

<https://doi.org/10.31111/vegus/2023.47.13>

МЕЖЭКОТОПИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ В ВИДОВОМ СОСТАВЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С НИЗКИМ И ВЫСОКИМ УЧАСТИЕМ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ

INTER-HABITAT DIFFERENCES IN THE SPECIES COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES
WITH LOW AND HIGH PARTICIPATION OF DOMINANT SPECIES

© В. В. АКАТОВ,¹ Т. В. АКАТОВА,² Д. Ф. АФАНАСЬЕВ,^{3,4} Т. Г. ЕСКИНА,² Н. М. САЗОНЕЦ,¹
Е. Г. СУШКОВА,³ С. Г. ЧЕФРАНОВ¹

V. V. AKATOV,¹ T. V. AKATOVA,² D. F. AFANASYEV,^{3,4} T. G. ESKINA,² N. M. SAZONETS,¹ E. G. SUSHKOVA,³ S. G. CHEFRANOV¹

¹Майкопский государственный технологический университет. 385000, Майкоп,
ул. Первомайская, 191. Maykop State Technological University. E-mail: akatovmgti@mail.ru

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник.
385000, Майкоп, ул. Советская, 187. Caucasus State Nature Biosphere Reserve.

³Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии. 344002, Ростов-на-Дону, ул. Береговая, 216.

Azov-Black Sea branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography.

⁴Донской государственный технический университет. 344000, Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1.
Don State Technical University.

Оценено воздействие доминирующих видов на межэкоотопические различия в видовом составе наземных растительных сообществ Западного Кавказа и сообществ макрофитобентоса Черного и Азовского морей. В основу работы положены группы проб биомассы с низкой и высокой степенью доминирования определенных видов, отобранные в нескольких сообществах, расположенных в разных местообитаниях. Межэкоотопические различия в видовом составе групп проб оценивали двумя способами. Первый — путем сравнения числа видов, которые можно рассматривать как диагностические для определенных групп проб. Второй — путем визуального сравнения результатов РСА-ординации проб биомассы с высоким и низким участием доминантов. Результаты показали, что такие группы проб, отобранные в одних и тех же сообществах (местообитаниях), характеризуются преимущественно разным числом и составом диагностических видов.

Ключевые слова: наземные растительные сообщества, макрофитобентос, биомасса, диагностические виды, ординация, Западный Кавказ, Черное море, Азовское море.

Key words: terrestrial plant communities, macrophytobenthos, biomass, diagnostic species, ordination, Western Caucasus, Black Sea, Azov Sea.

Номенклатура: Guiry M. D., Guiry G. M., 2021; Plants of the World Online <https://powo.science.kew.org/>.

Известно, что повышение участия доминирующих видов в растительном покрове (увеличение их проективного покрытия, биомассы, доли в общей биомассе травостоя) ведет, как правило, к снижению видового богатства сообществ на небольших по размеру участках (Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011, 2013; Akatov et al., 2021, 2022; Afanasyev et al., 2022; и др.). Вследствие этого может происходить изменение встречаемости многих сопутствующих видов растений, как редких, так и широко распространенных или характерных

для определенных местообитаний. Данное обстоятельство может оказать влияние на степень различия видового состава растительных сообществ разных местообитаний, а, соответственно, на возможность их классификации на эколого-флористической основе. Мы рассмотрели этот вопрос на примере сообществ Западного Кавказа (субальпийские и нижнегорные луга), окрестностей г. Майкоп (сообщества нарушенных местообитаний), а также прибрежных участков шельфа Черного моря и мелководных участков Таманского

залива Азовского моря (макрофитобентос) с высоким и низким участием определенных доминантов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район и объекты исследования

Район исследования включает окрестности г. Майкопа, предгорье и горные массивы Западного Кавказа (бассейны рек Белая и Большая Лаба, 200–2500 м над ур. м.), а также прибрежные участки шельфа Черного моря в районе п-ова Абрау и мелководные участки Таманского залива Азовского моря (глубины от 0.1 до 5 м). Объекты изучения — сообщества с разной степенью доминирования определенных видов, расположенные в естественных и антропогенных местообитаниях разных типов. Были отобраны 7 сообществ с доминированием бурых водорослей — *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata* (*Cystoseira* s. l.) (макрофитобентос Черного моря), по 6 с доминированием водных цветковых растений — *Zostera noltei* и *Z. marina* (макрофитобентос Азовского моря) и *Solidago canadensis* (синантропные сообщества), по 5 с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (субальпийские луга) и *Calamagrostis epigejos*, *Botriochloa ischaetum* (нижегорные луга, синантропные сообщества), *Rubus caesius* (сообщества опушек и залежей), *Medicago falcata* (синантропные сообщества). Местоположения изученных сообществ показаны на рисунке 1, их координаты и краткая характеристика приведены в таблице 1.



Рис. 1. Картограмма района исследований.

Места проведения работ: 1 — хр. Пастбище Абаго (бассейн р. Белая), 1813 м над ур. м.; 2 — Лагонакское нагорье, гора Оштен (бассейн р. Белая), 2000 м; 3 — Лагонакское нагорье, хр. Каменное море (бассейн р. Белая), 1880 м; 4 — хр. Скалистый (бассейн р. Белая), 749 м; 5 — хр. Пастбищный (бассейн р. Белая), 491 м; 6 — гора Ахмедов Пост (бассейн р. Большая Лаба), 662 м; 7 — хр. Лесистый (бассейн р. Белая), 298–316 м; 8 — окрестности г. Майкопа (бассейн р. Белая), 174–340 м; 9 — п-ов Абрау, мыс Большой Утриш, Чёрное море, 0.5–5.0 м глубины; 10 — Таманский залив, Азовское море, 0.5–2.0 м глубины.

Schematic map of the study area.

Study sites: 1 — Pastbishche Abago Ridge (Belaya River basin), 1813 m a. s. l. m.; 2 — Lagonaki Highland, Mt. Oshten (Belaya River basin), 2000 m; 3 — Lagonaki Highland, Kamennoe More Ridge (Belaya River basin), 1880 m; 4 — Skalistyi Ridge (Belaya River basin), 749 m; 5 — Pastbishchnyi Ridge (Belaya River basin), 491 m; 6 — Mt. Akhmedov Post (Bolshaya Laba River basin), 662 m; 7 — Lesisty Ridge (Belaya River basin), 298–316 m; 8 — Surroundings of Maikop (Belaya River basin), 174–340 m; 9 — Abrau Peninsula, Bolshoi Utrish Cape, Black Sea, 0.5–5.0 m depth; 10 — Taman Bay, Azov Sea, 0.5–2.0 m depth.

Сообщества макрофитобентоса сублиторали Черного моря с доминированием бурых водорослей *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata* относятся к асс. *Ericaritetum bosphoricae* Afanasyev et Abdullin 2022 и *Gongolaria barbatae-Sphacelarietum cirrosae* Afanasyev et Abdullin 2022 союза *Gongolarion barbatae* Afanasyev et Abdullin 2022 порядка *Sphacelarietalia cirrosae* Afanasyev et Abdullin 2022 класса *Sphacelarietea cirrosae* Afanasyev et Abdullin 2022 (Afanasyev, Abdullin, 2022). Сообщества с доминированием высших водных растений *Zostera noltei* и *Z. marina* принадлежат асс. *Zosteretum nanae* Pignatti 1953 союза *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina in Mucina et al. 2016 и асс. *Zosteretum marinae* (Van Goor 1921) Harmsen 1936 союза *Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953 порядка *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953 класса *Zosteretea* Pignatti 1953 (Mucina et al., 2016). Сообщества субальпийских среднетравных лугов с доминированием *Calamagrostis arundinacea* характеризуются высоким постоянством ряда видов, диагностических для асс. *Betonici macranthae-Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002 (класс *Mulgedio-Aconitetea* Hadač & Klika in Klika & Hadač 1944, порядок *Calamagrostietalia villosae* Pawłowski et al. 1928, союз *Calamagrostion arundinaceae* Oberd. 1950) (Onipchenko, 2002). Классификация других сообществ в районе исследований пока не разработана. Можно лишь отметить, что в них имеются диагностические виды классов *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 (*Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*, *Elymus repens* [= *Elytrigia repens*], *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *P. media*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Prunella vulgaris*, *Trifolium repens*, *Vicia cracca*, *V. sepium*), *Trifolio-Geranietea sanguinei* Müller 1962 (*Agrimonia eupatoria*, *Fragaria viridis*, *Hypericum perforatum*, *Pentanema asperum* [= *Inula aspera*]) и *Festuco-Brometea* Br.-Bl. ex Tx. ex Soó 1947 (*Festuca valesiaca*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Medicago falcata*, *Poa angustifolia*, *Potentilla argentea*). *Rubus caesius* — диагностический вид двух классов (*Crataego-Prunetea* Tx. 1962 и *Salicetea purpureae* Moog 1958). Кроме того, в рассматриваемых сообществах есть диагностические виды классов синантропной растительности: *Elymus repens*, *Cichorium intybus* и *Echium vulgare* (класс *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951), *Calamagrostis epigejos* (класс *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951), *Convolvulus arvensis*, *Cirsium arvense*, *Medicago lupulina*, *Ambrosia artemisiifolia* (класс *Stellarietea mediae* Tx. et al. ex von Rochow 1951), *Taraxacum officinale* и *Lolium perenne* (класс *Polygono arenastri-Poetea annuae* Rivas-Martinez 1975 corr. Rivas-Martinez et al. 1991) и некоторые другие (Ermakov, 2012; Mucina et al., 2016).

