

*На правах рукописи*



ДУЛЕНИН Александр Алексеевич

**СИСТЕМАТИЗАЦИЯ СТРУКТУРЫ  
СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ**

1.5.16. Гидробиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в Хабаровском филиале Государственного научного центра Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (Хабаровский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ХабаровскНИРО»))

Научный консультант: **Алексеев Дмитрий Олегович**  
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела промысловых беспозвоночных и водорослей ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»

Официальные оппоненты: **Клочкова Татьяна Андреевна**  
доктор биологических наук, профессор кафедры «Экология и природопользование» ФГБОУ ВО «Камчатский государственный технический университет» («КамчатГТУ»)

**Воскобойников Григорий Михайлович**  
доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией альгологии ФГБУН Мурманский морской биологический институт Российской академии наук (ММБИ РАН)

**Максимович Николай Владимирович**  
доктор биологических наук, доцент, профессор, заведующий кафедрой ихтиологии и гидробиологии ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет» (СПбГУ)

Ведущая организация: ФГАОУ ВО «Дальневосточный федеральный университет» (ДВФУ)

Защита состоится 08 апреля 2025 г. в 11<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета 37.1.001.01 при Государственном научном центре Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 105187, г. Москва, Окружной проезд, д. 19.

Телефон: +7 (499) 369-92-83, доб. 43-10; электронный адрес [buyanovskiy@vniro.ru](mailto:buyanovskiy@vniro.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО»:  
[http://www.vniro.ru/files/disser/2024/dulenin\\_disser.pdf](http://www.vniro.ru/files/disser/2024/dulenin_disser.pdf)

Автореферат разослан « \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2025 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Буяновский Алексей Ильич

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Донные макрофиты – первичные продуценты прибрежных морских экосистем (Саут, Уиттик, 1990). Они формируют живой покров на поверхности и над поверхностью дна, протяженный вдоль большей части морских берегов преимущественно в умеренных и высоких широтах (Krumhansl et al., 2016; Wernberg et al., 2019). Пояс растительности часто разделяется на подчиненные ценоотические пояса, сложенные представителями различных систематических групп макрофитов.

Необходимость исследования донной морской растительности и ее сообществ обусловлена прежде всего тем, что поселения макрофитов образуют значительные промысловые ресурсы, которые только на Дальнем Востоке России составляют не менее нескольких миллионов тонн (Гусарова и др., 1993; Ресурсы..., 2020). Помимо пищевой индустрии, морские макрофиты используются в качестве удобрений, кормов, технического сырья, основы для производства фармацевтических и парафармацевтических препаратов (Ресурсы..., 2020; Chapman, Chapman, 1980). Кроме того, морские макрофиты и их сообщества являются детерминантами многочисленных консорциев (Кафанов, Лысенко, 1988; Колпаков, 2018; Arkema, Samhour, 2019), которые являются постоянными или временными элементами структуры растительного покрова. В связи с этим изучение консорциивных связей оказывается непременным условием рациональной эксплуатации объектов морского промысла.

Будучи расположенными на мелководьях, макрофиты легко доступны для непосредственного наблюдения (Кардакова, 1957; Кулепанов, Жильцова, 2004), для изучения при помощи водолазов (Суховеева, 1969; Гусарова, 1975), подводной видеотехники (Дуленин, Кудревский, 2019; Sameoto et al., 2008; Sheehan et al., 2014), пилотируемой (Блинова, Гусарова, 1971; Фархутдинов, 2007) и беспилотной аэрофотосъемки (Дуленин и др., 2021; Ventura et al., 2018).

**Степень разработанности темы.** Дальний Восток России – регион со слабо изученной сублиторальной растительностью. Ее сообщества описывали преимущественно на локальных участках Приморья (Скарлато и др., 1967; Калита, Скрипцова, 2014), на Курилах (Гусарова, 1975а; Евсеева, 2007) и у берегов Сахалина (Голиков и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992). Ряд публикаций имеют описательный характер и почти не содержат количественных характеристик растительности (Блинова, 1971; Перестенко, 1980, 1997). Обобщающие работы не имеют сведений о ценоотической структуре растительного покрова (Гусарова и др., 1993) или носят компилятивный характер (Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ресурсы ..., 2020). Систематические обобщения, в которых содержались бы единообразные ценологические характеристики сублиторальной морской дальневосточной растительности, до сих пор отсутствуют.

Проблемой является принципиальная возможность приведения к «общему знаменателю» разнородных количественных и качественных описаний растительности, поскольку методические и методологические подходы к ее описанию разнятся, а данные, полученные разными исследователями, нередко представляются несопоставимыми (Афанасьев, Рубан, 2013; Дуленин, 2023). Общая синтаксономическая<sup>1</sup> классификация сублиторальной растительности дальневосточных морей России до сих пор не

---

<sup>1</sup> Синтаксономическая классификация растительности основана на построении системы иерархически соподчиненных растительных сообществ (по: Миркин и др., 1989)

разработана.

Развитие науки о растительности традиционно было связано с решением практических задач, таких как рациональное использование растительных ресурсов (Шенников, 1964; Быков, 1978). Однако имеющиеся работы, посвященные морской растительности, как правило не имеют практической направленности: обычно с их помощью нельзя оценить ресурсы макрофитов, сложно получить и прочие прикладные экологические характеристики.

Объектом настоящего исследования стала сублиторальная растительность морей Дальнего Востока России, который при изучении ее распределения выделяют в отдельный регион (Brummit, 2001). Для исследования статистических закономерностей распределения макрофитов на инфраценотическом уровне и количественного описания ассоциаций растительности были выбраны модельные районы: южный низкобореальный у северо-западного побережья Японского моря, протяженный на 600 км с юга на север и северный высокобореальный у северо-западного побережья Охотского моря, простирающийся на 1000 км с юго-запада на северо-восток (рис. 2). Сведения о структуре их растительности с некоторыми оговорками могут быть экстраполированы на аналогичные районы Дальнего Востока.

Настоящая работы преследовала следующую **цель:**

**Выявить принципиальные возможности сравнения и общие характеристики сложения сублиторальной морской растительности различных районов Дальнего Востока России.**

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие основные задачи:

1. Установить, сравнимы ли различные методики выделения доминантов.
2. Разработать воспроизводимые методики визуальных количественных оценок обилия макрофитов.
3. Выявить и сравнить общие закономерности распределения доминантов сублиторальной растительности двух модельных районов Дальнего Востока (северо-западного побережья Японского моря и северо-западного побережья Охотского моря) на региональном инфраценотическом уровне.
4. Дать количественную характеристику общих адаптивных зон сублиторальной растительности модельных районов и сравнить степень их выраженности и гетерогенности.
5. Предложить воспроизводимую методику описания ассоциаций морской растительности с учетом специфики исследований в сублиторальной зоне, дать количественное и качественное описание сублиторальных растительных ассоциаций модельных районов и охарактеризовать их распределение.
6. На основании анализа структуры растительных ассоциаций модельных районов предложить модель сложения типичного доминантного сублиторального растительного сообщества.
7. Найти методологически единообразный способ сравнения разнородных количественных и качественных описаний сублиторальной растительности с выраженным доминированием для произвольных районов.
8. Инвентаризовать сообщества сублиторальной растительности Дальнего Востока России и охарактеризовать закономерности их распределения.
9. Разработать синтаксономическую классификацию сублиторальной растительности Дальнего Востока.
10. Выявить и количественно оценить характеристики адаптивных зон отдельных

видов, обуславливающие постоянство и изменчивость их структуры.

11. Оценить состояние ресурсов макрофитов, приуроченных к их сообществам в модельных районах.

12. Оценить объем ресурсов макрофитов сублиторали морей Дальнего Востока России и показать возможности наращивания их промысла.

**Личное участие автора.** Автор участвовал во всех экспедициях в южном модельном районе и в 7 экспедициях – в северном, сделав в обоих районах не менее 600 водолазных погружений. Им самостоятельно выполнены статистическая обработка, анализ и интерпретация данных, описаны результаты исследований и сделаны следующие из них теоретические и практические выводы.

**Методология исследования.** Исследование построено на следующих методологических основаниях. Растительный покров представляет собой континуум (Миркин и др., 2001), при этом участки растительного покрова могут включать в себя континуальные и дискретные элементы (Миркин, Наумова, 2012). Возникновение биотических границ обусловлено как изменениями среды обитания, так и внутрибиотическими отношениями частей живого покрова (Жирков, 2010, 2017). Растительность имеет в своей структуре стабильные и динамические элементы. Градиентные изменения характеристик растительности позволяют использовать для ее анализа процедуры регрессионного анализа. Наличие дискретных границ дает возможность применять для сравнения соседних участков парные статистические критерии. Для условного разделения участков растительности и выявления относительного уровня сходства между ними применимы методы кластерного анализа. Преобладание дискретных или континуальных элементов внутри растительного покрова зависит от масштаба рассматриваемых участков (Кафанов, 2005, 2006). Существует небольшое количество видов, которые демонстрируют максимальные успехи в конкуренции за среду обитания (Набивайло, Титлянов, 2006), захватывая наибольшие площади дна. На участках с наилучшими для таких видов условиями существования формируются их адаптивные зоны – сообщества, где эти виды количественно преобладают над прочими (Волвенко, 2018; Volvenko, 2022), становясь доминантами. Пояс подводной растительности представляет собой широкую адаптивную зону в понимании Дж. Симпсона (1948), которая включает в себя систему более узких адаптивных зон высших таксонов и отдельных видов. В морях умеренного пояса преобладание отдельных видов хорошо выражено (Афанасьев, Рубан, 2013). Исходя из принципа множественности моделей (Розенберг и др., 1994), применимы различные подходы к выделению доминантов. Эти подходы не могут быть единообразными и зависят от задач исследования (Баканов, 2005) и особенностей растительного покрова. Участки однородной растительности с доминированием отдельных видов, таксонов или экологических групп представляют собой растительные сообщества. Для их описания применимы различные модели (Миркин, Наумова, 2012). Поскольку структура растительности больших районов относительно сложна, имеет смысл синтаксономическая классификация ее сообществ (Миркин и др., 1989). Для описания растительности возможно использование как субъективных количественных оценок, так и инструментальных методов сбора данных. При этом сбор данных должен быть организован так, чтобы в максимальной степени обеспечить проверяемость (Porret, 2002) и воспроизводимость описаний и моделей. Возможность верификации данных обеспечивается применением перекрестных независимых экспертных оценок, получением изображений изучаемых участков растительности посредством подводных роботов, беспилотных летательных аппаратов и прочих средств фото- либо

видеофиксации данных, геореферированием полученных изображений, использованием спутниковой навигации и слежения, сбором, обработкой и систематизацией данных в мобильных и настольных геоинформационных системах.

