

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.55(262.5)

СИНТАКСОНОМИЯ КЛАССА *ZOSTERETEA* PIGNATTI 1953
ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ

© 2024 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
**e-mail: crplant@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2023 г.
После доработки 01.12.2023 г.
Принята к публикации 04.12.2023 г.

В пределах восточной части российского шельфа Черного и Азовского морей выполнены геоботанические описания сообществ зостер и проведен анализ синтаксономии класса *Zosteretea* Pignatti 1953 с учетом разнообразия водорослей-макрофитов. Всего в исследованном районе выявлено 6 сообществ с доминированием зостер, все описываются впервые. Полученные результаты свидетельствуют, что учет встречаемости водорослей-макрофитов во флористической классификации сообществ с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* позволяет надежно выделить несколько сообществ, имеющих характерные особенности состава, экологии и расположения. Показано, что олигосапробионтная морская сублиторальная растительность песчаных и илисто-песчаных грунтов северо-восточной части Черного и Азовского морей представлена широко распространенными цветковыми растениями бореального происхождения и сопутствующими короткоциклическими видами водорослей-макрофитов космополитного и субкосмополитного комплекса.

Ключевые слова: *Zostera marina*, *Nanozostera noltei*, синтаксономия, водоросли-макрофиты, Черное море, Азовское море

DOI: 10.31857/S0134347524020056

В современном понимании класс *Zosteretea* Pignatti 1953 — один из самых небольших классов растительности. Он включает сублиторальные и, реже, литоральные сообщества погруженных в морскую воду цветковых растений родов *Zostera* L., *Nanozostera* Tomlinson & Posluszny и *Posidonia* K.D. König на илистом и песчаном грунте. Первоначально в этот класс была включена вся фанерогамная подводная растительность Средиземноморья и Атлантики (Голуб, Соколов, 1998), однако в настоящее время ее разделили на два класса: *Zosteretea* Pignatti 1953 (растительность песчано-илистой сублиторали умеренных и субарктических

морей Европы) и *Halodulo wrightii-Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999 (растительность песчано-илистой сублиторали тропических и субтропических морей Атлантического океана) (Mucina et al., 2016). Выделение еще одного класса — *Posidonietea* Den Hartog 1976 (растительность песчано-каменистой сублиторали умеренно-теплых вод Средиземного моря) — в последнем продромусе Европы не поддерживается, он сведен до порядка *Posidonietalia oceanicae* Den Hartog ex Mucina 2016 класса *Zosteretea* Pignatti 1953 (Mucina et al., 2016). Сейчас во всем классе *Zosteretea* Pignatti 1953 насчитывается всего 3 (!) признанные большинством

Таблица 1. Синтаксономия класса *Zosteretea* Pignatti 1953 (по: Mucina et al., 2016)

Класс	Порядок	Союз	Ассоциация
<i>Zosteretea</i> Pignatti 1953	<i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953	<i>Zosterion marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953	<i>Zosteretum marinae</i> (Van Goor 1921) Harmsen 1936
		<i>Nanozosterion noltii</i> Den Hartog ex Mucina 2016	<i>Zosteretum nanae</i> Pignatti 1953
	<i>Posidonietalia oceanicae</i> Den Hartog ex Mucina 2016	<i>Posidonion oceanicae</i> Br.-Bl. ex Molinier 1960	<i>Posidonietum oceanicae</i> (Funk 1927) Molinier 1958

синтаксономистов ассоциации, разделенные по 3 союзам и 2 порядкам (табл. 1).

Сообщества зостер включают достаточно большое количество видов водорослей, в том числе эпибионтов, однако их разнообразие обычно не рассматривается в контексте выделения новых синтаксонов. Существуют две противоположные точки зрения на использование водорослей-макрофитов в качестве диагностических видов синтаксонов сообществ зостер. По мнению одних исследователей, диагноз сообществ класса *Zosteretea* Pignatti 1953 недостаточно осуществлять только по цветковым растениям. Так, например, монодоминантные сообщества с *Zostera marina* L. в Черном и Белом морях нельзя признать биоценотически идентичными, для выявления различий между ними необходимо включать в описания и водоросли (Голуб, Соколов, 1998). Противоположная точка зрения сводится к тому, что в зависимости от солености и температуры воды число водорослей-эпифитов может значительно варьировать, поэтому они не могут быть использованы для классификации группы (Seagrass meadows..., 2008). Следует отметить также, что сообщества зостер, как правило, не попадают в фокус внимания ни специалистов по цветковой растительности (в силу непростой доступности), ни альгологов (в силу высокой степени доминирования цветковых растений и гораздо меньшего, по сравнению с альгоценозами, разнообразия водорослей-макрофитов). В описаниях, сделанных специалистами по наземной растительности на литорали, факт присутствия водорослей в сообществах зостер лишь констатируется, иногда отмечается особое обилие видов зеленых водорослей родов *Ulva* L. и *Chaetomorpha* Kütz. (Голуб и др., 2003а, 2003б; British plant..., 2001).

На сегодняшний день в восточной части Черного и Азовского морей сообщества цветковых растений *Zostera marina* и *Nanozostera noltei* (Hornemann) Tomlinson & Posluszny имеют довольно ограниченное распространение. Они встречаются в Керченском проливе, а также в бухтах и заливах Керченского и Таманского п-вов преимущественно на мелководных участках бухт и заливов с песчано-илистым грунтом и соленостью не ниже 13-15‰ (Мокиевский и др., 2019).

