние ассоциации с доминированием *B. fuscopurpurea* по градиенту похолодания располагаются следующим образом: *Bangietum fuscopurpureae* → *Bangio fuscopurpureae*—*Ulothrixetum flaccae* → *Bangio fuscopurpureae*—*Urosporetum penicilliformisi*.

В Черном море сообщество, аналогичное *Bangio fuscopurpureae*—*Urosporetum penicilliformisi*, под названием асс. *Bangia*—*Urospora*—*Scytosiphon* впервые описано Н.В. Морозовой-Водяницкой (1959), использовавшей доминантный подход. Она указывает, что сообщества развиваются в зимне-весенний период, причем *B. fuscopurpurea* и *U. penicilliformis* встречаются исключительно в зоне супралиторали и способны переносить значительное опреснение и загрязнение, тогда как *S. lomentaria* встречается как в зоне супралиторали, так и в сублиторали на глубине до 0.5 м, и не встречается в загрязненных и опресненных местообитаниях. А.А. Калугина-Гутник (1975) описала три отдельные ассоциации с доминированием вышеупомянутых видов: асс. *Bangia fuscopurpurea*, асс. *Urospora penicilliformis* и асс. *Scytosiphon lomentaria*. Все сообщества монодоминантные, развиваются в зимний период. Первые характерны для супралиторальной зоны, последнее — для зоны псевдолиторали. В составе

асс. *Bangia fuscopurpurea* А.А. Калугина-Гутник указывает пять видов, среди них, кроме доминанта, *U. penicilliformis*, *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey, *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye и *Pseudoralsia verrucosa* (Areschoug) Parente, R.L. Fletcher et G.W. Saunders. В составе асс. *Urospora penicilliformis* — *B. fuscopurpurea*, *E. siliculosus*, *S. lomentaria* и *P. leucosticta* (Калугина-Гутник, 1975). В интерпретации этого автора ассоциации различаются лишь степенью доминирования того или иного вида при сходном видовом составе. Лишь асс. *Scytosiphon lomentaria*, будучи приурочена к другому поясу, включает 25 видов, в том числе вышеперечисленные. Аналогичные ассоциации выделял и В.В. Громов (1998).

Следовательно, ранее с позиции флористической классификации с соблюдением требований кодекса фитосоциологической номенклатуры маловидовые сообщества с доминированием *B. fuscopurpurea* в Черном море не описывались.

Сообщество *Pyropia leucosticta* (табл. 3)

ДВ: *Pyropia leucosticta*.

Описание. Диагностическим и единственным константным видом сообщества является красная атлантическая водоросль зимнего сезона *P. leucosticta*. Фитоценозы простые, однопорослевые, моновидовые. Сообщество встречается зимой и ранней весной на твердом грунте на глубине 5–10 см в северо-восточной части Черного моря, в районе Керченского пролива в водах с соленостью 14–19‰. ОПП составляет 10–25%. В отдельных описаниях с низким ПП встречаются *E. siliculosus* и *B. minima*, которые не играют существенной роли в формировании сообщества.

Комментарии. Для литоральной зоны Северного моря известна асс. *Monostrometo*—*Porphyretum leucostictae* den Hartog 1959 (Hartog den, 1959). Ее диагностическими видами являются *P. leucosticta* и *Gayralia oxysperma* (Kützing) K.L. Vinogradova ex Scagel, Gabrielson, Garbary, Golden, Hawkes, Lindstrom, Oliveira, et Widdowson, высококонстантными — *U. compressa* и *Ulva prolifera* O.F. Müller. Кроме этих видов ден Хартог указывает в составе сообществ также *Ulva intestinalis* Linnaeus, *F. vesiculosus*, *B. fuscopurpurea*, *U. penicilliformis* и другие (Hartog den, 1959).