#### **Защищаемые положения.**

1. Пояс сублиторальной растительности на региональном инфраценотическом уровне представляет собой сложную адаптивную зону, состав доминантов каждого района в которой статистически сходен независимо от способов их выделения. Инфраценотический уровень распределения доминантов представляет собой континуум с дискретными элементами.

2. В умеренных и высоких широтах отдельные фитоценозы представляют собой адаптивные зоны с выраженными границами. Они являются элементарными петерсеновскими сообществами<sup>2</sup>, в которых наибольшая доля обилия формируется главным доминантом. «Верные»<sup>3</sup> виды в составе ценофлор элементарных петерсеновских растительных сообществ модельных районов отсутствуют, состав ценофлор сообществ статистически случаен.

3. Ценотическое богатство сублиторальной растительности, выраженное в количестве элементарных петерсеновских сообществ в сопоставимых по протяженности районах, статистически значимо возрастает с севера на юг и является частным случаем закона Гумбольдта-Уоллеса<sup>4</sup>.

4. Ресурсы пригодных для промысла видов сублиторальной растительности приурочены к их адаптивным зонам: площадь промыслового поселения равна площади адаптивной зоны, а биомасса промыслового запаса равна биомассе главного доминанта.

**Научная новизна.** Обоснована методология описания структуры сублиторальной растительности умеренных и высоких широт и выделения ее сообществ на основании концепции адаптивной зоны. Разработан метод обеспечения верифицируемости визуальных оценок обилия на основе сопоставления независимых показаний экспертов. Выработаны методические рекомендации по выделению доминантов растительности разными способами, в зависимости от задач и техники исследования. Впервые для Дальнего Востока России показаны количественные градиентные закономерности распределения донной растительности по глубине и по широте на региональном уровне для модельных районов. Получены количественные и качественные характеристики их общих адаптивных зон. Разработана воспроизводимая, независимая от субъективного восприятия авторов методика выделения ассоциаций<sup>5</sup> сублиторальной растительности на основе параллельно используемых оценок доминирования по превышению порогов проективного покрытия и удельной биомассы. Предложен метод сравнения разнородных количественных и качественных описаний донной морской растительности на основании выделения элементарных петерсеновских сообществ. Проведена инвентаризация сообществ сублиторальной растительности дальневосточных морей России, дана общая характеристика их распределения и выполнена их

<sup>2</sup> Петерсеновское сообщество – участок живого покрова с невыраженными ценотическими связями, элементарное петерсеновское сообщество – участок, где доминирует один вид, а присутствие остальных случайно (по: Волвенко, 2018).

<sup>3</sup> «Верные» виды надежно связаны со своим сообществом (по: Миркин и др., 1989).

<sup>4</sup> Закон Гумбольдта-Уоллеса постулирует рост видового богатства от высоких к низким широтам (Кафанов, Кудряшов, 2000).

<sup>5</sup> Ассоциация - группа однородных фитоценозов (по: Миркин и др., 1989). В обсуждаемом регионе облик таких фитоценозов создает единственный вид.

синтаксономическая классификация. Выявлены стабильные и изменчивые характеристики сублиторальных растительных сообществ северного модельного района. Выработана методика оценки объема ресурсов промысловых макрофитов в пределах своих адаптивных зон; на ее основе оценены растительные ресурсы сублиторали модельных районов и морей Дальнего Востока России.

**Теоретическая значимость.** Обоснованная в работе модель растительного сообщества, представляющего собой адаптивную зону своего главного доминанта, дает ключ к пониманию структуры донной растительности морей умеренных и высоких широт. Она обеспечивает однозначную и независимую от субъективного восприятия исследователя идентификацию растительных сообществ. Анализ инфраценотической структуры сублиторальной растительности как сложной адаптивной зоны служит прогностической основой для выявления градиентов, границ, ценотических поясов и сообществ внутри растительного покрова. Предложенные оптимальные количественные методы оценки доминирования видов донной морской растительности применимы для описания сублиторальной растительности районов на инфраценотическом уровне. Субъективные оценки обилия донной растительности, выполненные на принципе верифицируемости, могут быть использованы для воспроизводимых описаний сообществ макрофитов. Выработанный метод описания ассоциаций обеспечивает получение максимально подробных их характеристик даже в условиях недостатка данных. Выявление главных доминантов адаптивных зон позволяет сравнивать разнородные качественные и количественные описания растительности и приводить к «единому знаменателю» данные разных авторов. Использованная концепция позволяет оценивать ценотическое богатство, инвентаризировать и сравнивать сублиторальную растительность разных районов на единой, ценологически оправданной методологической основе. Характеристики адаптивных зон дают подробное представление о растительности модельных районов и могут быть использованы для описания живого покрова других регионов умеренных и высоких широт. Выполненная синтаксономическая классификация сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России может быть встроена в популярную флористическую систему классификации растительности<sup>6</sup>.

**Практическая значимость.** Разработанные верифицируемые методы визуальных оценок промысловых запасов макрофитов позволили на порядок сократить сроки ресурсных учетных работ и на 1-3 порядка уменьшить их стоимость. Выработанные методики комплексного применения подводных роботов, беспилотников и геоинформационных систем для изучения сублиторальной растительности вдоль морских побережий большой протяженности обеспечили максимальную степень объективного контроля и аппаратно-программной фиксации результатов учета. Характеристики общих адаптивных зон поясов растительности, их доминантов и ассоциаций применимы в прикладных экологических исследованиях, при проведении природоохранных мероприятий и планировании научно-исследовательских работ. Концепция адаптивной зоны позволяет оценивать объем промысловых ресурсов макрофитов, приуроченных непосредственно к их сообществам.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 43 работы, из них 4 главы в

---

<sup>6</sup> Существует два основных подхода к классификации растительности – флористический, основанный на поиске диагностических видов, индицирующих сообщества и доминантный, основанный на выявлении степени господства видов (по: Миркин и др., 1989).

коллективной монографии и 18 статей в журналах, рекомендованных ВАК.

**Апробация.** Материалы работы докладывались на Международных конференциях «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (ВНИРО, Москва-Голицыно, 2002 г., ТИНРО, Владивосток, 2008 г.), рабочем совещании по проблемам использования ресурсов водорослей (СахНИРО, Южно-Сахалинск, 2015 г.), экологическом форуме региональных администраций стран Северо-Восточной Азии (Тояма, Япония, 2016 г.), рабочей встрече по проекту охраны биоразнообразия (Тояма, Япония, 2016 г.), Международной научно-практической конференции PICES-2017 (г. Владивосток, 2017 г.), I и II Всероссийских научных конференциях с международным участием «Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление» (Петропавловск-Камчатский, 2017 и 2022 гг.), Международных научно-практических конференциях «Морские исследования и образование «MARESEDU» (Москва, Институт океанологии им. П.П. Ширшова, 2019 и 2023 гг.), Международной научно-практической конференции «Рыбохозяйственный комплекс России: 300 лет российской академической науке» (Москва, ВНИРО, 2024 гг.), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Россия в Десятилетии ООН наук об океане. Ресурсы и знания» (Москва, Российский технологический университет, 2024 гг.), ежегодных отчетных сессиях ХабаровскНИРО (Хабаровск, с 2008 по 2024 гг.).

**Достоверность.** Достоверность полученных результатов обеспечена полным охватом модельных районов и результатами анализа литературных данных по всему региону исследования, репрезентативным объемом полученных материалов, применением корректных статистических методов их обработки, использованием методов обеспечения верифицируемости и объективной аппаратно-программной фиксации результатов.

**Структура и объем диссертации.** Работа состоит из введения, девяти глав, выводов, списка литературы, содержащего 628 источников, в том числе 126 иностранных. Работа изложена на 420 страницах, включая 81 страницу приложений, содержит 98 рисунков и 101 таблицу.

**Благодарности.** Я глубоко благодарен моему учителю, к.б.н. И.С. Гусаровой, которая привила мне интерес к изучению донной морской растительности. Я весьма признателен д.б.н. Д.О. Алексееву, д.б.н. В.А. Беляеву, д.б.н. А.И. Буяновскому, д.б.н. И.В. Волвенко, д.б.н., проф. Н.Г. Ключковой, д.б.н. Н.В. Колпакову, д.б.н. В.О. Мокиевскому, д.б.н. Э.А. Титлянову, д.б.н., проф. В.П. Шунтову, к.б.н. Д.Ф. Афанасьеву, к.б.н. Н.В. Евсеевой, к.б.н. Д.В. Коцюку, к.б.н. В.Н. Кулепанову, к.б.н. М.В. Переладову, к.б.н. В.В. Свиридову, к.б.н. А.В. Скрипцовой, ст.н.с. О.В. Максимовой, Г.В. Новомодному и другим коллегам за помощь в работе и необходимую критику.

## ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ СУБЛИТОРАЛЬНОГО МОРСКОГО МАКРОФИТОБЕНТОСА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

В исследованиях макрофитобентоса дальневосточных морей выделено три основных направления.

**1. Исследования флоры.** Флора морских водорослей-макрофитов региона в целом хорошо изучена. О ней имеется не менее 180 крупных публикаций, включая ряд обобщающих работ (Виноградова, 1976; Перестенко, 1994; Ключкова, 1998; Сёмкин и др., 2010а, б, в и др.). В этих публикациях содержатся и ценные сведения о растительности, использованные в настоящей работе.