Методы исследования

В каждом сообществе было заложено по 25–30 площадок размером 0.5 × 0.5 м. Часть площадок была заложена регулярным способом в виде одной или двух трансект, включающих 10 площадок, другие — сериями по 5–10 штук на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с высоким и низким проективным покрытием доминирующих видов, которое оценивали визуально. С каждой площадки была отобрана проба биомассы травостоя (макрофитобентоса). Для каждой из них были определены: 1) вес сырой биомассы в целом

Места расположения и координаты растительных сообществ

The locations and coordinates of plant communities

Места расположения	Координаты	Высота над ур. м. или глубина, м	Доминирующий вид (число сообществ)
Лагонакское нагорье, гора Оштен (бассейн р. Белая), субальпийский луг	44.0050° с. ш., 39.5828° в. д.	2000	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (2)
Лагонакское нагорье, хр. Каменное море (бассейн р. Белая), субальпийский луг	44.0260° с. ш., 40.0117° в. д.	1880	<i>C. arundinacea</i> (2)
хр. Пастбище Абаго (бассейн р. Белая), субальпийский луг	43.5608° с. ш., 40.1318° в. д.	1813	<i>C. arundinacea</i> (1)
хр. Скалистый (бассейн р. Белая), поляна	44.1546° с. ш., 40.1238° в. д.	749	<i>Calamagrostis epigejos</i> (1)
хр. Пастбищный (бассейн р. Белая), поляна	44.1743° с. ш., 40.0657° в. д.	491	<i>Botriochloa ischaemum</i> (1)
хр. Лесистый (бассейн р. Белая), поляны	44.3303° – 44.3343° с. ш., 40.0616° – 40.0657° в. д.	298–316	<i>Calamagrostis epigejos</i> (1), <i>Rubus caesius</i> (2)
гора Ахмедов Пост (бассейн р. Большая Лаба), поляна	44.1335° с. ш., 41.0272° в. д.	662	<i>Botriochloa ischaemum</i> (1)
Окрестности г. Майкопа (бассейн р. Белая), поляны, опушки, обочины дорог, залежи, пустыри	44.3403° – 44.3721° с. ш., 39.5937° – 40.0948° в. д.	174–340	<i>Botriochloa ischaemum</i> (3), <i>Calamagrostis epigejos</i> (3), <i>Medicago falcata</i> (5), <i>Rubus caesius</i> (3), <i>Solidago canadensis</i> (6)
Вблизи п-ова Абрау, Черное море	44.6515° – 44.8078° с. ш., 37.3706° – 37.7726° в. д.	0,5–5,0	<i>Ericaria bosphorica</i> , <i>Gongolaria barbata</i> (7)
Таманский залив, Азовское море	45.2392° – 45.3012° с. ш., 36.7318° – 36.7232° в. д.	0,5–2,0	<i>Zostera noltei</i> и <i>Z. marina</i> (6)

(W), биомассы доминирующего вида (W_d) и сопутствующих видов (W_s); 2) степень доминирования ($D = W_d / W$); 3) число и состав сопутствующих видов. Кроме того, для каждой серии проб мы определили общее число сопутствующих видов. Для сообществ макрофитобентоса показатель W_d отражал совместную биомассу *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata*, так же как *Zostera noltei* и *Z. marina*. Поскольку доминанты макрофитобентоса могут оказывать как отрицательное (конкуренция), так и положительное (защита, субстрат) воздействие на другие виды, их участие в сообществах оценивалось через абсолютную (W_d), а не относительную (W_d / W) биомассу. Корковые виды водорослей в настоящем исследовании не учитывали.

Из каждой серии проб биомассы в каждом сообществе мы отобрали по 10 проб с наиболее низким участием доминанта (LD) и с наиболее высоким (HD). Данные по постоянству видов в группах проб биомассы с LD, отобранных в 5–7 сообществах (местообитаниях) с доминированием определенного вида, были объединены в одну таблицу (инфраэкологическую систему, ИЦС), так же, как и данные по постоянству видов в группах проб биомассы с HD. Степень различия по видовому составу групп проб, формирующих каждую ИЦС (т. е. степень дифференциации каждой ИЦС), оценивали двумя способами: 1) через число видов, которые можно рассматривать как диагностические для определенных групп проб биомассы (в нашей работе под диагностическими видами мы понимали те, которые имели постоянство равное или выше 40 % только в одной из групп проб, формирующих определенную ИЦС; чем выше суммарное число таких видов, тем выше степень дифференциации ИЦС); 2) путем визуального сравнения результатов PCA-ординации проб биомассы с LD и с HD, отобранных в сообществах (местообитаниях) с определенным доминирующим видом.

Статистическую значимость разницы между суммарным числом диагностических видов в ИЦС, сформированных из групп проб с низким участием определенного доминанта, и в ИЦС, сформированных из групп проб с высоким его участием, оценивали с использованием непараметрического критерия знаков — Z . PCA-ординацию проб биомассы проводили на основании данных по присутствию/отсутствию видов в них. Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета PAST 3.16 (Hammer, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сообщества с доминированием *Calamagrostis arundinacea*

В таблице 2 показано постоянство видов в группах проб биомассы с LD и HD, отобранных в 5 сообществах субальпийских лугов с разным участием *Calamagrostis arundinacea*. Из них 4 (№ 1–4) расположены в пределах Лагонакского нагорья (по 2 на склоне хр. Каменное Море и на склонах горы Оштен), одно (№ 5) — на хр. Пастбище Абаго (табл. 1). Сообщества, находящиеся на склоне хр. Каменное Море, до 1992 г. использовались под выпас скота. После возвращения высокогорной части Лагонакского нагорья в состав Кавказского заповедника, они уже в течение 30 лет находятся в процессе восстановления. На склонах горы Оштен сообщества, в период пастбищного использования Лагонакского нагорья, слабо подвергались воздействию выпаса животных из-за их плохой доступности. Сообщество, расположенное на хр. Пастбище Абаго, не испытывало воздействия выпаса в течение многих десятилетий.

Из таблицы 2 следует, что для ИЦС с LD выделяется 48 видов, которые имеют постоянство равное или выше 40 % хотя бы в одной группе проб биомассы. В том числе, 3 вида имеют такое постоянство в 4–5 группах проб, т. е. в более чем в 60 % от их общего числа (условно «высококонстантные виды»), 20 видов — в 2–3 группах проб (условно «константные») и 25 видов, которые можно рассматривать как диагностические для одной из 5 групп проб. Результаты сравнения постоянства видов

Таблица 2

Постоянство видов в группах проб биомассы, отобранных в растительных сообществах с высокой и низкой степенью доминирования *Calamagrostis arundinacea*

Species constancy in groups of biomass samples taken from plant communities with high and low dominance of *Calamagrostis arundinacea*