В Средиземном море описана асс. *Porphyretum leucostictae* Boudouresque 1971, сходная

Таблица 3. Сообщество *Pyropia leucosticta*

Номер описания	1	2	3	4	5	6	Константность
Глубина, м	0.1	0.1	0.1	0.1	0.05	0.1	
Проективное покрытие, %	40	35	35	40–55	20–30	50	
Число видов	1	1	1	2	1	2	
Диагностический вид сообщества <i>Pyropia leucosticta</i> , союза <i>Porphyron leucostictae</i> Julve 1992 и порядка <i>Bangietalia atropurpureae</i> Giaccone in Giaccone, Alongi, Cossu, Di Geronimo et Serio 1993							
<i>Pyropia leucosticta</i>	3	3	3	3	2	2	V ²⁻³

Примечание. Спорадические виды: *Ectocarpus siliculosus* 4 (+); *Blidingia minima* 6 (+).

Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 23.01.2014, мыс Большой Утриш, 37.379257 E, 44.757373 N; 2 – 23.01.2014, мыс Большой Утриш, 37.376485 E, 44.758961 N; 3 – 21.01.2014, мыс Железный Рог, 36.712146 E, 45.120783 N; 4 – 21.01.2014, мыс Железный Рог, 36.693724 E, 45.125912 N; 5 – 23.01.2014, мыс Большой Утриш, 37.381764 E, 44.759510 N; 6 – 21.01.2014, мыс Железный Рог, 36.742651 E, 45.108694 N.

Автор описаний: 1–6 – Д.Ф. Афанасьев.

Площадь описания, м²: 1–6 – 0.01.

Субстрат: 1–2, 5 – валуны; 3–4, 6 – литифицированный ракушечник.

с описываемой нами. Ее диагностическими видами являются *P. leucosticta*, *S. lomentaria* и *P. sertularioides*, доминирующими видами – *N. brassica-florida* и *S. lomentaria* (Giaccone et al., 1993). Автор, описавший эту ассоциацию, дополнительно в качестве диагностических видов приводит *Rivularia polyotis* Roth ex Bornet et Flahault, *Porphyra linearis* Greville и *Porphyra umbilicalis* Kützing (см. Boudouresque, 1971). Из всех перечисленных видов, на северо-восточном побережье Черного моря встречаются только *P. leucosticta* и *S. lomentaria*. Таким образом, описанное нами сообщество *Pyropia leucosticta* является обедненным вариантом средиземноморской асс. *Porphyretum leucostictae* Boudouresque 1971.

С описываемым сообществом *Pyropia leucosticta* сходна ассоциация *Pyropia leucosticta* + *Bryopsis plumosa*, описанная в Черном море с позиции доминантного подхода (оригинальное название *Porphyra leucosticta* + *Bryopsis plumosa*) (Калугина-Гутник, 1975). По данным А.А. Калугиной-Гутник, эта полидоминантная, мезо- и полисапробная ассоциация развивается в зимний период на глубине от 0 до 0.5 м и характеризуется доминированием *P. leucosticta*. Субдоминантами выступают *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh и *U. intestinalis*. Ядро ассоциации составляют также *Bryopsis hypnoides* J.V. Lamouroux, *B. fuscopurpurea*, *U. penicilliformis*, *E. siliculosus*, *S. lomentaria* и др.

Сообщество *Blidingia minima* (табл. 4)

ДВ: *Blidingia minima*.

Описание. Диагностическим и единственным видом сообщества является субкосмополитная зеленая однолетняя водоросль *B. minima*. Фитоценозы простые, одноярусные, моновидовые, встречаются на твердых, преимущественно вертикальных поверхностях, в уресе воды и на 5–10 см выше уреза в северо-восточной части Черного моря, в Керченском проливе на открытых берегах, в водах с соленостью 14–19‰. ОПП варьирует от 20 до 90%. Фитоценозы отмечены в течение всего года, однако максимального развития достигают в осенне-зимний период.

Комментарии. Сообщества с доминированием видов рода *Blidingia* неоднократно описывались для побережий Европы под разными названиями и в разном объеме: сообщество *Enteromorpha minima* (Carter, 1933), ассоциация *Blidingia minima* (Sundene, 1953; Jorde, 1966; Munda, 1978; Polderman, 1979), сообщество *Monostroma oxyspermum-Blidingia* (Donze, 1968), *Lichina pygmaea-Blidingia minima-Hildenbrandia rubra* (Pérez-Cirera, Maldonado, 1982), асс. *Blidingietum minima* den Hartog 1959 (Hartog den, 1955, 1959; Nienhuis, 1970) и т.п.