**2. Исследования растительности.** Характеристики сублиторальной растительности содержатся не менее, чем в 89 работах, т.е. изучению растительности уделено в 2 раза меньше внимания, чем флоре. Большинство публикаций имеет описательный характер. Экологические градиенты распределения растительности не исследованы. Почти во всех публикациях четкие критерии выделения доминирующих видов не указаны. Часто не описываются воспроизводимые процедуры выделения, описания и классификации сообществ растительности. Полная синтаксономическая классификация не выполнена ни по одному из районов. Четко обозначенная теоретико-методологическая основа, которая объединяла бы описания разных авторов, отсутствует. Во всех работах использован доминантный подход к описанию растительности (Миркин, Наумова, 2012), однако основания его использования не обсуждаются.

**3. Исследования ресурсов.** Автор обнаружил 73 крупных публикации о ресурсах макрофитов морей Дальнего Востока. Иными словами, исследованиям, имеющим наибольшее практическое значение, уделено меньше всего внимания. Ни в одной из этих работ не приводятся экологические критерии выделения промысловых поселений макрофитов; часто не ясно, поселения какого характера авторы считали промысловыми. Объем ресурсов макрофитов оценен 14,9 млн т, а без учета запасов *Eualaria fistulosa*, описанных только по литературным данным – 2,9 млн т (по: Ресурсы..., 2020). Ресурсы северной части Охотского моря, Командорских островов и Чукотки до сих пор не были инвентаризированы.

**Выбор подходов для описания сублиторальной растительности Дальнего Востока России.** Сказанное позволяет сформулировать **основную проблему** настоящей работы: до сих пор отсутствовала независимая от мнения исследователя и ценологически оправданная методологическая основа для инвентаризации донной морской растительности и ее ресурсов. Подходы к решению этой проблемы обозначены в последних публикациях автора (Дуленин, 2023, 2024а, б, в). Ей посвящен методологический аспект настоящей работы.

Для биологически адекватного описания донной морской растительности необходима общая концепция, которая объясняла бы наблюдаемый характер распределения макрофитобентоса. Для морской растительности умеренных и высоких широт обычно формирование поселений, в которых структура сообщества определяются единственным видом, в то время как обилие прочих оказывается существенно ниже (Скарлато и др., 1967; Огородников, 2003; Селиванова, 2004; Taniguti, 1962; den Hartog, 2016 и др.) Такая структура соответствует концепции адаптивной зоны (Симпсон, 1948; Волвенко, 2018; Volvenko, 2022). Ее формирование обусловлено комплексом адаптаций некоторых организмов к условиям среды, обеспечивающих им наибольший успех в размножении (по: Симпсон, 1948). Адаптивные зоны разделены относительно выраженными границами и преобладают в модельных районах (Дуленин, 2023, 2024б). Узкие адаптивные отдельных видов слагаются в системы широких зон высших таксонов. Пояса растительности отдельных районов целесообразно рассматривать как сложные адаптивные зоны. Они должны представлять собой систему из соподчиненных ячеек, состоящих из поясов высших таксонов и отдельных видов, разделенных экотонами, приходящимися на участки смены экологических условий (рис. 1, слева), либо хаотичную мозаику адаптивных зон отдельных видов (рис. 1, справа) в однородных условиях.

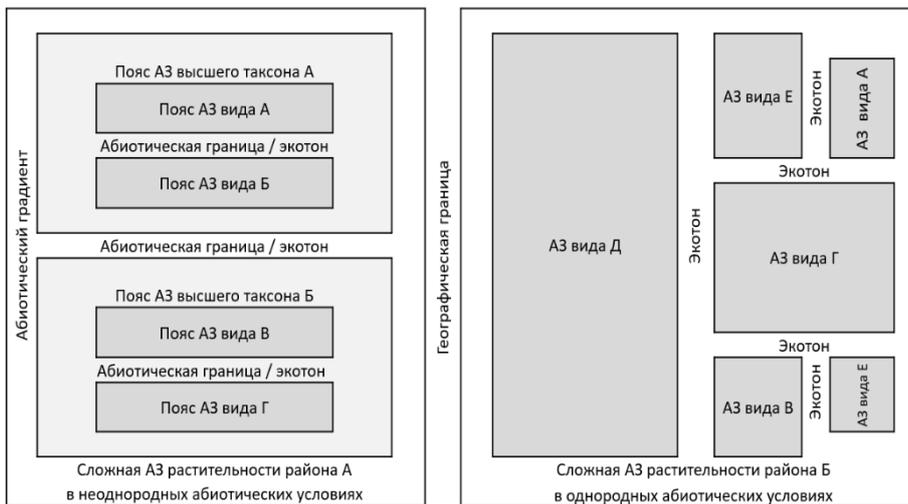


Рисунок 1 – Схема структуры сложных адаптивных зон (АЗ)

Существует два крайних противоположных взгляда на природу биотического сообщества: по К. Мёбиусу это виды, связанные биотическими связями, а по К. Петерсену это лишь механический набор видов (Möbius, 1877; Petersen, 1913, 1918, по: Несис, 1977; Волвенко, 2018). Если

сообщество опознается по единственному виду, оно является элементарным петерсеновским сообществом и эквивалентно адаптивной зоне (Волвенко, 2018). Тогда ассоциация в условиях доминантной сублиторальной растительности – не только классификационная единица, как это постулируется в рамках флористического подхода к классификации растительности (Миркин и др., 2001), а объективно существующая группа фитоценозов с общим главным доминантом, расположенным на определенной площади в реальных границах своей адаптивной зоны. Тогда соотношение используемых в работе понятий следующее: адаптивная зона отражает приспособительный аспект сообщества, элементарное петерсеновское сообщество – ценотический аспект по степени выраженности связей между видами, а ассоциация – его классификационный аспект. Системы зон, образуемые высшими таксонами, в этом случае должны в некоторой степени соответствовать и высшим синтаксонам<sup>7</sup> в классификации растительности. Сами высшие синтаксоны также должны быть не классификационными абстракциями, а реальными сообществами со своим расположением в пространстве. На основании сказанного следует сформулировать основную гипотезу настоящей работы: **пояс сублиторальной растительности представляет собой систему адаптивных зон, сложенных петерсеновскими сообществами.**

## ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В МОРЯХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Регион (рис. 2) исследования расположен у северо-восточных побережий Азиатского материка, омываемых водами Тихого океана и его морями – Японским, Охотским и Беринговым. Фитогеографически он почти полностью охватывает приазиатскую часть бореальной зоны, которая разделяется на низкобореальную и высокобореальную подзоны (Перестенко, 1994).

Макрофитобентос региона не испытывает недостатка в биогенах (по: Шунтов, 2001). Соленость в прибрежной зоне как правило, составляет 30-34 ‰ и благоприятна для развития морской растительности. Единственной большой акваторией, где она не

<sup>7</sup> Синтаксон – растительное сообщество определенного классификационного ранга (по: Миркин и др., 1989).

может существовать, является лиман р. Амур с соленостью в пределах 4,1-13,3 ‰ (по: ЕСИМО, 2024). Остальные абиотические условия: температуры, системы течений, интенсивность волнения, геоморфологическая структура берегов, существенно различаются в разных районах и влияют на характер и распределение растительности. Рассмотрение условий ее обитания позволило сформулировать ряд гипотез в отношении растительности региона:

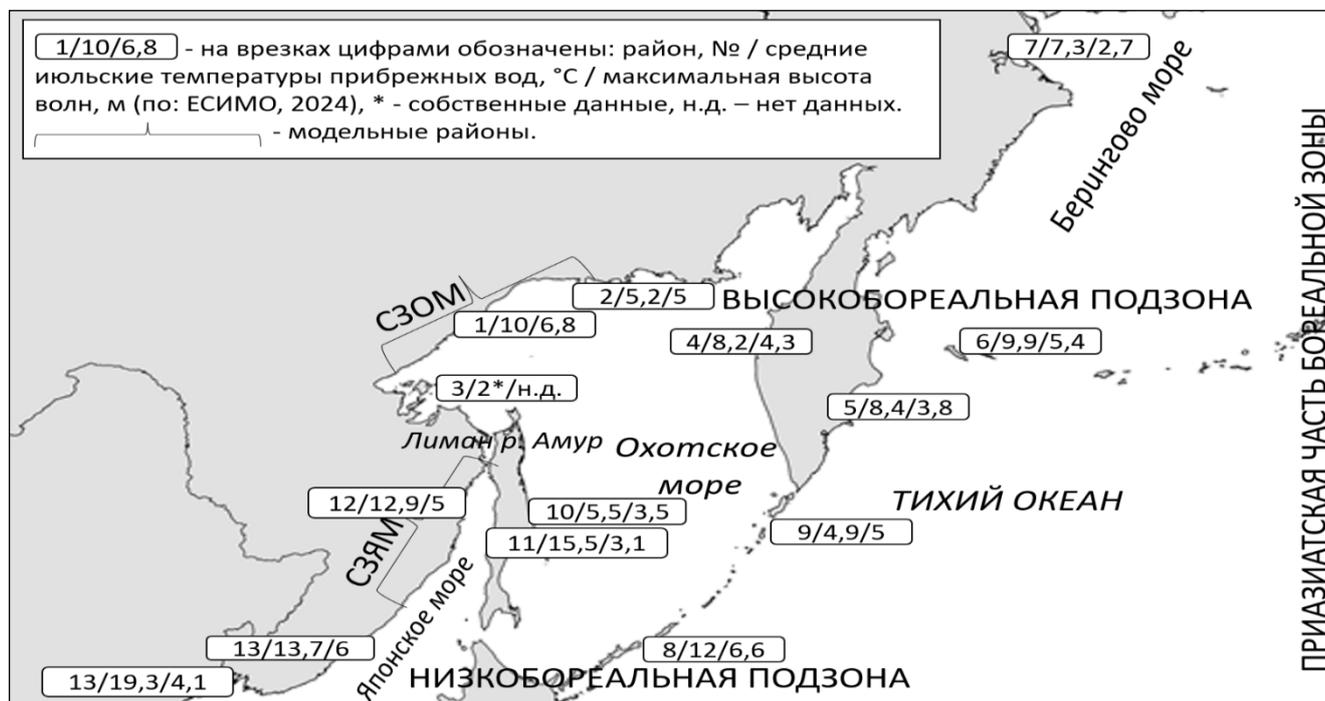


Рисунок 2 – Фитогеографическое зонирование (по: Перестенко, 1994), районы, температуры и высота волн прибрежных вод морей Дальнего Востока России. Районы: 1 – северо-западное побережье Охотского моря (СЗОМ), 2 – север Охотского моря, 3 – Шантарские острова, 4 – западная Камчатка, 5 – восточная Камчатка, 6 – Командорские острова, 7 – Чукотка, 8 – южные Курильские острова, 9 – северные Курильские острова, 10 – восточный Сахалин, 11 – западный Сахалин, 12 – северо-западное побережье Японского моря (СЗЯМ), 13 - Приморье

1. Количественные градиенты растительности должны быть выражены в низкобореальной подзоне и не выражены – в высокобореальной.