Степень доминирования	Низкая (LD)					Высокая (HD)				
	0.17	0.34	0.29	0.36	0.32	0.77	0.81	0.82	0.88	0.87
Общее число сопутствующих видов	63	40	35	31	37	43	38	28	21	24
Среднее число сопутствующих видов	21	18	13	13	19	16	16	9	8	10
Номер сообщества	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Calamagrostis arundinacea</i> Ca	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Betonica macrantha</i> BmCa	30	100	100	70	100	50	60	100	80	90
<i>Alchemilla oxypetala</i>	70	100	60	90	100	70	90	60	30	60
<i>Vicia tenuifolia</i> s. l.	90	60	70	100	40	90	90	70	100	.
<i>Carex tristis</i>	60	90	.	.	.	90	90	.	.	10
<i>Sanguisorba officinalis</i>	70	90	.	.	.	60	60	.	.	.
<i>Anemonastrum fasciculatum</i> Ca	80	70	.	10	10	40	70	.	10	.
<i>Campanula collina</i> BmCa	40	50	.	.	.	50	70	.	.	.
<i>Ranunculus caucasicus</i>	50	100	20	10	.	60	100	.	.	.
<i>Festuca varia</i> BmCa	100	90	.	10	30	70	20	.	10	20
<i>Lathyrus cyaneus</i>	40	70	.	.	.	10	60	.	.	.
<i>Lomatocarum alpinum</i>	40	100	.	.	.	50
<i>Huynchia pulchra</i>	40	60	.	.	.	10
<i>Helictochloa versicolor</i> s. l.	40	30	.	.	70	30	10	.	.	10
<i>Bistorta carnea</i>	40	10	90	20	100	.	20	90	60	80
<i>Agrostis vinealis</i>	10	80	20	10	100	50	10	30	20	60
<i>Potentilla erecta</i>	.	50	.	.	70	10	80	.	.	10
<i>Poa longifolia</i>	20	30	90	80	100	60	80	70	100	100
<i>Centaurea abbreviata</i>	.	.	80	80	90	.	.	20	30	60
<i>Trisetum flavescens</i>	.	.	70	70	40	.	.	30	50	30
<i>Geranium sylvaticum</i> MA	30	20	50	30	90	10	.	60	10	50
<i>Astrantia maxima</i> MA	10	30	40	10	50	10	.	10	.	10
<i>Cruciata laevipes</i>	20	.	60	40	100	.	.	.	40	90
<i>Carex mingrelica</i>	.	.	40	60	.	.	.	30	10	.
<i>Festuca ovina</i>	60	20	.	.	.	60	60	.	.	.
<i>Scabiosa caucasica</i>	40	40	60	.	.	.
<i>Ranunculus brachylobus</i>	70	20	.	.	.	80	20	.	.	.
<i>Helianthemum nummularium</i>	90	70	20	.	.	.
<i>Galium verum</i>	50	30	.	.	.	60	20	.	.	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	60	60
<i>Psephellus dealbatus</i>	80	20
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	40	10	.	.	.	10	30	.	.	.
<i>Primula pseudoelator</i>	20	80	.	.	.	50	80	.	.	.
<i>Hypericum linarioides</i>	.	60	.	.	.	50
<i>Taraxacum stevenii</i>	.	40	.	.	.	40
<i>Daphne glomerata</i>	20	70	.	.	.	20
<i>Trifolium canescens</i> BmCa	.	40	.	.	.	20	30	.	.	.
<i>Cirsium obvallatum</i>	.	.	70	.	.	.	10	.	.	.
<i>Solidago virgaurea</i> Ca	.	.	50	30	.	.	20	.	.	.
<i>Pimpinella rhodantha</i>	.	10	30	50	10	10	20	10	.	10
<i>Cephalaria gigantea</i>	.	10	20	60	.	.	30	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	90	30
<i>Gentiana septemfida</i> BmCa	20	.	20	.	90	.	10	20	10	50
<i>Iris sibirica</i>	10	10	.	.	60	30
<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	10	.	60	20
<i>Rumex arifolius</i> MA	60	20
<i>Campanula latifolia</i> MA	.	.	.	10	40	10
<i>Veratrum lobelianum</i>	40	10
<i>Anthemis saportana</i>	40
<i>Silene vulgaris</i> Ca	.	.	20	30	10	.	.	20	.	10
<i>Bromus variegatus</i>	30	10	.	.	.	30	20	.	.	.
<i>Trollius ranunculinus</i>	.	.	30	30	.	.	.	10	10	.
<i>Valeriana alpestris</i>	20	10	.	.	.	20	20	.	.	.

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4, 6 заливкой выделены значения постоянства равные 40 % и выше, в рамку включены значения постоянства видов, которые можно рассматривать как диагностические (имеют постоянство равное или выше 40 % только в одной из групп проб, формирующих определенную ИЦС).

Диагностические виды: **BmCa** — асс. *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002; **Ca** — союз *Calamagrostion arundinaceae* Oberd 1950, порядок *Calamagrostietalia villosae* Pawlowski et al. 1928; **MA** — класс *Mulgedio-Aconitetea* Hadač & Klika in Klika & Hadač 1944.

этих трех групп в ИЦС с LD и с HD могут быть сведены к следующему:

а) 3 высококонстантных в ИЦС с LD вида в ИЦС с HD также имеют высокое постоянство в 4–5 группах проб. Это касается и *Betonica macrantha* — одного из диагностических видов асс. *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae* (Onipchenko, 2002).

б) 8 из 20 константных в ИЦС с LD видов имеют примерно такое же постоянство в группах проб с HD, 11 видов имеют более низкое постоянство в группах проб с HD, чем в группах проб с LD, 6 из них можно рассматривать как диагностические для одной из групп проб с HD. Один вид имеет более высокое постоянство в группах проб с HD, чем в группах проб с LD. Среди константных в ИЦС с LD видов 2 (*Campanula collina* и *Festuca varia*) — диагностические виды асс. *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae* и 3 (*Anemonastrum fasciculatum*, *Geranium sylvaticum* и *Astrantia maxima*) — синтаксонов более высокого ранга (союза *Calamagrostion arundinaceae*, порядка *Calamagrostietalia villosae*, класса *Mulgedio-Aconitetea*). Из них у *Festuca varia* и *Astrantia maxima* постоянство в группах проб с HD существенно ниже, чем в группах проб с LD (*Festuca varia* — диагностический вид для одной из групп проб с HD). У остальных трех видов — примерно одинаково.

в) Из 25 диагностических видов для одной из 5 групп проб с низким участием *Calamagrostis arundinacea*, 7 являются таковыми и для групп проб с HD. В группах проб с HD 15 видов имеют преимущественно более низкое постоянство, чем в группах проб с LD, 3 вида, наоборот, более высокие. В результате эти виды не являются диагностическими для групп проб с HD. Среди них: *Trifolium canescens* — диагностический вид асс. *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae*, *Solidago virgaurea* — союза *Calamagrostion arundinaceae* и порядка *Calamagrostietalia villosae*, *Rumex arifolius* и *Campanula latifolia* — класса *Mulgedio-Aconitetea*. Таким образом, группы проб с LD диагностируются 2–8 видами каждая. Наибольшее число диагностических видов — в группах проб с хребтов Каменное Море (8) и Пастбище Абаго (8), наименьшее — со склона горы Оштен (по 2). Группы проб с HD дифференцируются 13 видами. В том числе для групп проб, отобранных в сообществах на хр. Каменное Море, выявлено по 5 диагностических

видов; в одном из сообществ на склоне горы Оштен — ни одного, в остальных двух — 1 и 2 вида. Причем только 2 из 5 видов, характерных для группы проб с HD с хр. Каменное Море (№ 2), являются одновременно диагностическими и для группы проб с LD, отобранных там же. Из 13 видов, характерных для определенных групп проб с HD, только 7 (54 %) являются таковыми и для групп проб с LD, отобранных в тех же сообществах.

На рисунке 2 показаны результаты PCA-ординации сообществ с низким и высоким участием *Calamagrostis arundinacea*. Видно, что группы проб с LD образуют в поле диаграммы 3 хорошо обособленных скопления. Первое из них сформировано пробами, отобранными в двух сообществах, расположенных на склонах хр. Каменное Море; второе — пробами со склонов горы Оштен; третье — с хр. Пастбище Абаго. Группы проб с HD, отобранные на склонах двух последних горных поднятий, дифференцированы слабо. Поэтому они образуют в поле диаграммы не 3, а 2 обособленных скопления (рис. 2).

Сообщества с доминированием *Rubus caesius*

В таблице 3 показано постоянство видов в группах проб биомассы с LD и HD, отобранных в 5 сообществах с доминированием *Rubus caesius*. Два сообщества были расположены на опущенных местообитаниях двух разных террас р. Белая (№ 1 и 2), 1 — на старой залежи (№ 3) и еще 2 (№ 4 и 5) — на вершине одного из отрогов хр. Лесистый.

Из таблицы 3 видно, что для ИЦС с LD выделяются 15 видов, которые можно рассматривать как диагностические для одной из 5 групп проб; из них в 4-х по 2–6 таких видов, а для одной они не выявлены. Только один из этих 15 видов (*Picris hieracioides*) диагностический и для одной из групп проб с HD.