Очевидно, что описанные сообщества относятся к тождественной растительности,

Таблица 4. Сообщество *Blidingia minima*

Номер описания	1*	2	3	4	5	6	7	8	Константность
Глубина, м	0	0	-0.1	0	-0.05	-0.05	-0.1	-0.1	
Проективное покрытие, %	80–90	80–90	50	70	70–80	70–80	35	17.5	
Число видов	1	1	1	1	1	1	1	1	
Диагностический вид сообщества <i>Blidingia minima</i>									
<i>Blidingia minima</i>	5	5	4	4	4	4	3	2	V ²⁻⁵

Примечание. Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 27.01.2013, мыс Железный Рог, 36.732101 E, 45.110127 N; 2 – 28.01.2013, мыс Железный Рог, 36.728990 E, 45.113761 N; 3 – 30.11.2013, п. Веселовка, 36.880547 E, 45.109604 N; 4 – 21.01.2014, мыс Железный Рог, 36.688108 E, 45.127021 N; 5 – 22.05.2014, коса Чушка, 36.668718 E, 45.342965 N; 6 – 09.08.2014, пляж Алексино, 37.797381 E, 44.666933 N; 7 – 22.01.2014, база отдыха Лиманчик, 37.592272 E, 44.669363 N; 8 – 29.11.2013, мыс Железный Рог, 36.669819 E, 45.132237 N.

Автор описаний: 1–8 – Д.Ф. Афанасьев.

Площадь описания, м²: 1–4, 7 – 0.01; 5 – 0.25; 6, 8 – 0.0625.

Субстрат: 1, 2, 4, 8 – литифицированный ракушечник; 3, 5 – бетонные конструкции; 6, 7 – валуны.

а различия в трактовке объемов являются результатом локальных экологических различий, расхождений в представлениях об однородности этой растительности и ее пространственно-временной динамике (Gallardo, Pérez-Cirera, 1985). Наиболее подробно сообщества описаны для побережья Северного моря (Hartog den, 1959) и для Атлантического побережья Испании (Gallardo, Pérez-Cirera, 1985). Ден Хартог описал асс. *Blidingietum minima* как одну из наиболее распространенных для берегов Нидерландов (Hartog den, 1959). Однако в составе этой ассоциации, кроме *B. minima*, он отмечает более 20 видов водорослей-макрофитов, в том числе с достаточно высоким постоянством: *U. flacca*, *P. umbilicalis*, *U. compressa* и даже *F. vesiculosus*, а в качестве второго диагностического вида указывает эндофитную водоросль *Chlorocystis moorei* (N.L. Gardner) Darienko, Rad-Menéndez, Campbell et Pröschold, не встречающуюся в Черном море. Описания ден Хартога (Hartog den, 1959) довольно сильно различаются по составу. Совершенно очевидно, что под одним названием он описывает несколько разных сообществ, занимающих весь пояс верхней эулиторали, куда попадают виды, произрастающие в сообществах как ниже, так и выше исследуемой зоны. К сожалению, голотип ассоциации не указан (Hartog den, 1959). Описываемое нами моновидовое сообщество *Blidingia minima* в Черном море отличается от асс. *Blidingietum minima*, выделенной ден Хартогом, диагностическими видами, что не позволяет однозначно отнести наше сообщество к данной ассоциации.

Наиболее близки нашему сообществу сообщества с доминированием *B. minima*, описанные с побережья Испании (Gallardo, Pérez-Cirera, 1985). В зависимости от интенсивности волнового воздействия и солености авторы выделили шесть вариантов сообществ, однако не описали их как ассоциации. Один из вариантов достаточно схож с нашим описанием и включает виды *B. minima*, *B. fuscopurpurea*, *U. flacca*, *U. penicilliformis* и *P. umbilicalis*. Причем *B. minima* образует почти моновидовые сообщества, являясь наиболее многочисленным таксоном (Gallardo, Pérez-Cirera, 1985). Другие варианты мы здесь не рассматриваем, так как они либо содержат виды, которые в Черном море не встречаются, либо явно представляют собой экотонные сообщества, сходные с теми, что описал ден Хартог (Hartog den, 1959). Для установления синтаксономического статуса описываемого нами сообщества необходимы дополнительные исследования.