2. В пределах модельных районов характеристики пояса сублиторальной растительности должны определяться не общим широтным градиентом, а местными географическими и геоморфологическими особенностями.

3. Наибольшее ценотическое богатство следует предполагать в Приморье, наименьшее – в самых северных районах, а также у Шантарских островов и у восточного Сахалина.

4. Возможно отсутствие или бедность растительного покрова у аккумулятивных выровненных берегов Охотского моря.

5. У материковых побережий Азии между низкобореальной и высокобореальной подзонами должна формироваться дискретная ценотическая граница по лиману р. Амур, а у островных и полуостровных дуг распределение растительности между районами, вероятно, должно иметь континуальный характер.

Сформулированные гипотезы проверены в настоящей работе.

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с 1999 по 2024 гг. в обоих модельных районах с борта среднетоннажных и маломерных судов, выполняя водолазные съемки, съемки при помощи подводных роботов и беспилотников, а также наблюдения с поверхности. В южном модельном районе выполнено 14 экспедиций (3792 гидробиологических станции), в северном – 18 экспедиций (7298 станций). Данные получены в июле-сентябре в период гидрологического лета, т.е. по летнему аспекту растительности.

Регулярные водолазные съемки проводили по типическому принципу (Изучение ..., 2005), на глубинах от 2 до 20 м в легководолазном снаряжении, выполняя перпендикулярные берегу гидробиологические разрезы на расстоянии 0,5-10 км друг от друга, где делали от 2 до 10 станций, в зависимости от типов побережий и однородности биоты. Удельную биомассу учитывали путем отбора проб с площадок в 0,25 м<sup>2</sup> либо 1 м<sup>2</sup>. Проективное покрытие дна растительностью определяли глазомерно путем осмотра 10-500 м<sup>2</sup> дна. Съемки с подводных роботов (Chasing M2 и Qysea Fifish V6) выполняли, используя выработанные методические приемы (Дуленин, Кудревский, 2019; Дуленин и др., 2022а, Приложение 1). Их применяли как инструмент рекогносцировки при водолазных съемках. Беспилотные полеты (на DJI Phantom 4 Pro v2, Mavic 2, Mini 2) выполняли по разработанным методикам (Дуленин и др., 2021) в режиме ручного управления или автоматических полетных миссий, используя программное обеспечение Map Pilot Pro, Litchi. Для обработки данных беспилотных съемок применяли программный пакет Agisoft Metashape Professional.

Для ориентирования на местности использовали мобильную геоинформационную систему AlpineQuest, в которой записывали треки передвижений, координаты и характеристики станций. Атрибутивные данные съемок, подводные фотоснимки, ортофотопланы<sup>8</sup>, цифровые модели местности, растровые топографические карты и космоснимки загружали в настольную геоинформационную систему Global Mapper, создавая «цифровые двойники» (Blair, 2021; Nativi et al., 2021) экосистем: многослойные интерактивные иллюстрированные карты района съемки, содержащие в виде слоев большую часть ее результатов (рис. 3) и пригодные для планирования исследований, систематизации, обработки и представления данных. Их создание обеспечивало максимальную степень верифицируемости получаемых результатов. Полученные методические наработки подробно обоснованы в Приложении 1 к настоящей работе.

Виды определяли по определителям и атласам Л.П. Перестенко (1994), Н.Г. Ключковой (1996), Н.Г. Ключковой с соавторами (2009а, б). Названия таксонов приведены по Guiry, Guiry, 2024. Данные по корковым известковым водорослям южного модельного района приведены без разделения по видам в связи со сложностью отбора их проб в экспедиционных условиях.

В качестве промысловых учтены поселения видов в пределах своих адаптивных зон (Дуленин, 2023, 2024б). Промысловые запасы рассчитывали, суммируя произведения площади и удельных биомасс видов на промысловых участках. Оценки запасов по результатам визуальных наблюдений выполняли по разработанным методикам (Дуленин, 2016б, 2020а) на основании сопоставления оценок покрытия дна растительностью, выполняемых одновременно и независимо двумя наблюдателями.

---

<sup>8</sup> Ортофотоплан – снимок местности, привязанный к географическим координатам и состоящий из большого количества совмещенных при помощи специального программного обеспечения фотографий (упрощенно).



Рисунок 3 – Участок выполнения комплексной съемки у побережья СЗОМ в 2022 г. с результатами, систематизированными в геоинформационной системе

Для определения оптимальных методов выделения доминантов (Дуленин, 2020г) сравнивали их списки, полученные семью различными способами (табл. 1). Растительные ассоциации выделены на основе концепции адаптивной зоны (Волвенко, 2018; Volvenko, 2022) по описанной ранее методике (Дуленин, 2021) на принципах редукционизма (Миркин и др., 1989), обеспечивающих минимум классификационных построений, необходимых для однозначного опознавания ассоциаций и высших синтаксонов. Поскольку ассоциации в большинстве случаев опознаются визуально, для их выделения оценки покрытия дна растительностью считались приоритетными (Дуленин, 2021), а удельных биомасс – дополнительными. Ассоциации опознавали по главному доминанту, принадлежащему к господствующему ярусу наибольшей высоты. В качестве доминанта каждого подчиненного яруса указывали наиболее обильный в этом ярусе вид при условии достижения порогов доминирования (Баканов, 2005), принятых ранее (Дуленин, 2020г).

Чтобы сделать продромус<sup>9</sup> растительности удобочитаемым для фитоценологов, использующих принципы Международного кодекса флористической синтаксономии (Терийа и др., 2022). Она пригодна для синтаксономической классификации сообществ, описанных по доминантам (Василевич, 2010). Синтаксоны именовали по рекомендациям Кодекса (Терийа и др., 2022), давая латинские окончания -etum ассоциациям, -ion – союзам, -talia – порядкам, -tea – классам. Для синтаксономической классификации использован подход Е.И. Вейсберга (2010), при котором доминанты ассоциаций обозначаются в качестве их диагностических видов. Ассоциации с главными доминантами, принадлежащими к одному роду или семейству, объединяли в союзы растительности, с главными доминантами, принадлежащими к одному

<sup>9</sup> Продромус – иерархически выстроенный перечень сообществ растительности с указанием их признаков (по: Миркин и др., 1989).

таксономическому порядку, жизненной форме или ярусу – в порядки, к одному классу или отделу – в классы растительности. Первичные гидрботанические описания представляют собой данные для служебного пользования и полное их опубликование в соответствии с рекомендациями Кодекса (Терийа и др., 2022) невозможно. Поэтому таблицы с характеристиками ассоциаций содержат обобщенные статистические данные вместо первичных описаний. В соответствии с обязательным требованием Кодекса, в качестве номенклатурного типа каждой ассоциации приведено ее единственное первичное описание.

Для установления градиентных закономерностей изменения количественного обилия доминантов использовали процедуры регрессионного анализа. Для установления сходства между разными участками растительности использовали кластерный анализ. Количественные характеристики растительности дискретных участков сравнивали с помощью подходящих параметрических и непараметрических критериев, в зависимости от характера распределения данных и объемов выборок. Статистическую обработку материалов выполняли в свободно распространяемом статистическом пакете PAST 3 (Hammer, 2023).

#### **ГЛАВА 4. СРАВНЕНИЕ СПИСКОВ ДОМИНАНТОВ ПОДВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Выделение доминантов растительности необходимо для выявления закономерностей ее распределения на инфраценоотическом (Миркин и др., 2001) и ценоотическом уровнях, а также для прикладных целей (рыбохозяйственные характеристики, оценка промысловых ресурсов и т.п.). В ряде работ приводятся сведения о доминирующих видах макрофитов дальневосточных морей (Гусарова, 1975; Перестенко, 1980, Дуленин, 2008 и др.). Отсутствие количественных критериев выделения доминантов в этих работах вызывало вопросы о возможности сравнения данных разных авторов и о принципиальной верифицируемости (Porrer, 2002) их результатов. Эти вопросы необходимо было разрешить в настоящем исследовании.

При выделении доминантов семью различными способами (табл. 1), наименьшее их количество получено по физиономическому облику растительности (19 видов, 12 % видового состава макрофитов сублиторали), наибольшее – по превышению условного порога проективного покрытия (25 видов, 16 % видового состава). Среднее количество доминантов (по 21 виду, 14 %) выделено по пороговому значению удельной биомассы и ранжированию ее средних значений, а также по обоим использованным коэффициентам доминирования. Списки доминантов сходны по размеру, их длина отличается не более чем на четверть. Сходство числа доминантов следует рассматривать, как один из признаков адекватности каждого из примененных способов их выделения. Все списки при попарном сравнении статистически неразличимы (табл. 1), что также говорит о сопоставимости примененных способов.

Результаты кластерного анализа (рис. 4) показали согласованную картину: уровни сходства большинства списков доминантов высоки. Таким образом, адекватность оценок доминирования верифицируется различными способами выделения доминантов, основанными как на субъективных визуальных оценках, так и на инструментальном учете обилия. Визуально определяемые величины проективного покрытия принципиально пригодны для выделения доминантов.