В настоящей статье авторы попытались на основе флористического подхода выстроить синтаксономическую схему порядка *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953 класса *Zosteretea* Pignatti 1953 северо-кавказского побережья Черного и Азовского морей с учетом разнообразия водорослей-макрофитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На сублиторали Керченского пролива, а также в бухтах и заливах Таманского п-ва (рис. 1) в полевые сезоны 2012-2021 гг. выполнены 273 геоботанических описания сообществ, положенные в основу данной работы. В характеризующие таблицы вошли 44 описания. Автор описаний — Д.Ф. Афанасьев. Сообщества описывали на площадках от 0.25 до 9 м². Выбор места описания осуществляли типическим отбором. Водоросли определяли преимущественно при проведении описания, проверку определений и уточнение таксономической принадлежности проводили в лабораторных условиях. Для идентификации водорослей использовали определители (Зинова, 1967; Green seaweeds..., 2007). Номенклатура водорослей и высших водных растений приведена по AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2023).



Рис. 1. Карта-схема района исследований (квадратом выделен район работ).

Для оценки обилия видов использовали модифицированную шкалу Хульта-Сернандера: г — встречается редко; “+” — незначительное участие ценопопуляции вида в фитоценозе; 1 — проективное покрытие до 5%; 2 — от 6 до 15%; 3 — от 16 до 25%; 4 — от 26 до 50%; 5 — более 51% (Нешатаев, 2001). При составлении синоптических таблиц использовали шкалу постоянства: г — 0.1–5%; “+” — 6–10%; I — 11–20%; II — 21–40%; III — 41–60%; IV — 61–80%; V — 81–100%.

Анализ собранного материала проводили по методу Браун-Бланке (Миркин и др., 2001; Braun-Blanquet, 1964). Выделение и наименование новых ассоциаций проводили в соответствии с “Международным кодексом фитоценологической номенклатуры” (Theurillat et al., 2020).

Сапробность видов указана согласно неопубликованным данным А.А. Калугиной-Гутник, фитогеографическая приуроченность — по литературным источникам (Зинова, 1962; Калугина-Гутник, 1975; Cormaci et al., 1982).

Непрямой ординационный анализ проводили с использованием программного обеспечения Canoco 4.5/CanoDraw 4.0 (ter Braak and Šmilauer, 2002). Для выявления основных факторов окружающей среды, влияющих на видовой состав рассматриваемых участков, и для визуализации любых различий между ними

выполнен анализ главных компонент (РСА) с учетом осей 1 и 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В целом на всех описанных станциях с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* выявлено 4 вида высших водных растений (Magnoliophyta, Liliopsida) и 36 видов и внутривидовых таксонов макроводорослей, принадлежащих 4: Chlorophyta (17 видов), Rhodophyta (16 видов и внутривидовых таксонов), 2 вида Charophyta и 1 вид Ochrophyta (Xanthophyceae).

По результатам обработки собранного материала выделены 6 синтаксонов, объединяющих олигосапробионтную растительность песчано-илистой сублиторали восточной части Черного и Азовского морей.

Продромус высшей водной растительности песчано-илистой сублиторали Черного и Азовского морей

Класс: *Zosteretea* Pignatti 1953

Порядок: *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953

Союз: *Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953

Ассоциация: *Zostero marinae–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Таблица 2. Ассоциация *Zostero marinae–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Номер описания	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Константность
Глубина, м	2.0	2.0	3.2	1.8	2.4	3.0	2.0	2.5	2.7	3.6	3.1	2.0	4.5	3.3	2.5	
Проективное покрытие, %	80	100	80	80	80	75	30	35	20	15	35	10	10	15	5	
Число видов	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
Диагностические виды ассоциации <i>Zostero marinae–Pneophylletum fragile</i>																
<i>Pneophyllum fragile</i> Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V ⁺
Диагностические виды ассоциации <i>Zostero marinae–Pneophylletum fragile</i> , союза <i>Zosterion marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953																
<i>Zostera marina</i> L.	5	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	3	3	3	2	V ²⁻⁵

Примечание. *Голотип. **Спорадические виды:** *Cladophora albida* (Nees) Kütz. 1 (1).

Дата, местообитание и координаты описаний: 1 — 18.07.2017, Таманский залив, 36.736430° Е, 45.258580° N; 2 — 23.07.2017, Таманский залив, 36.786527° Е, 45.262920° N; 3 — 03.05.2016, Керченский пролив, 36.564941° Е, 45.285158° N; 4 — 08.05.2016, Таманский залив, 36.825449° Е, 45.292749° N; 5 — 11.05.2016, Таманский залив, 36.855893° Е, 45.276481° N; 6 — 17.10.2016, Керченский пролив, 36.608488° Е, 45.315788° N; 7 — 12.04.2018, Керченский пролив, 36.623902° Е, 45.320937° N; 8 — 15.04.2018, Таманский залив, 36.901367° Е, 45.291936° N; 9 — 12.07.2016, Таманский залив, 36.890576° Е, 45.291665° N; 10 — 18.10.2016, Керченский пролив, 36.605405° Е, 45.321208° N; 11 — 22.10.2016, Таманский залив, 36.753386° Е, 45.289767° N; 12 — 13.04.2018, Таманский залив, 36.957245° Е, 45.296816° N; 13 — 14.04.2018, Таманский залив, 36.713308° Е, 45.296273° N; 14 — 01.05.2016, Керченский пролив, 36.650878° Е, 45.348568° N; 15 — 11.04.2018, Керченский пролив, 36.695195° Е, 45.363462° N.

Площадь описания, м²: 1, 3–5, 11, 14 — 1.0; 2, 6–9, 12, 13, 15 — 0.25; 10 — 2.0.

Субстрат: 1–2, 10 — ил, песок; 3 — песок; 4–6, 9 — ил, ракуша; 7–8, 12–13, 15 — ил; 11, 14 — песок, ракуша.

Союз: *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016

Ассоциация: *Nanozostero noltii–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Субассоциация: *Nanozostero noltii–Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* Afanasyev & Abdullin subass. nov. hoc loco

Вариант: *Nanozostero noltii–Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco

Вариант: *Nanozostero noltii–Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Chondria capillaris* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco

Ассоциация: *Nanozostero noltii–Ceramietum deslongchampsii* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Описания синтаксонов

Класс: *Zosteretea* Pignatti 1953

Порядок: *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953

Союз: *Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953

Ассоциация: *Zostero marinae–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco (табл. 2, номенклатурный тип (holotypus) — описание 5).