Только один вид в ИЦС с LD можно отнести к высококонстантным — *Erigeron annuus*, в ИЦС с HD он присутствует всего в двух группах проб с низким постоянством. В ИЦС с LD 8 видов можно отнести к константным. Из них 5 видов имеют высокое постоянство в меньшем числе групп проб биомассы с HD, чем с LD. Один из таких видов (*Poa compressa*) можно рассматривать как диагностический для группы проб с HD, отобранных в сообществе № 4 (табл. 3). *Stellaria holostea* и *Viola odorata* имеют высокое постоянство только в группах проб с высоким участием (соответственно, плотным пологом) *Rubus caesius*, а *S. holostea* — диагностический в одном из них.

Таким образом, в целом для групп проб с HD можно выделить только 3 диагностических вида. Каждый из них дифференцирует определенную группу проб. В двух из них такие виды отсутствуют. Только один из этих трех видов является диагностическим одновременно для групп проб с LD и с HD, отобранных в одном и том же сообществе.

Среди 24 сопутствующих видов, имеющих высокое постоянство в одной или нескольких группах проб с LD, 6 относятся к диагностическим видам класса *Molinio-Arrhenatheretea* (*Achillea millefolium*, *Elymus repens*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Plantago media* и *Trifolium repens*), один — класса *Trifolio-Geranietea sanguinei* (*Agrimonia eupatoria*), один — класса *Festuco-Brometea* (*Potentilla argentea*) и 5 (*Elymus repens*, *Calamagrostis epigejos*, *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Taraxacum*

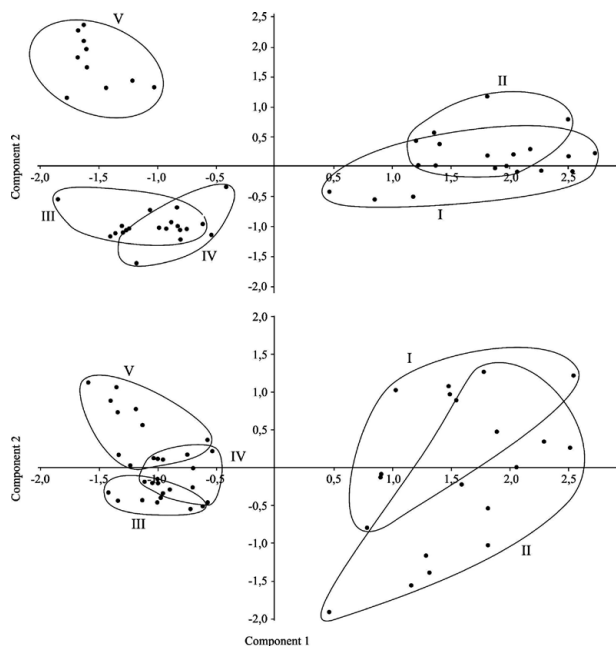


Рис. 2. PCA-ординация проб биомассы с низкой (верхняя диаграмма) и высокой (нижняя) степенью доминирования *Calamagrostis arundinacea*, отобранных в высокогорных растительных сообществах Западного Кавказа (бассейн р. Белая).

Здесь и на рис. 3–5 пробы биомассы, отобранные в определенных сообществах, обведены линией (I–V — номера сообществ в табл. 2–4, 6).

PCA-ordination of biomass samples with low (upper diagram) and high (lower) degree of dominance of *Calamagrostis arundinacea*, taken in high-mountain plant communities of the Western Caucasus (Belaya River basin).

Here and in Figures 3–5, biomass samples taken in certain communities are circled (I–V — numbers of plant community sites in Tables 2–4, 6).

officinale) — для синтаксонов высшего порядка синантропной растительности (классы *Artemisietea vulgaris*, *Epilobietea angustifolii*, *Stellarietea mediae*, *Polygono arenastri-Poetea annuae*). Только 3 из этих видов имели высокое постоянство, по крайней мере, в одной группе проб с HD — *Elymus repens*, *Poa pratensis* и *Calamagrostis epigejos*.

Результаты PCA-ординации сообществ с LD и с HD показывают несколько более высокую дифференциацию первых, чем вторых (рис. 3).

Сообщества с доминированием *Solidago canadensis*

В таблице 4 приведены данные по постоянству видов в группах проб биомассы с LD и HD, отобранных в 6 сообществах с разным участием *Solidago canadensis*. По 2 сообщества, расположенные вдоль грунтовых дорог в пойменном лесу (№ 1 и 2), вдоль опушек пойменного леса (№ 3 и 4) и на старых залежах (№ 5 и 6).

Из таблицы 4 следует, что ИЦС с LD характеризуется низкой степенью дифференциации, поскольку только 8 видов можно рассматривать как диагностические для одной из 6 групп проб. Причем они характеризуют только 3 из них (2 группы проб, отобранных на залежах, и одну — вдоль опушки леса). Другие группы проб с LD характерных видов не имеют. Только 2 из этих 8 видов имеют такой статус в ИЦС с HD.

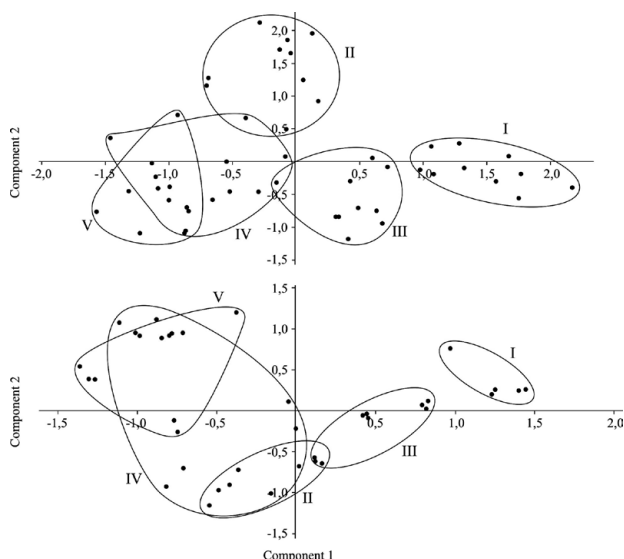
Таблица 3

Постоянство видов в группах проб биомассы, отобранных в растительных сообществах с высокой и низкой степенью доминирования *Rubus caesius*

Species constancy in groups of biomass samples taken from plant communities with high and low dominance of *Rubus caesius*

Степень доминирования	Низкая (LD)					Высокая (HD)				
	0.31	0.21	0.28	0.18	0.25	0.79	0.85	0.72	0.66	0.66
Общее число сопутствующих видов	23	31	24	28	26	10	5	17	18	15
Среднее число сопутствующих видов	9	11	8	9	7	5	3	4	5	5
Номер сообщества	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Rubus caesius</i> CP, Sp	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Erigeron annuus</i>	40	80	20	70	40				10	10
<i>Elymus repens</i> MA, Av	100	50	100			100	20	100	20	
<i>Poa pratensis</i> MA	100	90	20		40	100		20		50
<i>Carex spicata</i>		10	40	50	40		40		10	40
<i>C. hirta</i>		80	50	30	10		100	20	40	50
<i>Calamagrostis epigejos</i> Ea	20	30		50	50	20			90	40
<i>Calystegia silvatica</i>	60		60			100		10		
<i>Potentilla reptans</i>			80	50	10			20	10	
<i>Poa compressa</i>				100	50				100	30
<i>Achillea millefolium</i> MA	40			30	20					
<i>Coronilla varia</i>	60					10				
<i>Convolvulus arvensis</i> Sm	90									
<i>Vicia villosa</i>	40		30							
<i>Cirsium arvense</i> Sm	40					30				
<i>Poa trivialis</i> MA	60									
<i>Trifolium repens</i> MA		80	10	30	30					
<i>Taraxacum officinale</i> PaP		80		20	10					
<i>Picris hieracioides</i>		50					40			
<i>Plantago media</i> MA		60								
<i>Festuca arundinacea</i>		40								
<i>Glechoma hederacea</i>			40					30		
<i>Agrimonia eupatoria</i> TG		10	60	10	10			10		
<i>Potentilla argentea</i> FB				40	10					
<i>Sanguisorba minor</i>				40	20					
<i>Stellaria holostea</i> QF						60				
<i>Viola odorata</i>				20	10				60	50
<i>Hypericum perforatum</i> TG				20	10					10
<i>Daucus carota</i>	30	30		30	30				10	10
<i>Galium humifusum</i>				20	30				20	30

Примечание. Диагностические виды классов: CP — *Crataego-Prunetea* Tx. 1962; Sp — *Salicetea purpureae* Moor 1958; MA — *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937; Av — *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951; Ea — *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951; Sm — *Stellarietea mediae* Tx. et al. ex von Rochow 1951; PaP — *Polygono-arenastri-Poetea annuae* Rivas-Martinez 1975 corr. Rivas-Martinez et al. 1991; TG — *Trifolio-Geranietea sanguinei* T. Müller 1962; FB — *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947; QF — *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937.