Ядро растительности южного модельного района формируют 10 видов (7 %

видового состава макрофитобентоса сублиторали): *Saccharina japonica*, *S. cichorioides*, *Agarum clathratum*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Tichocarpus crinitus*, *Ptilota filicina*, *Phyllospadix iwatensis*, *Zostera asiatica*, поскольку они выделяются всеми примененными способами. Однако очевидно, что 7 способов выделения доминантов для практики избыточны.

Таблица 1 – Уровни статистических различий списков доминантов сублиторальной растительности южного модельного района, выделенных различными способами. Выше диагонали – вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы  $p$  по критерию Фишера, ниже – по критерию Андерсона,  $\sqrt{BN}$  и  $\sqrt{CN}$  – коэффициент Броек-Зенкевича (Броцкая, Зенкевич, 1939) и его модификация для проективного покрытия (Дуленин, 2019)

Способ выделения доминантов (№)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
По физиономическому облику растительности (1)	*	0,67	0,95	0,77	0,62	0,82	0,93
По превышению порога удельной биомассы (2)	1	*	0,67	0,89	0,95	0,84	0,61
По превышению порога проективного покрытия (3)	1	0,95	*	0,78	0,61	0,83	0,91
По ранжированию средней удельной биомассы (4)	0,87	0,8	0,85	*	0,84	0,95	0,7
По ранжированию среднего проективного покрытия (5)	0,75	0,81	0,93	0,69	*	0,79	0,55
По ранжированию среднего $\sqrt{BN}$ (6)	1	1	1	0,97	0,83	*	0,75
По ранжированию среднего $\sqrt{CN}$ (7)	1	0,95	1	0,91	0,96	0,96	*

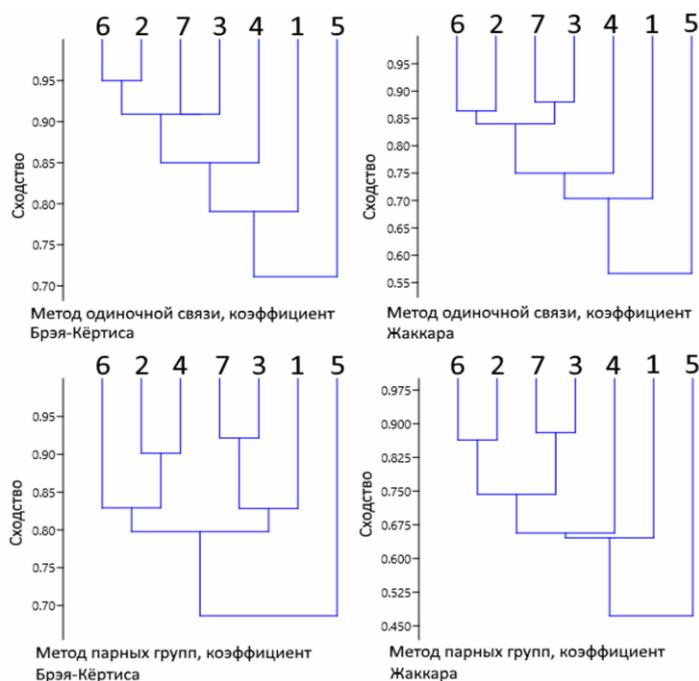


Рисунок 4 – Уровень сходства состава доминантов сублиторальной растительности у северо-западного побережья Японского моря, выделенных различными способами. Цифровые обозначения см. в таблице 1

Действительно, 16 % состава сублиторальной флоры, входящие в самый длинный список доминантов (25 видов по порогу проективного покрытия, № 3), занимают 81 % площади дна и формируют 85 % биомассы в пределах адаптивных зон пояса растительности южного модельного района. Остальными видами в большинстве практических исследований можно пренебречь. В то же время для прикладных изысканий недостаточно единственного показателя доминирования, т.к. для них используются величины как биомассы, так и относительной площади, занимаемой видами. Поэтому предложен следующий общий алгоритм выбора способов оценок доминирования, в зависимости от масштабов и задач исследования (Дуленин, 2020г):

1. Первичную стратификацию растительности во время съемки в масштабе станции, трансекты или разреза выполняют по ее физиономическому облику (№ 1).
2. Для анализа растительности ценотического или ландшафтного уровня (Мазинг,

1988, по: Миркин и др., 2001) доминанты выделяют по превышению порогов проективного покрытия и удельной биомассы (№№ 2 и 3). Такой подход пригоден для большинства исследований и был использован в настоящей работе.

3. Для анализа или сравнения растительности регионального инфраценотического уровня применимо выделение доминантов посредством ранжирования индексов доминирования (№№ 6 и 7). Это позволяет оценить истинный вклад каждого вида в формирование растительного покрова в больших районах, недоступных для непосредственного наблюдения (Дуленин, Гусарова, 2016).

По К. Попперу (Popper, 2002), критериями, позволяющими считать исследование в собственном смысле научным, являются принципиальная возможность проверки и опровержения его результатов. Распространены взгляды, что визуальные оценки основаны на личном мнении, которое не может быть твердым основанием для принятия управленческих решений (Madsen, Bloomfield, 1993). Поэтому в южном модельном районе были проверены возможности верификации субъективных количественных оценок.

Очевидно, что практическое использование визуальных данных о проективном покрытии возможно при условии, если его можно удовлетворительно пересчитать в биомассу. Было установлено, что для промысловых видов зависимость между покрытием и удельной биомассой хорошо выражена (Дуленин, 2016а) и позволяет выполнять такие пересчеты (табл. 2). В северном модельном районе данные о покрытии оказались непригодны для пересчета в биомассу (Дуленин, 2015), поскольку их получали после нереста сельди, когда макрофиты покрыты икрой, которая скрадывает имеющиеся зависимости. Поселения сахарины японской – промыслового вида, определяющего облик растительности южного модельного района (рис. 5, слева) приурочены к доступным для визуальных наблюдений мелководьям, а связь покрытия и биомассы сильно выражена (табл. 2, рис. 5, справа).

Таблица 2 – Описательные статистики и показатели зависимости удельной биомассы (УБМ) и проективного покрытия (ПП) для макрофитов у северо-западного побережья Японского моря. Для перечисленных видов зависимость характеризуется высоким уровнем статистической значимости ( $<0,0001$ )

Вид	Число проб	УБМ, $M \pm SE$ кг/м <sup>2</sup>	ПП, медиана	Угловой коэффициент регрессии $a$	95% доверит. границы	Коэффициент детерминации $R^2$
<i>Saccharina japonica</i>	154	2,6±0,3	0,2	0,12±0,005	0,10-0,15	0,81
<i>Sargassum pallidum</i>	33	3,2±0,6	0,4	0,11±0,020	0,08-0,15	0,59
<i>Stephanocystis crassipes</i>	94	1,34±0,18	0,2	0,06±0,005	0,05–0,08	0,63
<i>Saccharina cichorioides</i>	38	1,3±0,3	0,1	0,05±0,006	0,03-0,07	0,64
<i>Zostera asiatica</i>	60	1,26±0,19	0,2	0,04±0,003	0,03-0,05	0,79
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	90	2,3±0,2	0,2	0,07±0,007	0,06-0,09	0,74

Это позволяет использовать визуальные оценки покрытия для расчета величины промысловых запасов сахарины японской. Однако отдельную задачу представляет возможность верификации субъективных визуальных наблюдений. Основной способ обеспечения верифицируемости экспертных данных при таких наблюдениях – получение согласованных независимых оценок несколькими экспертами (Рупосов, 2015; Экспертные..., 2020). Данные независимых наблюдений оказались сходны (рис. 6): коэффициент конкордации  $\tau$  оценок общего проективного покрытия дна

растительностью составил 0,73, а покрытия сахарины японской – 0,78. Вероятность случайного совпадения таких наблюдений чрезвычайно мала ( $p < 0,0001$ ). Доли оценок с высокой степенью согласованности составили 81 % для общего покрытия и 82 % для покрытия сахарины японской. Плохо согласованные оценки были редки и составляли около 3 % для обоих показателей (рис. 7).

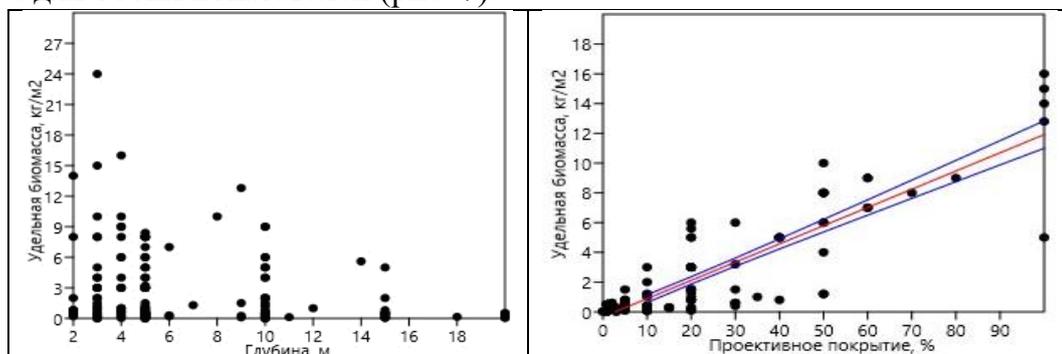


Рисунок 5 – Распределение удельной биомассы сахарины японской по глубинам (слева) и ее зависимость от проективного покрытия, с линией регрессии и 95 % доверительными границами (справа) у северо-западного побережья Японского моря