Диагностические виды (ДВ): *Z. marina*, *Pneophyllum fragile* Kütz.

Описание: Сообщества монодоминантные, одноярусные, представленные зарослями *Z. marina* разной степени плотности, площадь покрытия (ПП) меняется от 5 до 100%, старые листья покрыты эпифитом — красной корковой водорослью *Pneophyllum fragile*. На молодых растениях эпифиты могут отсутствовать. Другие виды в сообществах встречаются с низкими показателями обилия и встречаемости. Ассоциация развивается на илистом, илисто-песчаном и илисто-песчано-ракушечном грунте Таманского залива и Керченского пролива на глубине

Таблица 3. Ассоциация *Nanozostero noltii*—*Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Номер описания	1*	2	3	4	5	6	7	8*	9	10	11	12	13*	14	15	16	17	18*	19	20	21	22	Константность			
																							a	b	c	d
Глубина, м	2.0	2.0	4.0	1.5	2.0	2.0	4.2	2.0	3.0	2.0	4.5	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	0.5	2.0	0.5	2.0	2.0				
Проективное покрытие, %	85	50- 60	30- 40	15	5	80	80	90	50	40- 50	30	20- 30	90- 100	90	90	80- 90	70- 80	80	50	40- 50	30- 40	40				
Число видов	2	2	2	2	2	3	4	4	3	3	4	3	4	4	4	4	4	6	6	6	8	7				
Диагностические виды вариетета <i>Chondria capillaris</i>																										
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) M.J. Wynne	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	IV ⁺	
Диагностические виды вариетета <i>Ruppia maritima</i> , ассоциации <i>Ruppium maritima</i> e Iversen 1934, союза <i>Ruppion maritima</i> e Br.-Bl. ex Westhoff in Benne- ma et al. 1943, порядка <i>Ruppitalia</i> J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964, класса <i>Ruppietea maritima</i> e J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964																										
<i>Ruppia maritima</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	+	2	1	.	.	.	.	.	.	V ⁺⁻²	.	
Диагностические виды субассоциации <i>Nanozostero noltii</i> — <i>Pneophylletum fragile</i> subass. <i>zosteretosum marina</i> e var. <i>typicum</i> , союза <i>Zosterion marina</i> e Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953																										
<i>Zostera marina</i> L.	.	.	.	.	.	5	4	4	3	3	2	1	5	4	4	4	4	4	3	1	3	2	.	V ¹⁻⁵	V ³⁻⁵	V ¹⁻⁴
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii</i> — <i>Pneophylletum fragile</i> subass. <i>typicum</i>																										
<i>Pneophyllum fragile</i> Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V ⁺	V ⁺	V ⁺	
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii</i> — <i>Pneophylletum fragile</i> subass. <i>typicum</i> , союза <i>Nanozosterion noltii</i> Den Hartog ex Mucina 2016, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953																										
<i>Nanozostera nollei</i> (Hornemann) Tomlinson & Posluszny	5	5	4	3	2	5	5	5	4	4	3	2	5	5	5	4	4	5	3	3	2	2	V ²⁻⁵	V ⁴⁻⁵	V ²⁻⁵	

Прочие виды																										
<i>Cladophora siwaschen- sis</i> C.J.Meyer	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	I
<i>Cladophora liniformis</i> Kütz.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	III
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kütz.) Kütz.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	III
<i>Ceramium deslongchamp- sii</i> Chauvin ex Duby	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	III
<i>Vertebrata reptabunda</i> (Suhr) Díaz- Tapia & Maggs in Díaz-Tapia et al.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	III

Примечание. *Голотип. Описания 1–5, константность **a** – ассоциация *Nanozostero noltii*—*Pneophylletum fragile* subass. *typicum* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco; описания 6–12, константность **b** – субассоциация *Nanozostero noltii*—*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marina*e var. *typicum* Afanasyev & Abdullin subass. nov. hoc loco; описания 13–17, константность **c** – вариетет *Nanozostero noltii*—*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marina*e var. *Ruppia maritima* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco; описания 18–22, константность **d** – вариетет *Nanozostero noltii*—*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marina*e var. *Chondria capillaris* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco.

Спорадические виды: *Ceramium diaphanum* (Lightfoot) Roth 21 (+); *Lophosiphonia obscura* (C.Agardh) Falkenberg in F.Schmitz & Falkenberg 8 (+); *Pterothamnion plumula* (J.Ellis) Nägeli in Nägeli & Cramer 7 (1).

Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 15.07.2017, Таманский залив, 36.912373° E, 45.276635° N; 2 – 16.07.2017, Таманский залив, 36.852244° E, 45.254972° N; 3 – 19.10.2016, Керченский пролив, 36.589471° E, 45.315041° N; 4 – 24.10.2016, Таманский залив, 36.788549° E, 45.249659° N; 5 – 21.07.2017, Таман-ский залив, 36.779158° E, 45.313216° N; 6 – 20.07.2020, п. Сенной, 36.967878° E, 45.285901° N; 7 – 24.07.2016, Керченский пролив, 36.546008° E, 45.299069° N; 8 – 31.08.2018, Таманский залив, 36.704974° E, 45.329640° N; 9 – 30.08.2018, Таманский залив, 36.759044° E, 45.315954° N; 10 – 20.07.2020, п. Сенной, 36.972798° E, 45.285960° N; 11 – 19.08.2018, Керченский пролив, 36.689186° E, 45.367640° N; 12 – 21.07.2020, п. Сенной, 36.978552° E, 45.286429° N; 13 – 21.07.2020, п. Сен-ной, 36.973320° E, 45.282802° N; 14 – 20.07.2020, п. Сенной, 36.977264° E, 45.283101° N; 15 – 20.07.2020, п. Сенной, 36.978448° E, 45.283059° N; 16 – 21.07.2020, п. Сенной, 36.979692° E, 45.282375° N; 17 – 21.07.2020, п. Сенной, 36.978236° E, 45.281820° N; 18 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.817396° E, 45.308001° N; 19 – 21.07.2020, п. Сенной, 36.981943° E, 45.283247° N; 20 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.817439° E, 45.307820° N; 21 – 20.07.2020, п. Сенной, 36.982758° E, 45.283640° N; 22 – 19.07.2013, м. Тузла, 36.598129° E, 45.196476° N.