По непонятной причине фитоценозы *Blidingia minima* в Черном море ранее не описывались.

Следует отметить, что на основании исследований в Балтийском море, выполненных с использованием методов геносистематики, показано, что разнообразие супралиторальных сообществ, каждое из которых сложено каким-либо отдельным видом рода *Blidingia*, гораздо выше, чем считалось до сих пор. При этом отдельное сообщество занимает сходные, но все же отличающиеся по солености и экспозиции местообитания (Afanasyev et al., 2022).

Можно предположить, что в Черном море наблюдается аналогичная ситуация – разнообразие видов рода здесь может быть гораздо выше, чем считалось ранее.

Ассоциация *Blidingia minima*–*Bangietum fuscopurpureae* Afanasyev et Abdullin *ass. nova hoc loco* (табл. 5, номенклатурный тип (*holotypus*) – описание 3)

ДВ: *Blidingia minima*, *Bangia fuscopurpurea*.

Описание. Фитоценозы сложены двумя диагностическими видами. Сообщества ассоциации встречаются в холодный период года на твердом грунте в супра- и псевдолиторали в северо-восточной части Черного моря в водах с соленостью 15–19‰. Общее проективное покрытие варьирует от 5 до 70%.

Комментарии. Ранее неоднократно отмечалось, что в сообщества с доминированием *B. minima* могут внедряться виды из ценозов, расположенных выше пояса *Blidingia*, в частности, *B. fuscopurpurea*, *U. penicilliformis*, виды рода *Porphyra* (den Hartog, 1959; Ardré, 1971; Pérez-Cirera, 1981; Pérez-Cirera, Maldonado, 1982). Примечательно, что максимальное развитие сопутствующих видов обычно приходится на зимние месяцы (Gallardo, Pérez-Cirera, 1985).

Непрямой ординационный анализ выделенных сообществ показал их экологическую

обособленность (рис. 2; $\lambda_1 = 0.501$, $\lambda_2 = 0.240$). Основным фактором в распределении описываемых сообществ является глубина. Крайнее левое положение на первой оси занимает группа Е (сообщество *Pyropia leucosticta*), фитоценозы которой располагаются на глубине 5–10 см ниже уреза воды. Сообщества группы С (крайне правое положение на оси, асс. *Bangia fuscopurpureae*–*Ulothrixetum flaccae*) встречаются строго в зоне супралиторали, там же обнаруживаются сообщества группы D (асс. *Bangia fuscopurpureae*–*Urosporetum penicilliformisi*) и, частично, В (асс. *Blidingia minima*–*Bangietum fuscopurpureae*). Фитоценозы группы А (сообщество *Blidingia minima*) занимают промежуточное положение между указанными группами. Вторая ось интерпретируется с трудом. Нельзя исключать, что она связана с температурой воды.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Черном море зимняя растительность макроводорослей твердых грунтов супра- и псевдолиторали представлена тремя ассоциациями, двумя сообществами, одним союзом (*Porphyrion leucostictae*) и одним порядком (*Bangietalia atropurpureae*) класса *Entophysalidetea deustae*. Следует отметить, что из-за сомнительного объема класса *Entophysalidetea deustae*, объединяющего растительность мелководья всех

Таблица 5. Ассоциация *Blidingia minima*–*Bangietum fuscopurpureae* Afanasyev et Abdullin *ass. nova*

Номер описания	1	2	3*	4	5	Константность
Глубина, м	–0.1	0.03–0.05	0	0	0	
Проективное покрытие, %	70	5–10	30–40	5–10	10–15	
Число видов	2	2	2	2	2	
Диагностические виды сообщества <i>Blidingia minima</i>						
<i>Blidingia minima</i>	2	+	2	3	2	V ^{±3}
Диагностические виды ассоциации <i>Blidingia minima</i>–<i>Bangietum fuscopurpureae</i>, союза <i>Porphyrion leucostictae</i> Julve, 1992 и порядка <i>Bangietalia atropurpureae</i> Giaccone in Giaccone, Alongi, Cossu, Di Geronimo et Serio 1993						
<i>Bangia fuscopurpurea</i>	3	2	2	2	+	V ^{±3}

Примечание. Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 21.01.2014, мыс Железный Рог, 36.710777 E, 45.120413 N; 2 – 28.01.2013, мыс Большой Утриш, 37.384292 E, 44.759742 N; 3 – 29.01.2013, с. Южная Озереевка, 37.631589 E, 44.670013 N; 4 – 28.01.2013, база отдыха Лиманчик, 37.591270 E, 44.669486 N; 5 – 23.01.2014, мыс Большой Утриш, 37.385805 E, 44.763002 N.