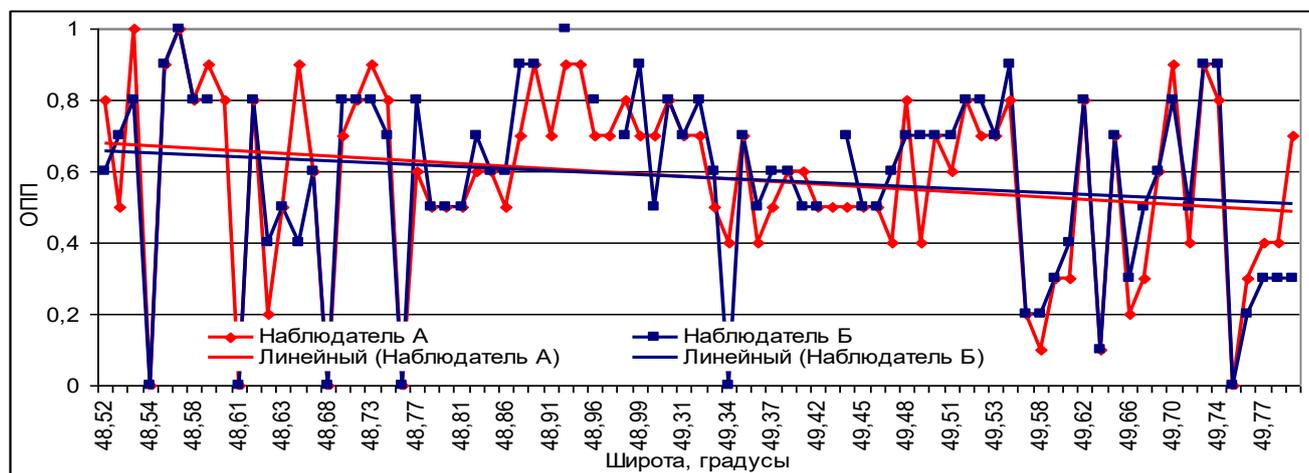


Рисунок 6 – Визуальные оценки покрытия дна растительностью у северо-западного побережья Японского моря. ОПП – общее проективное покрытие

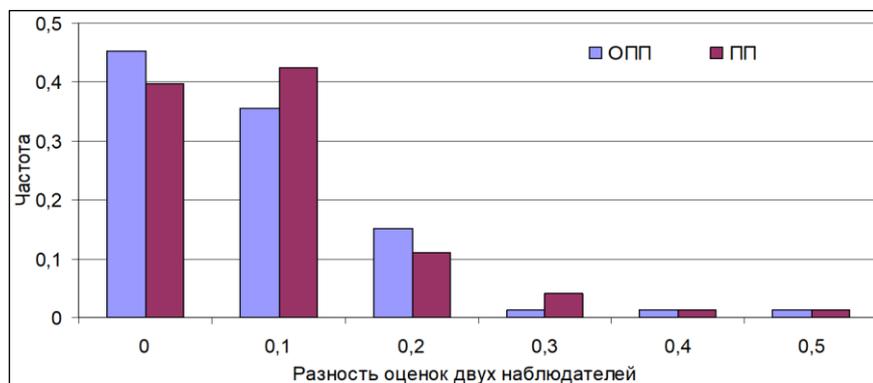


Рисунок 7 – Распределение разностей визуальных оценок покрытия дна растительностью двумя наблюдателями у северо-западного побережья Японского моря. ОПП – общее проективное покрытие, ПП – проективное покрытие

Средние значения разности в оценках общего покрытия и покрытия сахарины японской были близки ( $0,08 \pm 0,01$  и  $0,09 \pm 0,01$ ) и статистически незначимы ( $p = 0,55-1$  для разных показателей и статистических критериев). Следовательно, оба показателя оценивались наблюдателями с сопоставимой точностью, а их наблюдения отражали объективную картину

покрытия дна растительностью.

Итак, применение параллельных независимых визуальных наблюдений пригодно для практического использования. Субъективные визуальные оценки проективного покрытия позволяют показывать характер и особенности пространственного распределения донной растительности и могут быть использованы для выявления и описания как общей адаптивной зоны пояса растительности, так и адаптивных зон отдельных видов. Их применение дало возможность сократить время учетных работ по оценке промыслового запаса сахарины японской на стандартном участке протяженностью 150 км в южном модельном районе на порядок (2-3 дня вместо 1 месяца), а их стоимость – на 3 порядка (20-30 тыс. руб. вместо 12 млн руб. в ценах 2024 г.) по сравнению с традиционными водолазными съемками (Дуленин, 2020д).

## ГЛАВА 5. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОДЕЛЬНЫХ РАЙОНОВ

В главе рассмотрены закономерности распределения доминантов и поясов сублиторальной растительности модельных районов как систем адаптивных зон.

У северо-западного берега Японского моря на региональном инфраценоотическом уровне состав и обилие доминантов меняются по широте и глубине (табл. 3, рис. 8).

Таблица 3 – Характеристики широтных градиентов растительности у северо-западного берега Японского моря. Здесь и далее: N – количество проб, m – среднее,  $\alpha$  – коэффициент наклона линии регрессии, SE – стандартная ошибка,  $R^2$  – коэффициент детерминации, p – вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы, значима при  $p < 0,05$ , **полужирным** отмечены статистически значимые градиенты

Доминант	N	m±SE, кг/м <sup>2</sup>	По широте			По глубине		
			$\alpha$ ±SE	$R^2$	p	$\alpha$ ±SE	$R^2$	p
<i>Agarum clathratum</i>	138	1,2±0,1	<b>0,33±0,08</b>	<b>0,11</b>	<b>&lt;0,01</b>	-0,01±0,02	<0,01	0,53
<i>Bossiella compressa</i>	131	1,0±0,1	<b>0,16±0,06</b>	<b>0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>-0,05±0,01</b>	<b>0,13</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Saccharina japonica</i>	120	3,6±0,4	<b>1,31±0,49</b>	<b>0,06</b>	<b>&lt;0,01</b>	<b>-0,08±0,03</b>	<b>0,06</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Stephanocystis crassipes</i>	105	2,1±0,2	<b>0,76±0,16</b>	<b>0,17</b>	<b>&lt;0,01</b>	<b>-0,09±0,03</b>	<b>0,07</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	91	2,7±0,3	<b>0,44±0,21</b>	<b>0,05</b>	<b>0,04</b>	<b>-0,26±0,07</b>	<b>0,15</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Saccharina cichorioides</i>	55	2,5±0,4	<b>1,20±0,36</b>	<b>0,17</b>	<b>&lt;0,01</b>	-0,08±0,06	0,03	0,17
<i>Desmarestia viridis</i>	54	0,6±0,1	<b>-0,26±0,10</b>	<b>0,13</b>	<b>&lt;0,01</b>	-0,05±0,04	0,03	0,19
<i>Zostera asiatica</i>	54	1,5±0,2	0,03±0,17	0,0004	0,89	0,02±0,05	0,03	0,7
<i>Neorhodomela larix</i>	53	0,7±0,1	0,13±0,09	0,04	0,16	-0,006±0,04	<0,01	0,88
<i>Sargassum pallidum</i>	51	4,2±0,6	0,67±0,48	0,04	0,17	-0,1±0,06	0,06	0,08
<i>Odonthalia corymbifera</i>	50	0,6±0,1	0,03±0,13	0,0008	0,85	0,006±0,03	<0,01	0,86
<i>Costaria costata</i>	42	1,2±0,2	<b>0,64±0,14</b>	<b>0,34</b>	<b>&lt;0,01</b>	-0,18±0,06	0,17	0,07
<i>Sargassum miyabei</i>	39	3,9±0,8	<b>1,68±0,66</b>	<b>0,15</b>	<b>0,015</b>	<b>-0,23±0,05</b>	<b>0,35</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Tichocarpus crinitus</i>	38	1,4±0,3	-0,16±0,20	0,02	0,43	-0,05±0,06	0,02	0,36
<i>Corallina officinalis</i>	34	1,2±0,2	-0,07±0,13	0,09	0,59	<b>-0,07±0,02</b>	<b>0,19</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Ptilota asplenioides</i>	33	1,0±0,2	0,27±0,14	0,11	0,06	-0,04±0,04	0,03	0,35
<i>Ulva fenestrata</i>	32	0,4±0,1	0,18±0,09	0,11	0,06	-0,001±0,004	<0,01	0,99
<i>Ptilota filicina</i>	30	1,5±0,3	-0,18±0,25	0,02	0,48	<b>-0,13±0,03</b>	<b>0,3</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	22	0,6±0,1	0,40±0,27	0,01	0,6	<b>-0,14±0,04</b>	<b>0,32</b>	<b>&lt;0,01</b>
<i>Codium fragile</i>	20	1,6±0,4	0,52±0,33	0,12	0,13	-0,06±0,09	0,03	0,5
<i>Corallina pilulifera</i>	19	1,1±0,1	<b>-0,23±0,08</b>	<b>0,32</b>	<b>0,01</b>	0,02±0,13	0,01	0,89
$\Sigma$ , по станциям	437	4,8±0,	<b>0,93±0,20</b>	<b>0,05</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>-0,17±0,01</b>	<b>0,35</b>	<b>&lt;0,01</b>