Площадь описания, м²: **1, 2, 4, 10, 13, 18, 21, 22** – 0.5; **3, 5, 8, 9, 14, 15, 19** – 1.0; **6, 7, 11** – 0.25; **12, 16, 17, 20** – 2.0.
Субстрат: **1–3, 5–6, 10, 12–21** – ил, песок; **4, 7** – песок; **8–9, 11** – ил; **22** – мелкодисперстный ил, песок.

1.8—4.5 м. Соленость морской воды в районах произрастания сообществ составляет 14-18‰.

Комментарии: Ранее в Черном море были описаны сообщества с доминированием *Z. marina* (Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998; Дубына, 2006). С позиции доминантного подхода сообщества наиболее подробно охарактеризованы А.А. Калугиной-Гутник, которая выделила ассоциацию *Z. marina*, встречающуюся в заливах и бухтах кавказского, крымского и северо-западного берегов Черного моря на илисто-песчаных грунтах на глубинах от 0.5 до 15 м. А.А. Калугина-Гутник указывает, что ассоциация включает 59 видов макроводорослей и 5 видов цветковых растений, а в число наиболее характерных видов включает цветковые растения *Stuckenia pectinata* (L.) Börner, *Zannichellia major* Boenn., *Ruppia spiralis* Dumort., харовые водоросли *Lamprothamnium papulosum* (K. Wallroth) J. Groves, *Chara papillosa* Kütz. (указана ею, как *C. aculeolata* Kütz. sensu Hollerb. et Krass.). В качестве характерных она также указывает бурую водоросль *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D. Zinova & Kalugina) Sadogurska. Кроме того, по ее мнению, 100% встречаемость имеют *Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh, *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kütz. ing, *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey, *Dictyota fasciola* (Roth) J.V. Lamouroux, *Gracilaria dura* (C. Agardh) J.Ag., *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye и другие виды водорослей. Из перечня приведенных видов видно, что ассоциация, описанная А.А. Калугиной-Гутник, является группой достаточно разнородных экотонных ценозов между сообществами с доминированием *Zostera marina* и сообществ, относящихся к другим классам растительности. Как замечает сама А.А. Калугина-Гутник, “по флористическому составу участки ассоциации в различных районах моря сильно различаются”, а рассчитанный ею средний коэффициент общности видов для исследованных участков ассоциации составляет всего 22% (Калугина-Гутник, 1975). Примечательно, что в ее работе не упоминается *P. fragile* — эпифит с наиболее высокой встречаемостью. Таким образом, чистые сообщества с доминированием *Z. marina* как ассоциация в Черном море с позиции флористической классификации ранее не описывались.

Союз: *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016

Ассоциация: *Nanozostero noltii—Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) — описание 1).

ДВ: *N. noltei*, *P. fragile*

Описание: Сообщества монодоминантные, одно-, двух- или трехъярусные, представленные зарослями *N. noltei* разной степени плотности, на листьях которых развивается эпифит *P. fragile*. Ассоциация обычно развивается на илисто-песчаном грунте на глубине от 0.5 до 2—3 (4.5) м.

В составе ассоциации выделена одна субассоциация.

Субассоциация *Nanozostero noltii—Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* Afanasyev & Abdullin subass. nov. hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) — описание 8).

ДВ: *Z. marina*

Сообщества субассоциации располагаются преимущественно на глубине 2—3 м в переходной зоне между мелководными сообществами с доминированием *N. noltei* и более глубоководными ценозами *Z. marina*; характеризуются появлением куртин *Z. marina* в зарослях *N. noltei*.

В субассоциации выделены два варианта.

Вариант *Nanozostero noltii—Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) — описание 13).

ДВ: *R. maritima* L.

Сообщество развивается на глубине около 2 м на илисто-песчаном грунте в полужамкнутых акваториях с пониженной соленостью, слабой гидродинамикой и достаточно чистой водой. Сообщества двух-, трехъярусные, представлены смешанными зарослями трех видов высших водных растений, листья которых покрыты эпифитом *P. fragile*. В первом ярусе с ПП до 20—25% преобладает *R. maritima*, во втором и третьем с ПП до 90% — *Z. marina* и *N. noltei* соответственно.

Вариант *Nanozostero noltii—Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Chondria capillaris*

Таблица 4. Ассоциация *Nanozostero noltii-Ceramietum deslongchampsii* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Номер описания	1	2*	3	4	5	6	7	Кон- стант- ность
Глубина, м	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	
Проективное покрытие, %	30—40	30—40	30—40	30—40	30—40	30—40	20—30	
Число видов	5	4	5	4	3	3	3	
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii-Ceramietum deslongchampsii</i>								
<i>Cladophora liniformis</i> Kütz.	1	+	+	+	+	+	+	V ⁺ -1
<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby	+	1	+	+	+	+	1	V ⁺ -1
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii-Ceramietum deslongchampsii</i> , союза <i>Nanozosterion noltii</i> Den Hartog ex Mucina 2016, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953								
<i>Nanozostera noltei</i> (Hornemann) Tomlinson & Posluszny	3	3	3	3	3	3	2	V ² -3
Прочие виды								
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kütz.) Kütz.	+	.	+	.	.	.	.	II

Примечание. *Голотип. **Спорадические виды:** *Chondria capillaris* (Hudson) M.J. Wynne 4 (+); *Ulva maeutica* (Proshkina-Lavrenko) P.M. Tsarenko 2 (+); *Vaucheria dichotoma* (L.) Martius 3 (+); *Vertebrata reptabunda* (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs in Díaz-Tapia et al. 1 (+).