К высоко константным и константным относятся 7 и 9 видов, соответственно. Постоянство 4 видов из первой группы в ИЦС с LD и с HD почти не отличается. Постоянство остальных 3 видов в пробах с HD существенно ниже. Два из них (*Vicia sepium* и *Rubus caesius*) характеризуют определенные группы проб с высокой степенью доминирования золотарника. Постоянство видов из 2 группы в ИЦС с HD существенно ниже, чем в ИЦС с LD. Из них 4 можно рассматривать как диагностические для отдельных групп проб с высокой степенью доминирования *Solidago canadensis*. Обратим также внимание, что 2 вида растений (*Glechoma hederacea* и *Lathyrus tuberosus*), которые в группах проб с LD имели низкое постоянство, на участках с HD имеют статус диагностических. В целом в ИЦС с HD мы выявили 10 видов, которые характеризуют определенные группы проб. Это выше, чем в ИЦС с LD, но разница статистически незначима (табл. 5). Но только 2 вида из 10 являются одновременно диагностическими и для проб с LD, отобранных в тех же самых сообществах.

Среди 25 сопутствующих видов, имеющих высокое постоянство одной или нескольких групп проб с LD, 4 диагностируют класс *Molinio-Arrhenatheretea* (*Elymus repens*, *Vicia sepium*, *Trifolium repens*, *Prunella vulgaris*), 4 — класс *Festuco-Brometea* (*Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Medicago falcata*, *Poa angustifolia*), 1 — классы *Crataego-Prunetea* и *Salicetea purpureae* (*Rubus caesius*), 2 — классы *Trifolio-Geranietea sanguinei* (*Pentanema asperum* [= *Inula aspera*], *Fragaria viridis*), 3 — синтаксоны высшего порядка синантропной растительности: классы *Artemisietea vulgaris* и *Epilobietea angustifolii* (*Calamagrostis epigejos*, *Cichorium intybus*, *Elymus repens*). Большинство из них (9 из 11 видов) имеют высокое постоянство и в группах проб с HD.

Результаты PCA-ординации сообществ с LD и с HD не показывают существенных различий

Рис. 3. PCA-ординация проб биомассы с низкой (верхняя диаграмма) и высокой (нижняя) степенью доминирования *Rubus caesius*, отобранных в полусемиестественных и синантропных растительных сообществах в окрестностях г. Майкоп (бассейн р. Белая).

PCA-ordination of biomass samples with low (upper diagram) and high (lower) degree of dominance of *Rubus caesius*, taken in semi-natural and synanthropic plant communities in the vicinity of the city of Maikop (Belaya River basin).

в степени дифференциации их видового состава в целом (рис. 4).

Сообщества с доминированием *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata* (*Cystoseira* s. l.)

В таблице 6 приведены данные по постоянству видов в группах проб, отобранных в 7 сообществах макрофитобентоса с разным участием *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata*. Два из них (№ 1, 2) были расположены в районе с выраженным загрязнением воды бытовыми стоками (окрестности пос. Широкая Балка, глубины 0.2–0.4 м и 1.0–1.5 м) и 5 сообществ — в районах, удаленных от мест с интенсивной хозяйственной деятельностью (№ 3 и 4 — в окрестностях пос. Широкая Балка на глубинах 0.2–0.4 м и 1.0–1.5 м; № 5–7 — у мыса Большой Утриш на глубинах 1.0–2.0 м, 0–0.5 м и около 5.0 м).

Для ИЦС с LD выделяется 10 видов, которые можно рассматривать как диагностические — встречаются с высоким постоянством только в одной группе проб. Только один из этих видов — облигатный литофит (*Ulva rigida*). Остальные — облигатные, либо факультативные эпифиты. Эти виды диагностируют 4 из 7 сообществ фитобентоса с низкой плотностью *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata*. Из 10 таких видов 4 одновременно диагностические и для групп проб с HD. Другие 6 видов теряют этот статус: 3 из-за того, что их постоянство в группах проб с HD существенно выше, чем в группах проб с LD, и 3 — существенно ниже.

Высококонстантные (присутствуют с постоянством более 40 % в 5–7 группах проб, т. е. в более чем в 60 % от их общего числа) и константные виды (присутствуют с постоянством более 40 % в 2–4 группах проб) включают 5 и 12 видов, соответственно. Постоянство большинства видов из первой группы в ИЦС с LD и с HD почти не отличается, а из второй группы оно в ИЦС с HD существенно ниже, чем в ИЦС с LD. Из них 3 характеризуют отдельные сообщества с высокой биомассой *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata*. Один вид (*Chaetomorpha aerea*) в группах проб с LD имеет очень низкое постоянство, а с HD — статус диагностического.

Рис. 4. PCA-ординация проб биомассы с низкой (верхняя диаграмма) и высокой (нижняя) степенью доминирования *Solidago canadensis*, отобранных в синантропных растительных сообществах в окрестностях г. Майкоп (бассейн р. Белая).

PCA-ordination of biomass samples with low (upper diagram) and high (lower) degree of dominance of *Solidago canadensis*, taken from synanthropic plant communities in the vicinity of the city of Maikop (Belaya River basin).

Таблица 4

Постоянство видов в группах проб биомассы, отобранных в растительных сообществах с высокой и низкой степенью доминирования *Solidago canadensis*

Species constancy in groups of biomass samples taken from plant communities with high and low dominance of *Solidago canadensis*

Степень доминирования	Низкая (LD)						Высокая (HD)					
	0.33	0.47	0.44	0.41	0.60	0.57	0.94	0.90	0.95	0.92	0.84	0.95
Общее число сопутствующих видов	28	32	16	21	23	29	17	19	12	12	22	13
Среднее число сопутствующих видов	12	12	7	10	11	11	7	7	6	5	8	5
Номер сообщества	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
<i>Solidago canadensis</i>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Elymus repens</i> MA, Av	.	100	100	100	100	100	.	100	10	100	90	90
<i>Erigeron annuus</i>	100	80	10	40	.	40	100	80	30	20	.	.
<i>Poa angustifolia</i> FB	100	20	70	90	100	100	90	10	50	50	100	100
<i>Carex spicata</i>	70	80	.	60	80	40	40	50	.	10	70	50
<i>C. michelii</i>	100	60	30	80	50	.	100	50	40	70	60	.
<i>Vicia sepium</i> MA	40	50	50	80	20	50	10	10	.	40	20	.
<i>Rubus caesius</i> CP, Sp	40	40	100	.	60	.	10	30	10	.	60	.
<i>Cichorium intybus</i> Av	60	40	10	30	.	30	30	10
<i>Trifolium repens</i> MA	40	40	.	30	.	30	20
<i>Prunella vulgaris</i> MA	70	90	10	50
<i>Verbena officinalis</i>	60	60	.	10
<i>Viola odorata</i>	.	70	40	50
<i>Daucus carota</i>	.	100	.	90	50	.	10	20	.	20	10	.
<i>Potentilla recta</i>	.	30	40	60	50	10	20	10	30	30	20	.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Ea	10	.	10	50	20	40	20	.	10	50	10	10
<i>Galium verum</i> FB	50	80	40	.
<i>Cynodon dactylon</i>	.	.	.	40
<i>Salvia nemorosa</i>	70
<i>Medicago falcata</i> FB	80
<i>Pentanema asperum</i> TG	40	10	60	.
<i>Equisetum telmateia</i>	80
<i>Eryngium campestre</i>	80
<i>Fragaria viridis</i> FB, TG	80	10	60
<i>Coronilla varia</i>	50
<i>Glechoma hederacea</i>	.	20	10	.	.	.	50	30
<i>Lathyrus tuberosus</i> TG	10	.	20	40	.	.	10	.
<i>Thesium arvense</i>	30	20	.	20	.	.	10	10
<i>Cruciata laevipes</i>	20	10
<i>Festuca valesiaca</i> FB	10	.	.	10	.	.	20	.	.	.	10	10

Примечание. Диагностические виды классов: MA — *Molinio-Arhenatheretea* Tx. 1937; Av — *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951; FB — *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947; CP — *Craetago-Prunetea* Tx. 1962; Sp — *Salicetea purpureae* Moor 1958; Ea — *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951; TG — *Trifolio-Geranietea sanguinei* T. Müller 1962.