Автор описаний: 1–5 – Д.Ф. Афанасьев.

Площадь описания, м²: 1–5 – 0.01.

Субстрат: 1 – литифицированный ракушечник; 2, 3 – бетонные конструкции; 4, 5 – валуны.

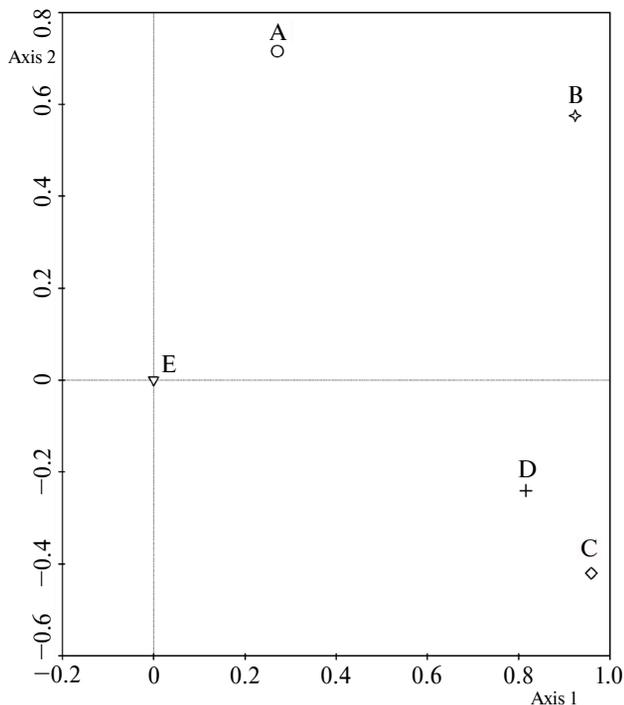


Рис. 2. Ординационный анализ зимней растительности супралиторали и псевдолиторали северо-кавказского побережья Черного моря. Условные обозначения: А (круг) – сообщество *Blidingia minima*; В (звезда) – ассоциация *Blidingia minima*–*Bangietum fuscopurpureae*; С (ромб) – ассоциация *Bangio fuscopurpureae*–*Ulothrixetum flaccae*; D (крест) – ассоциация *Bangio fuscopurpureae*–*Urosporetum penicilliformisi* и E (треугольник) – сообщество *Pyropia leucosticta*.

морей Европы, как северных, так и южных, мы относим все описанные синтаксоны к этому классу только предварительно. В будущем объеме класса необходимо пересмотреть, однако это требует исследований не только в Черном море, но и в других морских водоемах Европы.

Описанные для Средиземного моря порядок *Bangietalia atropurpureae* и союз *Porphyrion leucostictae* Julve, 1992 включают 8 диагностических видов: *B. fuscopurpurea*, *P. leucosticta*, *U. flaccata*, *S. lomentaria*, *P. sertularioides*, *H. macrocarpum*, *P. linearis* и *P. umbilicalis*. Последние три вида в Черном море не встречаются. Состав диагностических видов позволяет отнести описанные черноморские сообщества к вышеупомянутому союзу и порядку, однако в целом их следует считать обедненными вариантами средиземноморских.

В составе союза *Porphyrion leucostictae* в Средиземном море описано 4 ассоциации (Giaccone

et al., 1993), из которых одна – асс. *Bangietum fuscopurpureae* – аналогична выделенным черноморским синтаксонам. Еще одна средиземноморская асс. *Polysiphonio–Lithophylletum papilloso* Marino, Di Martino et Giaccone 1999 в Черном море полностью отсутствует. Отдельно надо сказать о средиземноморской асс. *Nemalio–Rissoelletum verruculosae* Boudouresque 1971, аналогов которой на северо-восточном побережье Черного моря не выявлено, однако сообщества с доминированием *Nemalion elminthoides* (Vellei) Batters описаны для берегов Крыма (Морозова-Водяницкая, 1959; Калугина-Гутник, 1975; Мильчакова и др., 2015).