Дата, местообитание и координаты описаний: 1 — 24.07.2020, п. Тамань, 36.736781° Е, 45.220015° N; 2 — 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.814091° Е, 45.307005° N; 3 — 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.814178° Е, 45.306854° N; 4 — 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.815679° Е, 45.306975° N; 5 — 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.813018° Е, 45.306673° N; 6 — 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.812589° Е, 45.306582° N; 7 — 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.810873° Е, 45.305828° N.

Площадь описания, м²: 1, 3 — 0.5; 2, 4, 5 — 1.0; 6, 7 — 0.25.

Субстрат: 1—7 — ил, песок.

Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) — описание 18).

ДВ: *Z. marina*, *C. capillaris* (Hudson) M.J. Wynne, *Vertebrata reptabunda* (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs in Díaz-Tapia et al., *Cladophora liniformis* Kütz.

Сообщества варианта располагаются на глубине 0.5—2 м и характеризуются небольшой эвтрофикацией и наличием в грунте большего количества створок моллюсков, что влечет за собой увеличение количества красных (*V. reptabunda*, *C. capillaris* и *Ceramium* spp.) и зеленых (*Cladophora* spp., *Chaetomorpha* spp. и *Ulva* spp.) водорослей. Соответственно, по сравнению с типичными сообществами флористический состав варианта богаче. При этом обилие эпифитных и литофитных макроводорослей остается невысоким.

Ассоциация *Nanozostero noltii—Ceramietum deslongchampsii* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco (табл. 4, номенклатурный тип (holotypus) — описание 2).

ДВ: *N. noltei*, *Ceramium deslongchampsii* Chauvin ex Duby, *Cladophora liniformis* Kütz.

Описание: Сообщества ассоциации развиваются на илисто-песчаном грунте на глубине около 0.5 м в полужамкнутых акваториях, монодоминантные, одно-, двухъярусные, представленные зарослями *N. noltei*, покрытых эпифитами, из которых значительно преобладают *C. deslongchampsii* и *C. liniformis*. Первый ярус образован *N. noltei* с ПП от 10 до 25%, второй ярус может быть представлен мелкими водорослями, свободнолежащими на грунте либо покрывающими створки ракушек и частички песка. ПП второго яруса — до 5%. Число видов на пробной площади варьирует от 3 до 5. Всего в составе сообществ насчитывается до 8 видов макрофитов. Среди прочих в составе сообществ этой ассоциации выявлена редко встречаемая желто-зеленая водоросль *Vaucheria dichotoma*. Диагностические и константные виды водорослей ассоциации относятся к группе

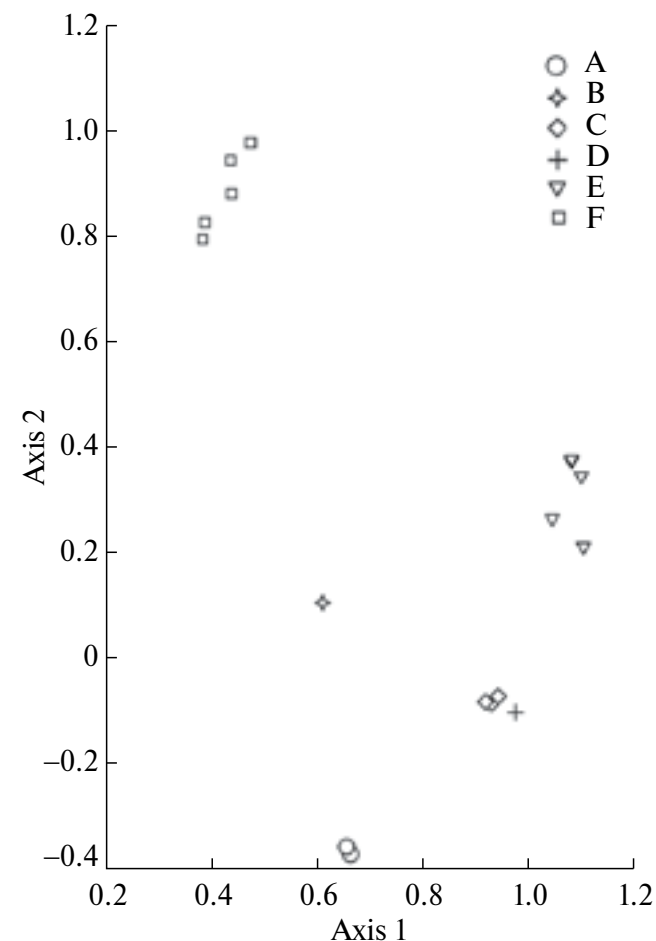


Рис. 2. Ординационный анализ высшей водной растительности песчано-илистой сублиторали Черного и Азовского морей: А — *Zostera marinae*–*Pneophylletum fragile*, В — *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *typicum*, С — *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *typicum*, D — *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima*, E — *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Chondria capillaris*, F — *Nanozostera noltii*–*Ceramietum deslongchampsii*.

мезосапробионтов и олигосапробионтов, что отражает наличие в воде некоторого количества биогенных элементов.

Комментарии: В Черном море описаны сообщества с доминированием *N. noltei* (Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998; Дубына, 2006). Наиболее подробно с позиции доминантного подхода они охарактеризованы А.А. Калугиной-Гутник. Ею выделена ассоциация *N. noltei* (оригинальное название — *Zostera nana*), встречающаяся в заливах и бухтах кавказского, крымского и северо-западного берегов Черного моря на песчаных и илисто-песчаных грунтах

на глубинах от 0.2 до 10 м. А.А. Калугина-Гутник указывает в составе ассоциации 40 видов макроводорослей и 2 вида цветковых растений. Характерные и константные виды она не приводит, лишь отмечает, что в отдельных случаях в состав ассоциации в качестве видов со значительным ПП входят *Z. marina* или *Ectocarpus siliculosus*. Как и в случае с сообществами *Z. marina*, А.А. Калугиной-Гутник описаны совокупности как чистых, так и экотонных сообществ *N. noltei*. Эпифит *Pneophyllum fragile* в качестве вида с высокой встречаемостью А.А. Калугина-Гутник не приводит. Таким образом, чистые сообщества с доминированием *N. noltei* в Черном море с позиции флористической классификации также описаны не были.