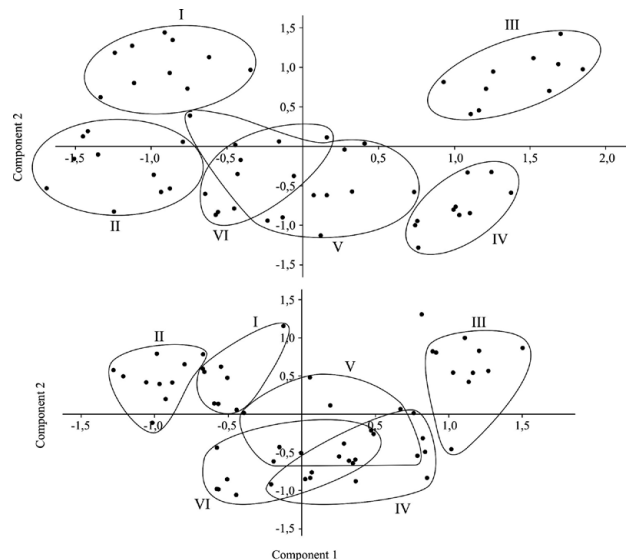


Таблица 5

Число диагностических видов в группах проб биомассы с низким и высоким участием доминантов

Number of diagnostic species in groups of biomass samples with low and high participation of dominants

Доминирующие виды	n	dS _L	dS(+)	dS(-)	dS _H	dS _s	dS _s /dS _H
<i>Botriochloa ischaemum</i>	5	33(5)	10	18	25(5)	12	48 %
<i>Rubus caesius</i>	5	15(4)	2	14	3*(3)	1	33 %
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5	25(5)	6	18	13*(4)	7	54 %
<i>Medicago falcata</i>	5	23(5)	4	17	10*(5)	5	50 %
<i>Calamagrostis epigejos</i>	5	20(5)	1	14	7*(4)	5	71 %
<i>Solidago canadensis</i>	6	8(3)	8	6	10(5)	2	20 %
<i>Zostera noltei</i> + <i>Z. marina</i>	5	6(3)	3	5	4(2)	1	25 %
<i>Ericaria bosporica</i> + <i>Gongolaria barbata</i>	7	10(4)	4	6	8(4)	4	50 %

Примечание. n — число групп проб, отобранных из сообществ с доминированием определенного вида; dS(+)
— число видов, которые не являются диагностическими в группах проб с низким участием доминанта (LD), но приобретают этот статус в группах проб с высоким его участием (HD); dS(-) — наоборот; * — разница между dS(+) и dS(-) является статистически значимой на уровне P<0.01 (Z-критерий); dS_L и dS_H — число диагностических видов в группах проб с LD и HD, соответственно (в скобках — число групп проб с диагностическими видами); dS_s — число видов, которые дифференцируют одни и те же сообщества (группы проб) с LD и HD; dS_s/dS_H — доля таких видов от общего числа диагностических видов в сообществах с HD, %.

Таблица 6

Постоянство видов в группах проб биомассы, отобранных в растительных сообществах с высокой и низкой биомассой *Gongolaria barbata* и *Ericaria bosporica* (*Cystoseira* s. l.)

Species constancy in groups of biomass samples taken from plant communities with high and low biomass *Gongolaria barbata* and *Ericaria bosporica* (*Cystoseira* s. l.)

Биомасса доминантов, г/м ²	Низкая							Высокая						
	118.7	80.5	83.1	26.5	1046	651	1301	468	325	719	380	5246	3463	3458
Общее число сопутствующих видов	10	10	18	15	21	17	20	12	11	14	15	19	21	19
Среднее число сопутствующих видов	6	7	10	8	8	8	7	7	5	7	9	7	7	7
Номер сообщества	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7
<i>Gongolaria barbata</i>	.	40	40	30	80	30	70	20	30	100	80	70	60	10
<i>Ericaria bosporica</i>	100	100	100	70	100	90	100	100	100	100	100	100	80	80
<i>Sphacelaria cirrosa</i> Sp	20	100	80	100	100	90	10	40	50	100	100	90	90	10
<i>Ellisolandia elongata</i> Sp	100	100	40	.	90	80	.	100	100	.	70	90	70	.
<i>Cladostephus hirsutus</i> Sp	.	100	80	100	80	60	70	.	40	10	100	40	50	70
<i>Vertebrata subulifera</i> Sp	100	100	80	50	20	10	.	100	100	100	100	20	10	.
<i>Cladophoropsis membranacea</i> Sp	40	20	80	30	90	70	50	70	20	60	40	30	80	10
<i>Chaetomorpha linum</i> Sp	.	40	40	50	70	50	10	20	40	60	80	70	70	.
<i>Gelidium crinale</i>	40	.	40	.	80	80	30	40	.	10	20	30	80	30
<i>G. spinosum</i> Sp	20	.	40	.	40	10	30	40	.	.	.	10	10	20
<i>Cladophora laetevirens</i> (?)	100	80	20	10	.	.	.	100	80	30
<i>Laurencia obtusa</i> Sp	.	60	.	40	30	10	.	20	.	.	20	50	10	10
<i>Ulva flexuosa</i> (?)	.	80	40	20
<i>Laurencia coronopus</i>	.	.	40	80	20	40	.	.	20	100	100	20	20	10
<i>Padina pavonica</i>	.	.	100	90	10	60	20	.	.	40	40	.	.	.
<i>Dilophus fasciola</i>	.	.	60	80	30	30	20	.	.	30	30	.	20	.
<i>Cladophora</i> sp.	.	.	40	40	10	10	.	.	.	20	40	10	.	.
<i>Ceramium ciliatum</i>	10	.	100	20	10	70	.	40	.	40	.	.	30	.
<i>Cladophora albida</i>	.	.	20	.	70	70	10	40	80	10
<i>Ulva rigida</i>	40	10
<i>Ceramium virgatum</i> Sp	100	.	.	.	10	.	.	100	10	10
<i>Corynophlaea umbellata</i>	.	.	40	30	20	90	40	.	.	.
<i>Cladophora vadorum</i>	.	20	20	40	50	50	80	.	.	.
<i>Polysiphonia sanguinea</i>	20	30	60	50	10	50
<i>Jania rubens</i>	.	.	.	30	.	.	70	.	.	.	20	.	.	60
<i>Lomentaria clavellosa</i>	40	50
<i>Pterothamnion plumula</i>	10	.	100	100
<i>Feldmannia irregularis</i>	50	20
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	50	10	.
<i>Ulva</i> sp. (эпифит)	10	30	10	40	80
<i>Ceramium elegans</i>	10	40	10	50
<i>C. deslongchampsii</i>	20	40	.	40
<i>Chaetomorpha aerea</i>	30	60
<i>Ceramium tenuissimum</i>	10	.	10	20	20	.
<i>Polysiphonia opaca</i>	20	10	10	.
<i>Stilophora tuberculosa</i>	10	10	10
<i>Corallina granifera</i>	20

Примечание. Диагностические виды: Sp — класса *Sphacelarietea cirrosae* Afanasyev et Abdullin 2022 и порядка *Sphacelarietalia cirrosae* Afanasyev et Abdullin 2022.

В целом в ИЦС с HD выделены 8 диагностических видов (все облигатные или факультативные эпифиты). Это ниже, чем в ИЦС с LD, но разница статистически незначима (табл. 5). Только 4 вида диагностируют группы проб с LD и с HD, отобранные в одних и тех же сообществах.

В изученных сообществах имеются 9 видов, диагностирующих синтаксоны высших рангов (класс *Sphacelarietea cirrosae* и порядок *Sphacelarietalia cirrosae*). Среди них 6 видов высоко константны как в сообществах с LD, так и с HD (*Sphacelaria cirrosa*, *Vertebrata subulifera*, *Ellisolandia elongata*,

Cladostephus hirsutus, *Chaetomorpha linum*, *Cladophoropsis membranacea*). Высокое постоянство только в двух группах проб с LD и в одной группе проб с HD имеют 3 вида (*Laurencia obtusa*, *Gelidium spinosum* и *Ceramium virgatum*).