Обращает на себя внимание тот факт, что в северо-восточной части Черного моря, несмотря на ограниченный видовой состав, зимние сообщества представлены большим числом вариантов, чем в Средиземном. Причем среди них есть такие, которые более сходны с сообществами Северного моря, нежели Средиземного, что указывает на значительную роль температуры в формировании своеобразного облика сообществ приурезовой зоны воды северо-восточной части Черного моря.

Сравнение классификации зимней растительности Черного моря, выполненной разными подходами – доминантным (Морозова-Водяницкая, 1959; Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998) и флористическим показывает, что результаты оказываются сопоставимыми. И это не удивительно, учитывая маловидовую структуру сообществ с наличием ярко выраженного доминанта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют, что зимняя растительность твердых грунтов супра- и псевдолиторали северо-восточной части Черного моря состоит преимущественно из простых моно- или олиговидовых сообществ, включающих в основном виды-космополиты и субкосмополиты, а также единичных видов атлантического и аркто-бореального генезиса. При этом разнообразие зимних сообществ выше таковых Средиземного моря за счет присутствия холодноводных видов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Азово-Черноморского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Донского государственного технического университета и Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдуллин Ш.Р., Миркин Б.М.* Синтаксономия цианобактериально-водорослевых ценозов пещер России и некоторых сопредельных государств // *Растительность России*. 2015. № 27. С. 3–23.
- Виноградова О.Н., Брянцева Ю.В.* Таксономическая ревизия Cyanobacteria/Cyanoprokaryota Черноморского побережья Украины // *Альгология*. 2017. Т. 27. Вып. 4. С. 436–457.
<https://doi.org/10.15407/alg27.04.436>
- Громов В.В.* Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 1998. 50 с.
- Зинова А.Д.* К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана // Комиссия по рыбохозяйственному исследованию западной части Тихого океана. Конф. по совмест. исслед. флоры и фауны. Тез. докл. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 1962. С. 1–11.
- Зинова А.Д.* Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.—Л.: Наука. 1967. 399 с.
- Калугина-Гутник А.А.* Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка. 1975. 246 с.
- Мильчакова Н.А., Александров В.В., Бондарева Л.В. и др.* Морские охраняемые акватории Крыма: Научный справочник. Симферополь: Н. Оріанда. 2015. 312 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем. 2012. 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности. М.: Логос. 2001. 264 с.
- Морозова-Водяницкая Н.В.* Растительные ассоциации в Черном море // Тр. Севастопольской биол. станции. 1959. Т. XI. С. 3–28.
- Нешатаев Ю.Н.* О некоторых задачах и методах классификации растительности // *Растительность России*. 2001. № 1. С. 57–61.
<https://doi.org/10.31111/vegus/2001.01.57>
- Хайбуллина Л.С., Суханова Н.В., Кабиров Р.Р.* Флора и синтаксономия почвенных водорослей и цианобактерий урбанизированных территорий. Уфа: АН РБ, Гилем. 2011. 216 с.
- Abdullin S.R.* The syntaxonomical diversity features of cyanobacterial and algal communities in the underground and surface watercourse // *Phytocoenologia*. 2020. V. 50. P. 235–248.
<https://doi.org/10.1127/phyto/2020/0345>
- Abdullin S.R., Nikulin A.Y., Bagmet V.B. et al.* Study on syntaxonomic diversity of algal cenoses in soils of the Russian Far East, using an integrative taxonomic approach // *Plants (Basel)*. 2024. V. 13. № 2. Art. ID306.
<https://doi.org/10.3390/plants13020306>
- Afanasyev D.F., Abdullin Sh.R.* Experience in analyzing organization of bottom vegetation on the Russian Black Sea shelf using indirect ordination // *Russ. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 1. P. 80–82.
<https://doi.org/10.1134/S1067413614010020>
- Afanasyev D.F., Abdullin Sh.R.* Syntaxonomy of oligosaprobiont macroalgae communities of the Black Sea sublittoral (North Caucasus shelf, Russia) // *Plant Biosyst.* 2022. V. 156. № 5. P. 1222–1236.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2022.2029970>
- Afanasyev D.F., Steinhagen S., Abdullin Sh.R., Weinberger F.* Vegetation of the supralittoral and upper sublittoral zones of the Western German Baltic Sea coast: a phytosociological study // *Bot. Mar.* 2022. V. 65. № 2. P. 121–133.
<https://doi.org/10.1515/bot-2021-0026>
- Afanasyev D.F., Berezenko N.S., Barinova S., Abdullin S.R.* Syntaxonomy of charophyte algal communities in the northeastern part of the Black Sea (Russia) // *Environments*. 2023. V. 10. № 9. Art. ID154.
<https://doi.org/10.3390/environments10090154>
- Afanasyev D.F., Abdullin Sh.R.* Floristic classification of opportunistic green macroalgae communities of the