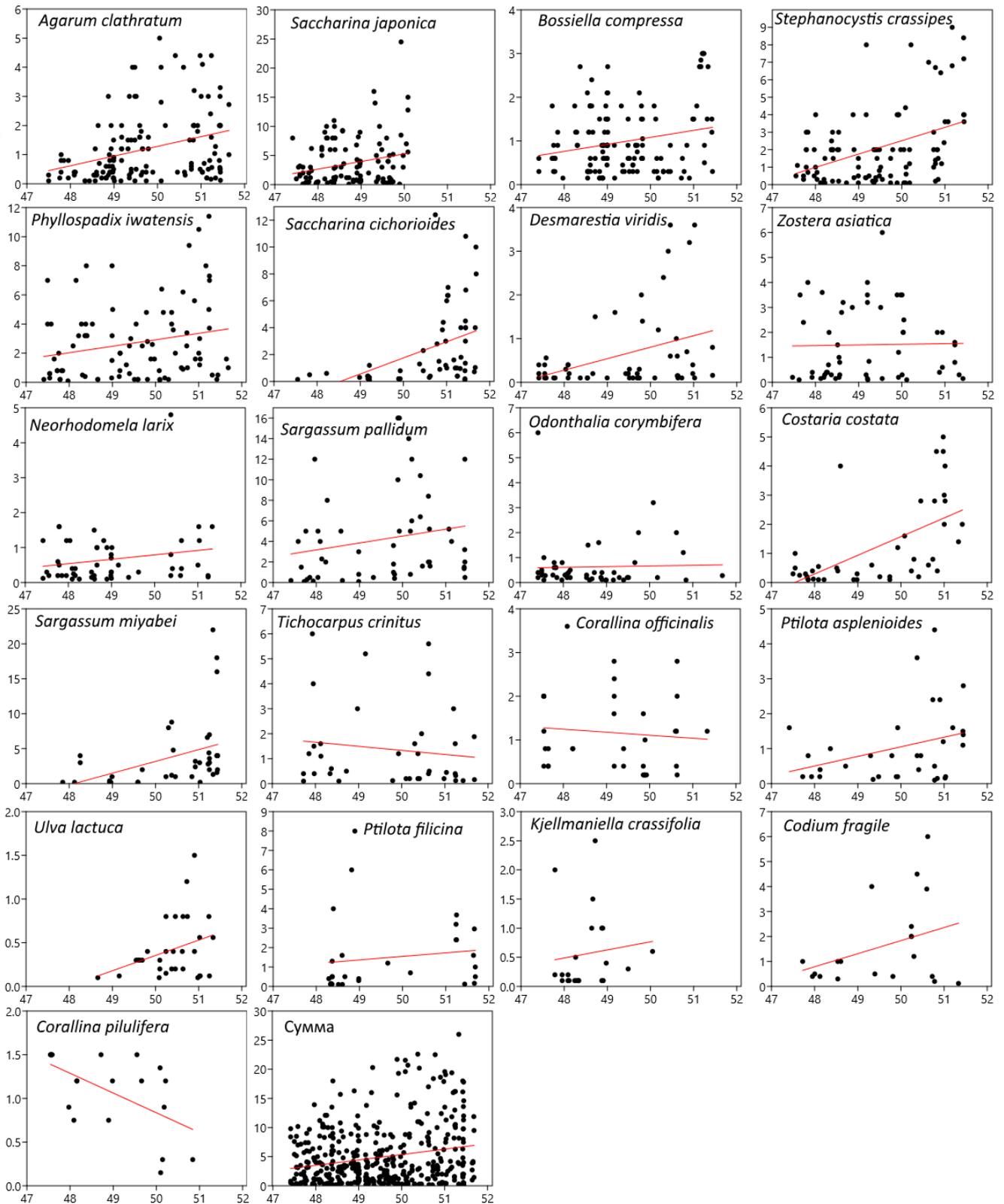


Рисунок 8 – Распределение удельных биомасс доминантов растительности у северо-западного берега Японского моря по широте. По оси абсцисс – широта, градусы, по оси ординат – удельные биомассы,  $\text{кг}/\text{м}^2$ . Показаны линии регрессии

Так, на юге района преобладает *Saccharina japonica* с удельной биомассой до  $15\text{--}24 \text{ кг}/\text{м}^2$ , которая определяет общий облик растительности. Однако на участке  $50^\circ$  с.ш., у мыса Сюркум, облик растительности меняется: севернее мыса *S. japonica* исчезает.

Здесь проходит северная граница ареала этого вида. Картину дополняет исчезновение *Kjellmaniella crassifolia* и *Corallina pilulifera*. Они замещаются видами, удельные биомассы которых возрастают к северу от мыса Сюркум: *S. cichorioides* (от  $0,41 \pm 0,12$  до  $2,74 \pm 0,96$  кг/м<sup>2</sup> при  $p=0,03$ ), *Costaria costata* (от  $0,21 \pm 0,10$  до  $2,05 \pm 0,37$  кг/м<sup>2</sup> при  $p=0,04$ ) и *Agarum clathratum* (от  $1,10 \pm 0,17$  до  $1,88 \pm 0,50$  кг/м<sup>2</sup> при  $p=0,04$ ). Широтные изменения растительности района статистически значимы (см. табл. 3). Формирование дискретной фитоценотической границы связано с наличием географического препятствия – мыса Сюркум (Лощия, 2003). Градиенты обилия образуют континуальные элементы структуры растительности и соответствуют местным особенностям: постепенному уменьшению ширины пояса твердых грунтов с юга на север, обусловленному снижением гидродинамической нагрузки по мере сужения Татарского пролива к северу.

Что касается вертикального распределения доминантов, 2/3 из них наиболее часто встречаются на глубинах менее 6 м. Для 13 (2/3 видов) не выявлено статистического значимого снижения удельных биомасс с глубиной, а для четырех (*Ulva fenestrata*, *Agarum clathratum*, *Odonthalia corymbifera*, *Zostera asiatica*) они, независимо от глубины, остаются на одном уровне. Эти обстоятельства характеризуют меру устойчивости показателей обилия адаптивной зоны пояса растительности под воздействием глубинного градиента. Статистически значимое снижение удельных биомасс с глубиной отмечено только для 8 проанализированных доминантов (табл. 3).

Дендрограммы сходства растительности по глубине, построенные по удельным биомассам и проективным покрытиям, близки между собой (рис. 9). Выделяется по 2 больших группы кластеров, охватывающих частично перекрывающиеся диапазоны глубин 2-11 и 8-20 м и группы, включающие глубины 2-5 м. Они показывают расхождение общей адаптивной зоны пояса растительности на более узкие зоны, приуроченные к своим глубинам. Картина имеет признаки континуума. В горизонте растительности выделяется 3 этажа. Их расположение соответствует описанному ранее (Дуленин, 2008), однако вместо дискретных границ они имеют широкие переходные зоны: на глубинах 5-6 м и 8-11 м и 18-22 м. Ниже, до глубин 40-42 м располагается горизонт разреженных поселений вне пределов адаптивной зоны растительности.

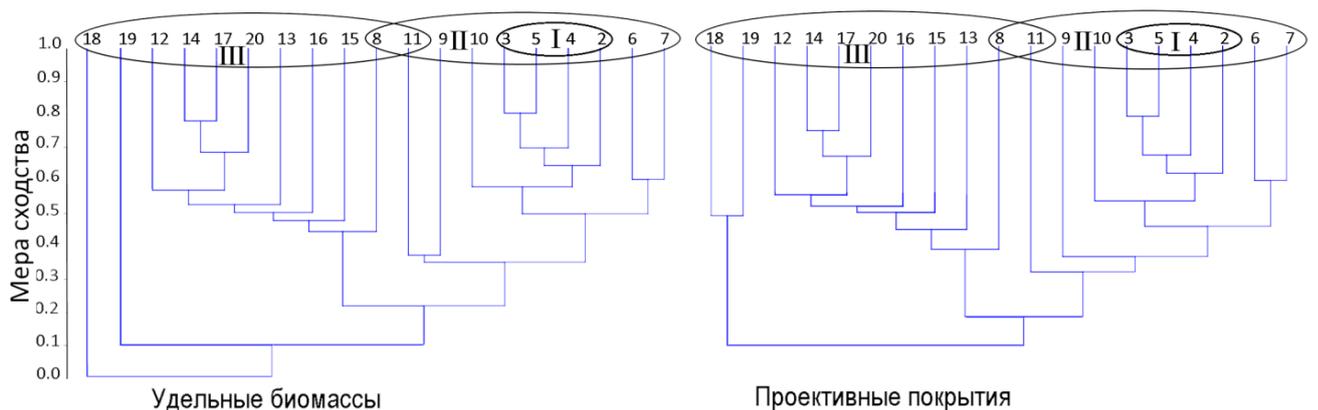


Рисунок 9 – Сходство состава и обилия доминантов подводной растительности северо-западного берега Японского моря по глубине. Арабскими цифрами показаны глубины в метрах, римскими – номера этажей верхнего горизонта сублиторали, овалами – границы его этажей

На ландшафтном инфраценотическом уровне выражена поясная структура растительности: выделяется до 5 ценотических поясов, при этом на отдельных разрезах

их количество всегда меньше. Вдоль наиболее типичных для района абразионных берегов, ниже клифа, на пологой валунной отмостке бенча с глубинами от 0 до 5-6 м располагаются по 1 или 2 пояса растительности. У самого берега формируются пояса филлоспадикса иватенского, перемежающиеся с поясами сахарины японской, которая к северу от ценотической границы у мыса Сюркум замещается сахариной цикориевидной. На границе склона и валунной отмостки сахарины сменяются поясами представителей сем. Sargassaceae, а еще ниже – поясами агарума продырявленного. На максимальных пояса образуют членистые и корковые известковые водоросли – представители порядка Corallinales (рис. 10).

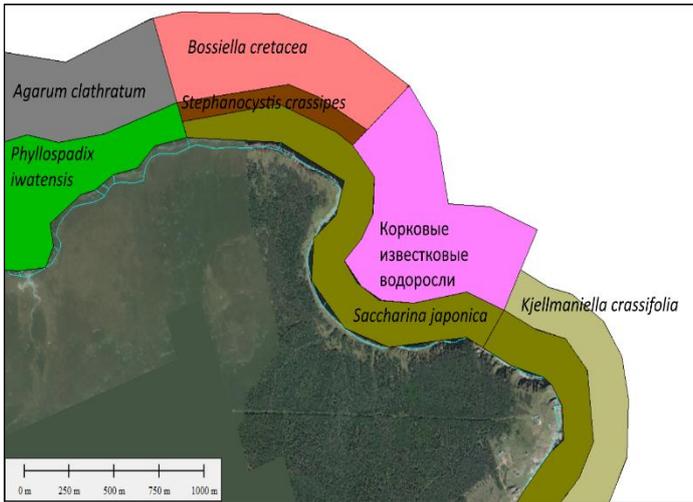


Рисунок 10 – Смена ценотических поясов с доминированием отдельных видов на одном из участков северо-западного берега Японского моря

Количество ценотических поясов на каждом разрезе, против ожидания, довольно мало –  $1,9 \pm 0,07(1-4)$  и статистически значимо уменьшается с юга на север ( $\alpha = -0,13 \pm 0,06$ ,  $R^2 = 0,004$ ,  $p = 0,03$ ). Однако общее количество разрезов, на которых обнаружено более одного пояса, почти двукратно превышает количество разрезов с единственным ценотическим поясом – 88 против 47 разрезов, соответственно.