На рисунке 5 показаны результаты PCA-ординации сообществ с низкой и высокой плотностью доминантов на основе анализа их полного видового состава. Видно, что группы проб с LD образуют в поле диаграммы 3 хорошо обособленных скопления (сообщества I, II и III–VII). Первые 2 отобраны в загрязненных районах прибрежного шельфа Черного моря, остальные — в районах, удаленных от мест с интенсивной хозяйственной деятельностью. Группы проб с HD дифференцированы слабее и иначе. Из них 6 образуют одно скопление. Обособлена только группа проб, отобранная в районе мыса Большой Утриш на глубине 5 м, большей, чем остальные (сообщество VII).

Сообщества с доминированием других видов

Аналогичным образом были проанализированы серии проб биомассы, отобранные в сообществах с доминированием *Calamagrostis epigejos*, *Botriochloa ischaemum*, *Medicago falcata*, *Zostera noltei* и *Z. marina*. Результаты показали, что постоянство высококонстантных видов в пробах с низким участием этих доминантов (LD) преимущественно несколько выше, чем в пробах с HD, но ни один из них в ИЦС с HD не имеет статуса диагностического для групп проб, отобранных в определенном сообществе. Большинство константных видов имеют более низкое постоянство в группах проб с HD, чем с LD. Некоторые из них (1–3 вида) характеризуют одну из групп проб с HD. В ИЦС с низким участием этих доминантов статус диагностического имеют 6–28 видов. От 26 до 64 % из них диагностируют одновременно и группы проб с HD. В целом в ИЦС с низким участием *Calamagrostis epigejos*, *Botriochloa ischaemum* и *Medicago falcata* выявлено большее число диагностических видов, чем в ИЦС с высоким их участием. В сообществах с доминированием *Calamagrostis epigejos* и *Medicago falcata* эта разница статистически значима (табл. 5). В сообществах с доминированием *Zostera noltei* и *Z. marina* число диагностических видов в ИЦС с LD и с HD примерно одинаково. При этом пробы биомассы с LD и с HD (независимо от доминирующего вида), отобранные в одних и тех же сообществах, дифференцируются в значительной мере (на 30–75 %) разными видами (табл. 5).

Результаты PCA-ординации сообществ с низким и высоким доминированием *Medicago falcata* показывают несколько более высокую дифференциацию первых (с LD), чем вторых (с HD). На участках сообществ с низким и высоким доминированием *Botriochloa ischaemum*, *Calamagrostis epigejos*, *Zostera noltei* и *Z. marina* существенных различий в степени дифференциации их видового состава не обнаружено.

Таким образом, результаты исследований показывают, что ИЦС, сформированные сообществами с HD, характеризуются меньшим числом диагностических видов, чем сообществами с LD, а соответственно, меньшей дифференциацией, если она оценивается таким способом. В большей степени это выражено в сообществах с доминированием *Rubus caesius*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigejos* и *Medicago falcata*, в меньшей — с доминированием

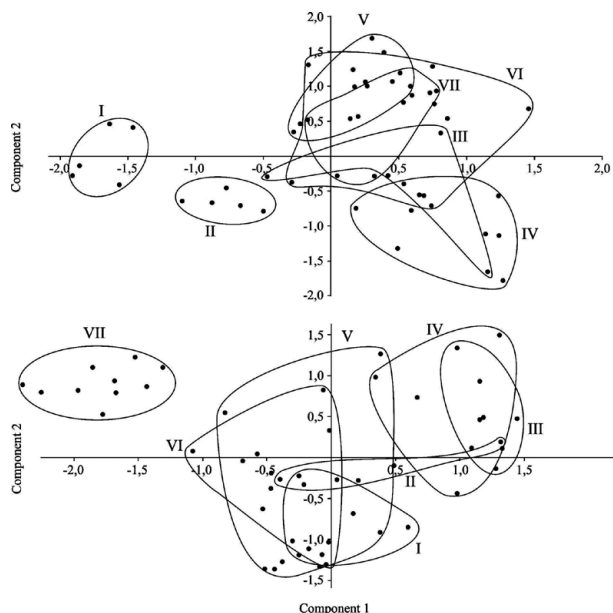


Рис. 5. PCA-ординация проб макрофитобентоса с низкой (верхняя диаграмма) и высокой (нижняя) биомассой *Ericaria bosporica* и *Gongolaria barbata*, отобранных на прибрежных участках шельфа Черного моря (п-ов Абрау, мыс Большой Утриш).

PCA-ordination of macrophytobenthos samples with low (upper diagram) and high (lower) biomass of *Ericaria bosporica* and *Gongolaria barbata*, taken in coastal sites of the Black Sea shelf (Abrau Peninsula, Bolshoy Utrish Cape).

Solidago canadensis, а также в сообществах макрофитобентоса. Кроме того, в среднем лишь около 40 % видов, выделенных нами в качестве диагностических в ИЦС с HD, являются диагностическими для тех же сообществ, но с LD. В сообществах с доминированием *Solidago canadensis* таких видов только 20 %, *Zostera noltei* и *Z. marina* — 25 %, *Rubus caesius* — 33 %. Визуальное сравнение результатов PCA-ординации сообществ с низкой и высокой степенью доминирования *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus caesius*, *Medicago falcata*, *Ericaria bosporica* и *Gongolaria barbata* показало несколько более высокую дифференциацию первых (с LD), чем вторых (с HD). Сообщества с низким и высоким участием других доминантов практически не отличаются в этом отношении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований показали, что группы проб биомассы с низким и высоким участием доминантов, отобранные в одних и тех же сообществах, характеризуются преимущественно разным числом и составом диагностических видов. Это означает, что результаты классификации растительных сообществ на основе эколого-флористического подхода могут определяться, в том числе, степенью участия доминирующих видов на описанных пробных площадках. При этом, оценивая значимость наших результатов для практики синтаксономических исследований наземной растительности, необходимо учитывать, что для отбора проб биомассы мы использовали пробные площадки существенно меньшего размера (0.25 м²), чем для выполнения геоботанических описаний (16–100 м²). Во-первых, в пределах крупных по размеру пробных площадок с высокой в среднем степенью доминирования

определенного вида обычно можно найти «окна», где степень его доминирования будет относительно невелика. Это может ослабить его влияние на встречаемость сопутствующих видов растений. Во-вторых, если влияние доминантов на другие виды неизбежно, то следует ожидать, что его последствия для видового богатства сообществ, а, соответственно, встречаемости видов, будут хорошо ощутимы только на относительно небольших по размеру площадках (Powell et al., 2011, 2013; Akatov et al., 2021, 2022; Afanasyev et al., 2022). Если бы в основу нашего исследования были положены данные с относительно крупных по размеру пробных площадок, то обнаруживаемые различия в степени дифференциации ИЦС с высоким и низким участием доминирующих видов, скорее всего, были бы меньше. Другое дело — гидробиотические исследования: описания макрофитобентоса (отбор проб биомассы) выполняют на значительно меньших по размеру пробных участках — 0.1–0.25 м², поскольку использование более крупных под водой возможно лишь в некоторых случаях.

* * *

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (№ 16-04-00228 и 20-04-00364).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Afanasyev D. F., Abdullin S. R. 2022. Syntaxonomy of oligosaprobial macroalgae communities of the Black Sea sublittoral (North Caucasus shelf, Russia) // *Plant Biosystems*. Vol. 156. N 1. P. 1–15. <https://doi.org/10.1080/11263504.2022.2029970>.
- Afanaysev D. F., Sushkova E. G., Akatov V. V. 2022. The Impact of *Zostera marina* Linnaeus 1753 and *Zostera noltei* Hornemann 1832 (Alismatales: Monocots) on the species richness and coenotic diversity of the macrophytobenthos of the Taman Bay of the Sea of Azov // *Russian Journal of Marine Biology*. Vol. 48. N 3. P. 166–174. <https://doi.org/10.1134/S1063074022030026>.
- Akatov V. V., Akatova T. V., Afanasyev D. F., Eskinina T. G., Sushkova E. G., Chefranov S. G. 2021. Result of impact of dominants on species richness of plant communities: ordered or random species loss? // *Russian Journal of Ecology*. Vol. 52. N 4. P. 257–266. <https://doi.org/10.1134/S1067413621040032>.
- [Akatov et al.] Akatov V. V., Akatova T. V., Afanasyev D. F., Eskinina T. G., Sazonec N. M., Sushkova E. G., Chefranov S. G. 2022. Воздействие доминантов на видовое богатство растительных сообществ в контексте энергетической гипотезы // *Журнал общей биологии*. Т. 83. № 5. С. 336–345.
- [Ермаков] Ермаков Н. Б. 2012. Продокус высших единиц растительности России // *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. С. 377–483.
- Gaertner M., Breeyen A. D., Hui C., Richardson D. M. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean ecosystems: A meta-analysis. // *Progress in Physical Geography*. Vol. 33. P. 319–338. <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>.
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Hammer Ø. 2012. Paleontological statistics, version 2.17. Reference Manual. Natural History Museum, University of Oslo. 229 p.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Carni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Guerra A. S., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe:

hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // *Appl. Veg. Sci.* Vol. 19. (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.