- European myxomesohaline seas // Bot. Pac.—J. Plant Sci. Conserv. 2024. V. 13. № 1. P. 167–177.
<https://doi.org/10.17581/bp.2024.13115>
- Ardré F.* Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. II. Écologie et chorologie // Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz. 1971. V. 8. P. 359–574.
- Ballesteros E.* Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans. 1992. 616 p.
- Bellissimo G., Rull Lluch J., Tomasello A., Calvo S.* The community of *Cystoseira brachycarpa* J. Agardh emend. Giaccone (Fucales, Phaeophyceae) in a shallow hydrothermal vent area of the Aeolian Islands (Tyrrhenian Sea, Italy) // Plant Biosyst. 2014. V. 148. № 1. P. 21–26.
- Boudouresque C.F.* Contribution à l'étude phytosociologique des peuplements algaux des côtes varoises // Vegetatio. 1971. V. 22. P. 83–184.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Wien: Springer. 1964. 865 p.
- Bültmann H., Roux C., Egea J.M. et al.* Validations and descriptions of European syntaxa of vegetation dominated by lichens, bryophytes and algae // Lazaroa. 2015. V. 36. P. 107–129.
https://doi.org/10.5209/rev_LAZA.2015.v36.51255
- Carter N.* A comparative study of the algal flora of two salt marshes // J. Ecol. 1933. V. 21. P. 385–403.
- Coppejans E.* Résultats d'une étude systématique et écologique de la population algale des côtes rocheuses du Dramont, St. Raphaël (Var, France) // Biol. Jb. Dodonaea. 1972. V. 40. P. 153–180.
- Cormaci M., Duro A., Furnari G.* Considerazioni sugli elementi fitogeografici della flora algale della Sicilia // Naturalista Siciliano. 1982. V. 6. P. 7–14.
- Donze M.* The algal vegetation of the Ria de Arosa (NW Spain) // Blumea. 1968. V. 16. P. 159–192.
- Gallardo T., Pérez-Cirera J.L.* Las comunidades de *Blidingia* Kylin (Chlorophyta) en el NO de España // An. Jardín Bot. Madr. 1985. V. 41. P. 237–245.
- Ghirardelli E.* La vita delle acque. Torino: UTET. 1981. 628 p.
- Giaccone G., Alongi G., Cossu A. et al.* La vegetazione marina bentonica del Mediterraneo: I. Sopralitorale e mesolitorale: Proposte di aggiornamento // Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. 1993. V. 26. P. 245–291.
- Giaccone G., Alongi G., Pizzuto F., Cossu A.* La vegetazione marina bentonica fotofila del Mediterraneo: III. Infra-litorale e Circalitorale. Proposte di aggiornamento // Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. 1994a. V. 27. P. 111–157.
- Giaccone G., Alongi G., Pizzuto F., Cossu A.* La Vegetazione marina bentonica sciafila del Mediterraneo: II. Infralitorale e circalitorale: Proposte di aggiornamento // Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. 1994b. V. 27. P. 201–227.
- Green seaweeds of Britain and Ireland. *Brodie J., Maggs J.A., John D.M.*, Eds. London: British Phycological Society. 2007. 250 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland. 2024. Available at <https://www.algaebase.org>
- Hartog C. den.* A classification system for the epilithic algal communities of the Netherlands' coast // Acta Bot. Neerl. 1955. V. 4. P. 126–135.
- Hartog C. den.* The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands // Wentia. 1959. V. 1. P. 1–241.
- Jorde I.* Algal associations of a coastal area south of Bergen, Norway // Sarsia. 1966. V. 23. P. 1–52.
- Legendre P., Gallagher E.D.* Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // Oecologia. 2001. V. 129. P. 271–280.
<https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Margalef R.* Las asociaciones de algas en las aguas dulces de pequeño volumen del noreste de España // Vegetatio. 1949. V. 1. P. 258–284.
<https://doi.org/10.1007/BF00184535>
- Margalef R.* Regiones limnológicas de Cataluña y ensayo de sistematización de las asociaciones de algas // Collect. Bot. 1951. V. 3. P. 43–67.
- Minicheva G.G., Afanasyev D.F., Kurakin A.B.* Black Sea monitoring guidelines: Macrophytobenthos. Istanbul: BSC. 2014. 24 p.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K. et al.* Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 2016. V. 19. P. 3–264.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Munda I.M.* Salinity dependent distribution of benthic algae in estuarine areas of Icelandic fjords // Bot. Mar. 1978. V. 21. P. 451–468.
- Nienhuis P.H.* The benthic algal communities of flats and salt marshes in the Grevelingen, a sea-arm in the south-western Netherlands // Neth. J. Sea Res. 1970. V. 5. P. 20–49.
- Pérez-Cirera J.L.* Las algas y su medio // Enciclopedia Temática Asturiana. V. 1: Botánica. Oviedo. 1981. P. 17–70.
- Pérez-Cirera J.L., Maldonado J.L.* Principales tipos de vegetación bentónica y su zonación en el litoral