Непрямой ординационный анализ выделенных сообществ показал их экологическую обособленность и выявил комплексный характер фактора, влияющего на флористический состав ценозов (рис. 2; $\lambda_1 = 0.592$, $\lambda_2 = 0.177$). Первую ось на данный момент точно интерпретировать не удалось, возможно, она отражает интенсивность гидродинамики. Вторая ось интерпретируется очень хорошо как глубина и связанная с ней освещенность. Нижнее положение на ней занимает группа А, сообщества этой группы выявлены на глубинах 2–5 м. Сообщества группы F (верхнее положение на оси) встречаются исключительно на мелководье, до глубины 0.5 м. Сообщества других групп (В, С, D, E) встречаются преимущественно в среднем диапазоне глубин.

ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных районах Черного и Азовского морей олигосапробионтная растительность песчаных и илисто-песчаных грунтов с доминированием цветковых растений относится к одному классу *Zosteretea* Pignatti 1953, одному порядку *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953, двум союзам *Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953 и *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016 и представлена тремя ассоциациями.

В целом, мелководье занято фитоценозами, относимыми к союзу *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016, большие глубины (от 2 до 5 м) — сообществами, относимыми к союзу

Zosterion marinae Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953. На глубинах 1–3 м преимущественно преобладают экотонные сообщества между этими союзами, в которых представлены как *Nanozostera noltei*, так и *Zostera marina*.

Выделенные нами фитоценозы с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* выстраиваются по градиенту увеличения трофности воды: *Zostera marinae*–*Pneophylletum fragile* — *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* — *Nanozostera noltii*–*Ceramietum deslongchampsii*.

Примечательно, что подавляющее большинство видов макроводорослей, произрастающих в исследованных сообществах с доминированием видов рода *Zostera* и *Nanozostera*, относятся к однолетним космополитам и субкосмополитам. При этом в сообществах *Z. marina* встречаются только такие виды. Фитогеографический состав макроводорослей, входящих в сообщества с доминированием *N. noltei*, незначителен, кроме космополитов и субкосмополитов, здесь встречаются несколько видов индо-атлантического и бореально-атлантического происхождения и даже один эндемик — *Ulva maeotica*.

Довольно большое число выделенных нами сообществ с доминированием *N. noltei* являются экотонными между разными классами растительности. Фитоценозы ассоциации *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima* примыкают с одной стороны к описываемому нами союзу, порядку и классу, с другой — к союзу *Ruppion maritima* Br.-Bl. ex Westhoff in Bennema et al. 1943 порядка *Ruppietalia* J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964 пом. conserv. propos. класса *Ruppieteae maritima* J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964 (погруженная укорененная травянистая растительность умеренных солоноватых вод Европы). Сообщества с доминированием харовых водорослей *Chara baltica* и *Lamprothamnium papulosum* (K. Wallroth) J. Groves 1916, в которых встречается *N. noltei* (см.: Afanasyev et al., 2023), занимают промежуточное положение между порядком *Charetalia intermediae* Sauer 1937 класса *Charetea intermediae* F. Fukarek 1961 (погруженная донная растительность пресных и солоноватых вод с доминированием харовых водорослей) и союзом *Nanozosterion noltii*. Примечательно, что сообщества с доминированием *Z. marina* не образуют большого количества экотонных сообществ с вышеуказанными

синтаксонами. Возможно потому, что *Z. marina*, в отличие от *N. noltei*, в бесприливных Черном и Азовском морях избегает мелководий и значительного опреснения.

В Средиземном море цветковая растительность представлена четырьмя ассоциациями, относимыми к двум классам (*Zosteretea* Pignatti 1953 и *Halodulo wrightii*–*Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999), трем порядкам (*Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953, *Posidonietalia oceanicae* Den Hartog ex Mucina 2016 и *Thalassio-Syringodetalia filiformis* Knapp ex Borhidi et al. 1979) и четырьмя союзами (*Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953, *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016, *Posidonion oceanicae* Br.-Bl. ex Molinier 1960 и *Cymodoceion nodosae* Den Hartog ex Mucina 2016) (см.: Mucina et al., 2016). В указанных синтаксонах высших порядков в Средиземном море насчитывается всего 4 ассоциации, из них две относятся к порядку *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953 (см.: Mucina et al., 2016).

Для атлантического побережья Европы и европейских морей Атлантического океана известна ассоциация *Zosteretum marinae* (Van Goor 1921) Harmsen 1936, впервые описанная у побережья Нидерландов. Средиземноморский неотип описан в зал. Панцано в устье р. Тимаво (Северная Адриатика) (Seagrass meadows..., 2008). Фитоценозы ассоциации образуют небольшие луга на илистом и песчано-илистом грунте, на литорали и в верхней сублиторали морей северного полушария (Relini and Giaccone, 2009), встречаются в Северном (Sýkora, 2008) и Балтийском (Nygaard, Lawesson, 1998; Lawesson, 2004) морях, вокруг побережья Британских о-вов (Rodwell et al., 2000), в лагунах на юге Франции, северном и южном побережьях Испании (Lorient, 1974), в Адриатическом и Эгейском морях (Dring et al., 2002). Ассоциация считается достаточно широко распространенной в бореальных условиях. Сообщества эвритермные (оптимальная температура 10–18°C), развивающиеся при солености от 7 до 37‰, оптимальная соленость 20–30‰ (Seagrass meadows..., 2008; Relini, Giaccone, 2009), глубина произрастания у берегов Британии не глубже 4 м (Rodwell et al., 2000), в Средиземном море — 5–10 м (Biondi et al., 2014), в Дании — 15 м (Nygaard, Lawesson, 1998).