Onipchenko V. G. 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel*. Zürich. 168 p.

Plants of the World Online. <https://powo.science.kew.org/http://www.plantsoftheworldonline.org/> (дата обращения: 12.10.2022).

Powell K. I., Chase J. M., Knight T. M. 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Am. J. Bot.* Vol. 98. N 3. P. 539–548. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000402>.

Powell K. I., Chase J. M., Knight T. M. 2013. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // *Science*. Vol. 339. P. 316–318. <https://doi.org/10.1126/science.1226817>.

Поступила 2 ноября 2022 г.

Подписана к печати 15 мая 2023 г.

SUMMARY

An increase in the dominant species participation in plant cover (increase in their projective cover, biomass, share in the total grass stand biomass) leads to change in the occurrence of many associated species, which may effect on the degree of difference (similarity) in the species composition of communities located in various habitats, and, accordingly, on the results of their classification. We considered this issue using the example of non-forest communities with high and low participation of certain dominants.

The study area included the vicinity of the city of Maikop, the foothills and mountain ranges of the Western Caucasus (the basins of the Belaya and Bolshaya Laba rivers, 200–2500 m a. s. l.), as well as coastal areas of the Black Sea shelf and shallow areas of the Taman Bay of the Azov Sea (depths from 0.1 to 5 m). The objects of study were communities with varying degrees of participation of certain species, located in natural (semi-natural) and anthropogenic habitats of different types: 7 communities with the dominance of brown algae *Ericaria bosporica* and *Gongolaria barbata* (*Cystoseira* sensu lato) (macrophytobenthos of the Black Sea), 6 – aquatic plants *Zostera noltei* and *Z. marina* (macrophytobenthos of the Azov Sea) and *Solidago canadensis* (synanthropic communities), 5 each dominated by *Calamagrostis arundinacea* (subalpine meadows), *Calamagrostis epigejos*, *Botriochloa ischaemum* (low mountain meadows, synanthropic communities), *Rubus caesius* (edges and old fields) and *Medicago falcata* (synanthropic communities).

Within each community 25–30 plots (0.5×0.5 m) were established. A sample of aboveground biomass was taken in each plot. For each of them were determined: 1) the weight of the wet biomass in general (W), the biomass of dominating (W_d) and associated species (W_s); 2) the degree of dominance ($D = W_d / W$); 3) the number and composition of associated species. For marine bottom communities, the W_d reflected the joint biomass of *Ericaria bosporica* and *Gongolaria barbata* as well as *Zostera noltei* and *Z. marina*, respectively. In addition, since macrophytobenthos dominants may effect both negatively (competition) and positively (protection, substrate) on other species, their participation in communities was assessed through absolute (W_d) biomass.

From each series 10 samples with both the lowest (LD) and the highest (HD) dominant participation were selected. Data on species constancy in groups of

LD biomass samples taken from 5 to 7 communities dominated by certain species were combined into one Table (infracenotic system, ICS), as well as data on species constancy in groups of samples with HD. The degree of differentiation of ICS with LD and with HD was assessed in two ways: 1) through the number of species considered as diagnostic for certain communities (the higher the number of such species, the higher the degree of differentiation of the ICS); 2) by visual comparison of the results of PCA-ordination of biomass samples with LD and with HD.

The results show that an increase in the participation of dominants in non-forest terrestrial and marine bottom plant communities leads to a decrease in the constancy of associated species. As a result, some species lose their diagnostic status, while others become diagnostic ones. The number of the first in most cases is much higher than the second. Therefore, groups of samples with HD are characterized by a smaller number of diagnostic species than groups of samples with LD, and, accordingly, less differentiation. To a greater extent, this is expressed in communities with the dominance of *Rubus caesius*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigejos* and *Medicago falcata*, and to a lesser extent, in communities with the dominance of *Solidago canadensis*, as well as in macrophytobenthos. In addition only about 40 % of the species identified as diagnostic in groups of samples with HD are diagnostic for groups of samples with LD, taken from the same communities. Including, in communities with the dominance of *Solidago canadensis* – only 20 %, *Zostera noltei* and *Z. marina* – 25 %, *Rubus caesius* – 33 %. The PCA-ordination of groups of samples with low and high dominance of *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus caesius*, *Medicago falcata* and *Cystoseira* s. l. shows slightly higher differentiation of the former (with LD) than the latter (with HD). In communities with low and high participation of other dominants, the differences in this regard are not pronounced.

Thus, our results showed that groups of biomass samples with low and high participation of dominants, taken from the same communities, are characterized mainly by different numbers and composition of diagnostic species. This means that the results of the plant communities classification based on the ecological-floristic approach may depend, among other things, on the degree of species dominance in the sample plots. However, there is a circumstance that limits the significance of our results for the practice of syntaxonomic studies of terrestrial vegetation. It is associated with a significantly different size of sample plots that we used for biomass sampling (0.25 m²) and which are usually used for terrestrial communities (16–100 m²). In particular, if the influence of dominants on other species is indiscriminate, then it should be expected that its consequences for the community species richness, and, accordingly, the occurrence of species, will be clearly felt only in relatively small sites (Powell et al., 2011, 2013; Akatov et al., 2021, 2022; Afanasyev et al., 2022). The relevés of macrophytobenthos (sampling of biomass) are usually made on much smaller sample plots (0.1–0.25 m²). Therefore, for the practice of hydrobotanical research, our results may be more useful.

REFERENCES

- Afanasyev D. F., Abdullin S. R. 2022. Syntaxonomy of oligosaprobiont macroalgae communities of the Black Sea sublittoral (North Caucasus shelf, Russia). *Plant Biosystems*. 156(1): 1–15. <https://doi.org/10.1080/11263504.2022.2029970>.
- Afanasyev D. F., Sushkova E. G., Akatov V. V. 2022. The impact of *Zostera marina* Linnaeus 1753 and *Zostera noltei* Hornemann 1832 (Alismatales: Monocots) on the species richness and coenotic diversity of the macrophytobenthos of the Taman Bay of the Sea of Azov. *Russian Journal of Marine Biology*. 48(3): 166–174. <https://doi.org/10.1134/S1063074022030026>.
- Akatov V. V., Akatova T. V., Afanasyev D. F., Eskina T. G., Sushkova E. G., Chefranov S. G. 2021. Result of impact of dominants on species richness of plant communities: ordered or random species loss? *Russian Journal of Ecology*. 52(4): 257–266. <https://doi.org/10.1134/S1067413621040032>.
- Akatov V. V., Akatova T. V., Afanasyev D. F., Eskina T. G., Sazonets N. M., Sushkova E. G., Chefranov S. G. 2022. Vozdeystvie dominantov na vidovoe bogatstvo rastitelnykh soobshchestv v kontekste energeticheskoy gipotezy [Effect of dominants on species richness of plant communities in the context of the energy hypothesis] *Zhurnal obschey biologii*. 83(5): 336–345. (In Russian).
- Ermakov N. B. 2012. Prodrumus of higher syntaxa of Russian vegetation. *Sovremennoye sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti* (Mirkin B. M., Naumova L. G.) [Current state of main concepts in vegetation science (by Mirkin B. M., Naumova L. G.)]. Ufa. P. 377–483. (In Russian).
- Gaertner M., Breeyen A. D., Hui C., Richardson D. M. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*. 33: 319–338. <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>.
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2021. *AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway*. <http://www.algaebase.org>.
- Hammer Ø. 2012. *Paleontological statistics, version 2.17. Reference Manual*. Natural History Museum, University of Oslo. 229 p.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 19(Suppl. 1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
- Onipchenko V. G. 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel. Zürich*. 168 p.
- Plants of the World Online*. <https://powo.science.kew.org/> (date of access: 12.10.2022).
- Powell K. I., Chase J. M., Knight T. M. 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *American Journal of Botany*. 98(3): 539–548. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000402>.
- Powell K. I., Chase J. M., Knight T. M. 2013. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *Science*. 339: 316–318. <https://doi.org/10.1126/science.1226817>.