- comprendido entre las rías de Camariñas y de Gorme y Lage (costa de Camelle, La Coruña) // *Collect. Bot.* 1982. V. 13. P. 893–910.
- Polderman P.J.G.* The saltmarsh algae of the Wadden Sea // *Flora and vegetation of the Wadden Sea: Final report of the section “Marine Botany”*. Rotterdam: Balkema. 1979. P. 124–160.
- Sundene O.* The algal vegetation of Oslofjord. Oslo: Dybwad. 1953. 244 p.
- Täuscher L.* Vegetation // *Das Havelland um Rathenow und Premnitz: Eine landeskulturelle Bestandsaufnahme – Landschaften in Deutschland*. Kinder S., Porada H.T., Eds. Köln: Böhlau Verlag. 2017. Bd. 74. 454 s.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P.* CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user’s guide: Software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power. Ithaca, N.Y., USA. 2002. 500 p.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F. et al.* International Code of phytosociological nomenclature: 4th ed. // *Appl. Veg. Sci.* 2020. V. 24. P. 1–62. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- Vinogradova O.N.* Representatives of Stigonematales in the flora of Ukraine: diversity, ecology, and taxonomic position // *Int. J. Algae.* 2016. V. 18. № 1. P. 67–80. <https://doi.org/10.15407/alg26.01.056>

Syntaxonomy of the Winter Supralittoral and Pseudolittoral Macroalgal Communities of the North Caucasus Coast of the Black Sea

© 2025 D. F. Afanasyev^{a, b, *}, Sh. R. Abdullin^c

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

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

^c*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

*e-mail: dafanas@mail.ru

The winter supra- and pseudolittoral macroalgal communities of the northeastern part of the Russian Black Sea coast have been described, for the first time, using a floristic classification. A total of three associations, two communities, one alliance, one order, and one class have been identified. The associations and communities have been described for the first time. Diagnostic species for them are provided. The identified phytocenoses are compared with those previously described from the Black Sea based on the dominant classification method. These are also compared with similar communities in the Mediterranean Sea and other European seas. It is shown that the winter vegetation on hard substrates in the supra- and pseudolittoral zones of the northeastern Black Sea consists mainly of simple mono- or oligospecific communities, predominantly comprised of cosmopolitan and subcosmopolitan species, along with a few species of Atlantic and Arctic-boreal origin.

Keywords: syntaxonomy, macroalgae, the Black Sea, pseudolittoral zone, supralittoral zone