Моновидовая ассоциация *Nanozostera noltei* впервые описана у германского побережья Северного моря. Валидное описание этой ассоциации под названием *Zosteretum nanae* Pignatti 1953 сделано в венецианской лагуне Средиземного моря (Relini, Giaccone, 2009). В синоптической таблице сообщества приведен лишь один вид — *N. noltei* (см.: Pignatti, 1953). Ассоциация эвритермная, эвригалинная, развивается на литорали, в сублиторали, на морских отмелях, в приморских солоноватых водоемах, на песчано-илистом и илисто-песчаном грунте в спокойных гидродинамических условиях на глубине до 1 м (Seagrass meadows..., 2008; Relin, Giaccone, 2009). Встречается вдоль берегов Атлантического океана (Lorientе, 1974), вокруг побережья Британских о-вов (Rodwell et al., 2000), в Северном (Sýкога, 2008), Балтийском (Nygaard, Lawesson, 1998), Белом, Средиземном (Dring et al., 2002) и Адриатическом (Shehu et al., 2010) морях. В Испании описана субассоциация *Zosteretum noltii* subass. *zosteretosum marinae* Lorientе 1974, для которой характерно присутствие в зарослях *N. noltei* отдельных кустиков *Z. marina* (см.: Lorientе, 1974). Сходные сообщества приводились и для Черного, Азовского, Каспийского (Морозова-Водяницкая, 1959; Громов, 1998; Дубына, 2006) и Аральского (Seagrass meadows..., 2008) морей. В Средиземном море в качестве сопутствующих видов ассоциации указываются *Giraudia sphacelarioides* и *Myrionema orbiculare* (Relini, Giaccone, 2009).

Таким образом, в отличие от Средиземного моря, в Черном и Азовском морях полностью отсутствуют сообщества порядка *Posidonietalia oceanicae* Den Hartog ex Mucina 2016 с единственной описанной в Средиземном море ассоциацией *Posidonietum oceanicae* (Funk 1927) Molinier 1958 — тепловодными сообществами *Posidonia oceanica* на глубине до 35 м, и класса *Halodulo wrightii-Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999 с единственной описанной в Средиземном море ассоциацией *Cymodoceetum nodosae* Giaccone et Pignatti 1967 — тепловодными сообществами *Cymodocea nodosa* на глубине до 20 м (Biondi et al., 2014). Средиземноморский стеногалинный тепловодный эндемик *P. oceanica* (L.) Delile 1813 (диагностический вид ассоциации *Posidonietum oceanicae* (Funk 1927) Molinier 1958) не распространяется в водоемы с соленостью ниже 21.5‰, северо-восточная граница его ареала проходит

в Мраморном море (Duman et al., 2019). *C. nodosa* (Ucria) Ascherson 1870 (диагностический вид ассоциации *Cymodoceetum nodosae* Giaccone et Pignatti 1967) — эвригалинный, тепловодный вид, встречающийся у восточных берегов Атлантического океана и в Средиземном море (den Hartog, 1970; Rodríguez-Prieto et al., 2013). Сейчас этот вид известен и в Черном море, однако приводится здесь как относительно редкий вселенец только для тепловодных берегов Турции (Aktan and Sezgin, 2008). Оба вида считаются реликтами, возникшими в тропических условиях океана Тетис (Aires et al., 2011; Mucina et al., 2016). Таким образом, экологические ниши для простирающейся до глубины 35 м поли- и эугалинной тепловодной морской растительности с доминированием высших растений — реликтов Тетиса, в северной части Черного моря в настоящее время отсутствуют. Песчано-илистые грунты на глубинах до 10–15 м здесь, как и в Средиземном море, заняты только сообществами зостер, тогда как аналогичные грунты на глубинах от 15 до 35 м свободны от сообществ цветковых растений и водорослей. Однако дальнейшее потепление потенциально может привести к тому, что уже известная у берегов Турции ассоциация *Cymodoceetum nodosae* Giaccone et Pignatti 1967 класса *Halodulo wrightii-Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999 появится и у северных берегов Черного моря, заняв свободные ниши на глубинах более 10–15 м.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют, что учет встречаемости водорослей-макрофитов во флористической классификации сообществ с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* позволяет надежно выделить несколько сообществ, имеющих характерные особенности состава, экологии и расположения. В целом, олигосапробионтная морская сублиторальная растительность песчаных и илисто-песчаных грунтов восточной части Черного и Азовского морей представлена широко распространенными цветковыми растениями бореального происхождения и сопутствующими короткоциклическими видами водорослей-макрофитов космополитного и субкосмополитного комплекса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голуб В.Б., Соколов Д.Д. Приморская растительность Восточной Европы // Усп. совр. биологии. 1998. Т. 118. С. 728-742.

Голуб В.Б., Соколов Д.Д., Бондарева В.В. Растительные сообщества супралиторали и эпилиторали Канда-лакшского залива (Белое море) // Изв. Самарского НЦ РАН. 2003а. Спец. вып. 1. С. 126-136.

Голуб В.Б., Соколов Д.Д., Сорокин А.Н. Приморские растительные сообщества Кандалакшского заповедника и прилегающих территорий // Заповедное дело. 2003б. Т. 11. С. 68-86.

Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 1998. 50 с.

Дубына Д.В. Вища водна рослинність. Київ: Фітосоціо-центр. 2006.

Зинова А.Д. К вопросу о фитогеографическом (зональ-ном) районировании прибрежной полосы Мирового океана. Комиссия по рыбохозяйственному исследо-ванию западной части Тихого океана. Конф. по сов-мест. исслед. флоры и фауны. Тез. докл. Л.: ЗИН АН СССР. 1962. С. 1-11.

Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.-Л.: Наука. 1967.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка. 1975.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос. 2001.

Мокиевский В.О., Цетлин А.Б., Игнатов Е.И. и др. Эко-логический атлас. Черное и Азовское моря. М.: Фонд “НИР”. 2019.

Морозова-Водяницкая Н.В. Растительные ассоциации в Черном море // Тр. Севастопольской биол. стан-ции. 1959. Т. 11. С. 3-28.

Нешатаев Ю.Н. О некоторых задачах и методах класси-фикации растительности // Растительность России. 2001 Т. 1. С. 57–61. doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.57

Afanasyev D.F., Berezenko N.S., Barinova S., Abdullin Sh.R. Syntaxonomy of charophyte algal communities in the northeastern part of the Black Sea (Russia) // Environments. 2023. V. 10. Art. ID 154. doi: 10.3390/ environments10090154

Aires T., Marbà N., Cunha R.L. et al. Evolutionary history of the seagrass genus *Posidonia* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2011. V. 421. doi: 10.3354/Meps08879

Aktan Y., Sezgin M. The state of microphytobenthos: Turkish shelf area / State of the Environment of the Black Sea (2001-2006/7), Istanbul: Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. 2008. P. 14-48.

Biondi E., Blasi C., Allegranza M. et al. Plant communities of Italy: The Vegetation Prodrone // Plant Biosyst. 2014. V. 148. P. 728-814. doi: 10.1080/11263504.2014.948527

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien. 1964.

British Plant Communities, vol. 5: Maritime communities and vegetation of open habitats, Cambridge Univ. Press. 2001. P. 30-34.

Cormaci M., Duro A., Furnari G. Considerazioni sugli elementi fitogeografici della flora algale della Sicilia // Nat. Sicil. 1982. V. 6. P. 7-14.

den Hartog C. The Sea-Grasses of the World, Verh. K. Ned. Akad. Wet., Afd. Natuurkd., Tweede Reeks. 1970. V. 59.

Dring J., Hoda P., Mersinllari M. et al. Plant communities of Albania — a preliminary overview // Ann. Bot. 2002. V. 2. P. 7-30.

Duman M., Eronat A.H., Ilhan T. et al. Mapping *Posidonia oceanica* (Linnaeus) meadows in the Eastern Aegean Sea coastal areas of Turkey: evaluation of habitat maps produced using the acoustic ground-discrimination systems // Int. J. Environ. Geoinf. 2019. V. 6. P. 67-75. doi: 10.30897/ijgeo.544695

Green Seaweeds of Britain and Ireland. London: British Phycol. Soc. 2007.

Guiry M.D., Guiry G.M. Algaebase, World-wide Electronic Publication. National University of Ireland, Galway. 2023. https://www.algaebase.org

Lawesson J.E. A tentative annotated checklist of Danish syntax // Folia Geobot. 2004. V. 39. P. 73-95.

Lorientе E. Sobre la vegetación de las clases *Zosteretea* y *Spartinetea maritimae* de Santander // An. Inst. Bot. Cavanilles. 1974. V. 31. P. 179-189.

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. doi: 10.1111/avsc.12257

- Nygaard B., Lawesson J.E. Systematics and ecology of Danish salt marsh communities // Ann. Bot. V. 56. 1998. P. 53-72.
- Pignatti S. Introduzione allo studio fitosociologico della pianura veneta orientale con particolare riguardo alla vegetazione litoranea // Arch. Bot. 1953. V. 29. P. 1-174.
- Relini G., Giaccone G. Priority habitats according to the SPA/BIO protocol (Barcelona Convention) present in Italy. Identification sheets // Biol. Mar. Mediterr. 2009. V. 16. P. 1-365.
- Rodríguez-Prieto C., Ballesteros E., Boisset F., Afonso-Carrillo J. Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental. Barcelona: Ediciones Omega. 2013.
- Rodwell J.S., Dring J.C., Averis A.B.G. et al. Review of Coverage of the National Vegetation Classification, JNCC Rep. № 302. Peterborough. 2000.
- Seagrass Meadows. Flowering plants in the Mediterranean Sea, Udine. Italy: Museo Friulano di Storia Naturale. 2008. P. 46-49.
- Shehu J., Mullaj A., Ibraliu A. Salt marshes plant diversity of coastal zone in Albania // Proc. Int. Conf. BALWOIS 2010 (Ohrid, Macedonia, May 25-29, 2010), P. 138-157.
- Sýkora K.V. Field Guide: Dutch Plant Communities Species Composition and Ecology. Amsterdam. 2008.
- 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). Ithaca, N.Y.: Microcomputer Power. 2002.
- 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. doi:10.1111/avsc.12491

Syntaxonomy of the Class *Zosteretea* Pignatti 1953 of the Eastern Part of the Black and Azov Seas

D. F. Afanasyev^{a, b}, Sh. R. Abdullin^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*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia*

Geobotanical descriptions of *Zostera* communities were carried out in the eastern part of the Russian shelf of the Black and Azov seas. Based on the descriptions, the syntaxonomy of the class *Zosteretea* Pignatti 1953 is considered, taking into account the diversity of macrophytic algae. In total, 6 communities dominated by *Zostera* and *Nanozostera* were identified in the study area; all of them are described for the first time. The results obtained indicate that taking the occurrence of macrophytic algae into account in the floristic classification of communities dominated by *Zostera* and *Nanozostera* makes it possible to reliably identify several communities with specific composition, ecology, and location. It has been shown that the oligosaprobic marine sublittoral vegetation of sandy and silty-sandy sediments of the northeastern part of the Black and Azov seas is represented by widespread flowering plants of boreal origin and associated short-cycle species of cosmopolitan and subcosmopolitan macrophytic algae.

Keywords: *Zostera marina*, *Nanozostera noltei*, syntaxonomy, macrophytic algae, Azov Sea, Black Sea