Общая конфигурация пояса растительности существенно меняется в широтном направлении: его глубина распространения ( $14,5 \pm 0,5(6-22)$  м,  $\alpha = -1,9 \pm 0,3$ ,  $R^2 = -0,2$ ,  $p < 0,0001$ ) и ширина

( $495 \pm 50(25-3000)$  м,  $\alpha = -0,13 \pm 0,06$ ,  $R^2 = 0,04$ ,  $p = 0,03$ ) уменьшаются к северу вслед за шириной пояса абразионных бенчей и денудационных склонов. В целом район характеризуется сочетанием дискретных и континуальных элементов сложения растительности.

У северо-западного берега Охотского моря на региональном инфраценотическом уровне, в отличие от южного модельного района, выделяются лишь 5 доминантов (рис. 11, табл., 4). Их состав неизменен по всему району. Исключение составляет *Zostera marina*, обитающая в единственном рефугиуме. В Охотском море помимо пространственных характеристик растительности, получены данные о ее временной изменчивости. Показатели обилия большинства доминантов (*Alaria esculenta*,  $\alpha = 0,09 \pm 0,009$ ,  $R^2 = 0,23$ ,  $p < 0,0001$ ; *Stephanocystis crassipes*,  $\alpha = 0,06 \pm 0,02$ ,  $R^2 = 0,07$ ,  $p = 0,002$ ; *Rhodophyta*,  $\alpha = 0,04 \pm 0,006$ ,  $R^2 = 0,02$ ,  $p < 0,0001$ ) и пояса растительности ( $\alpha = 0,09 \pm 0,01$ ,  $R^2 = 0,02$ ,  $p < 0,0001$ ) статистически значимо растут с течением времени, вероятно вследствие потепления и уменьшения ледовитости моря (Зуенко и др., 2019). Изменения структуры растительности наблюдаются только на границах района и обусловлены географическим препятствием (полуостровом Лисянского) на северо-востоке и изменением геоморфологической структуры берегов на юго-западе. Широтные изменения обилия доминантов (кроме *Saccharina latissima*, табл. 4) статистически незначимы.

Пояс растительности района приурочен к мелководьям: 78 % проб собрано на глубинах до 6 м. В отличие от выраженной поясности растительности ряда других районов Дальнего Востока (Гусарова, 1975; Перестенко, 1980; Бывалина и др., 1985, и

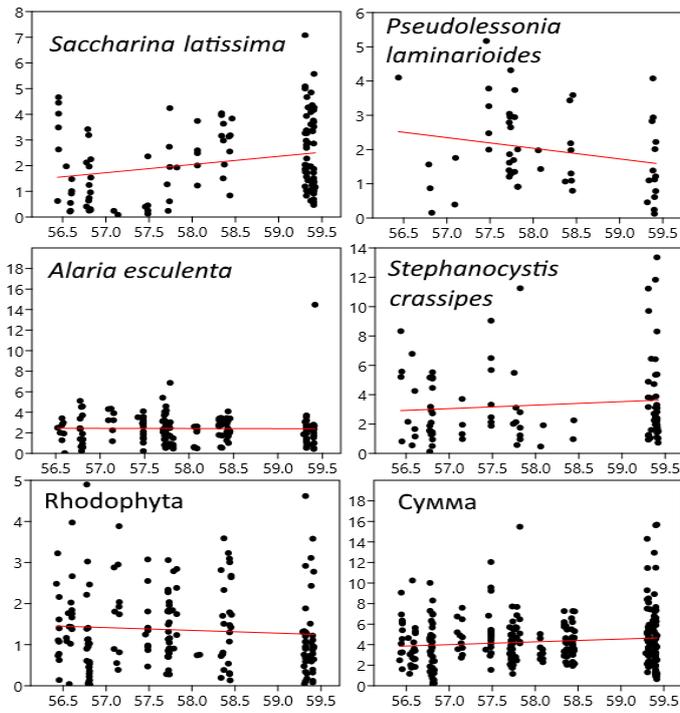


Рисунок 11 – Распределение УБМ доминантных видов растительности северо-западного берега Охотского моря в широтном направлении. По оси абсцисс – широта, градусы; по оси ординат – удельные биомассы, кг/м<sup>2</sup>

подходящих твердых грунтов для прикрепления водорослей-макрофитов. Однако вдоль большей части побережья, на протяжении около 600 км, растительность хорошо развита вдоль преобладающих денудационных берегов.

Таблица 4 – Характеристики градиентов растительности северо-западного берега Охотского моря на региональном инфраценоотическом уровне по данным 2020 г.

Доминант	N	M±SE, кг/м <sup>2</sup>	По широте			По глубине		
			a±SE	R <sup>2</sup>	p	a±SE	r <sup>2</sup>	p
<i>Saccharina latissima</i>	124	2,2±0,1	<b>0,31±0,11</b>	<b>0,06</b>	<b>0,006</b>	<b>0,2±0,09</b>	<b>0,04</b>	<b>0,03</b>
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	53	2,0±0,2	-0,31±0,19	0,05	0,11	-0,005±0,16	<0,001	0,98
<i>Alaria esculenta</i>	155	2,4±0,1	0,01±0,14	<0,001	0,93	0,08±0,08	0,006	0,35
<i>Stephanocystis crassipes</i>	95	3,3±0,3	0,24±0,24	0,01	0,31	-0,16±0,22	0,006	0,46
Rhodophyta	178	1,4±0,1	-0,07±0,007	0,005	0,33	0,07±0,04	0,02	0,09
∑ УБМ на станциях	304	4,3±0,1	0,27±0,14	0,01	0,052	<b>-0,24±0,08</b>	<b>0,03</b>	<b>0,004</b>

Общая конфигурация пояса растительности сильно отличается от южного модельного района. Глубины ее распространения составляют лишь 5,4±0,2(2-11) м, т.е. в 2,7 раза меньше япономорской, а ширина пояса 270±24(50-1000) м, т.е. в 1,8 раза меньше, чем в Японском море. Обе величины не имеют значимых широтных трендов (глубина распространения –  $\alpha=0,3\pm0,2$ ,  $R^2=0,03$ ,  $p<0,07$ , а ширина –  $\alpha=15\pm28$ ,  $R^2=0,002$ ,  $p<0,59$ ). На ландшафтном уровне растительность также отличается от япономорской. Среднее количество ценоотических поясов равно 1,5±0,07. Суммарное количество разрезов с выраженной поясностью почти вдвое меньше ценоотически однородных разрезов (45 и 81, соответственно, в противоположность южному району). Характер

др.), здесь одни и те же доминанты произрастают от верхних до нижних границ растительного покрова. Ни для одного доминанта не отмечено статистически значимого снижения обилия с глубиной (табл. 4). Суммарные удельные биомассы имеют выраженный глубинный градиент только благодаря преимущественной приуроченности к мелководьям одного из доминантов – *Pseudolessonia laminarioides*. Таким образом, в отличие от Японского моря, растительность северного модельного района на региональном инфраценоотическом уровне относительно однородна и характеризуется выраженными континуальными чертами сложения.

Вдоль трехсоткилометрового участка на северо-востоке района, у преобладающих на этом участке аккумулятивных берегов, подводной растительности нет из-за отсутствия

смены адаптивных зон на неоднородных участках пояса растительности показывает, что это не последовательная смена ценотических поясов с глубиной, как в Японском море, а однородные профили растительности либо хаотичное расположение различных адаптивных зон на разных глубинах.

Итак, имеющиеся материалы позволили дать количественную характеристику общих адаптивных зон растительности модельных районов и статистически показать степень их неоднородности. В южном районе сублиторальная растительность относительно богата и разнообразна. На инфраценотическом уровне она сочетает в себе дискретные и континуальные элементы. Северный модельный район отличается относительно бедной и однородной растительностью с выраженными континуальными чертами. В соответствии с гипотезой 1, высказанной в Главе 2, количественные градиенты пояса растительности оказались выражены в южном модельном районе и не выражены, либо слабо выражены в северном. Общие характеристики растительности модельных районов обусловлены местными географическими и геоморфологическими особенностями, что подтверждает гипотезу 2 из Главы 2. Растительность районов соответствует симпсоновской модели сложных адаптивных зон, внутри которых выделяются пояса и мозаики подчиненных адаптивных зон отдельных видов. Их целесообразно описать в качестве ассоциаций сублиторальной растительности.

## ГЛАВА 6. АССОЦИАЦИИ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОДЕЛЬНЫХ РАЙОНОВ

В настоящей главе представлены результаты описания растительных ассоциаций модельных районов (Дуленин, 2023, 2024б). Здесь дан пример описания ассоциации *Stephanocystetum crassipae* Dulenin 2024. Ее номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 5, облик и распространение – на рис. 12, характеристики – в табл. 6.

Таблица 5 – Номенклатурный тип асс. *Stephanocystetum crassipae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием. № - номер станции, Ш – широта, градусы, Д – долгота, градусы, Г – глубина, м, ПП – проективное покрытие, доля, УБМ – удельная биомасса, кг/м<sup>2</sup>, Я – номер яруса растительности

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Saccharina cichorioides</i>		0,2	I
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Corallina officinalis</i>	0,3	1	III
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Agarum clathratum</i>	0,01	0,05	I
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,6	4	I
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Saccharina japonica</i>	0,01	0,1	I

Диагностический вид – *Stephanocystis crassipes*. Количество описаний – 17. Ассоциация региональная, распространена практически по всему району исследований как у открытых побережий, так и в полузащищенных местообитаниях. Формируется на глубинах от 2 до 10 м. Глубины ее распространения статистически значимо уменьшаются к северу ( $\alpha = -0,52 \pm 0,16$ ,  $R^2 = 0,1$ ,  $p = 0,002$ ). Образует фитоценозы на скалистых, глыбовых, валунных и галечных грунтах при уклоне от незаметного до слабонаклонного. Формирует пояса шириной от 100 до 200 м либо пятна площадью 50-100 м<sup>2</sup> вдоль берегов бухт. Высота растительного покрова до 3 м. Выявленная частота встречаемости – 3 %. Образована преимущественно многолетними растениями.

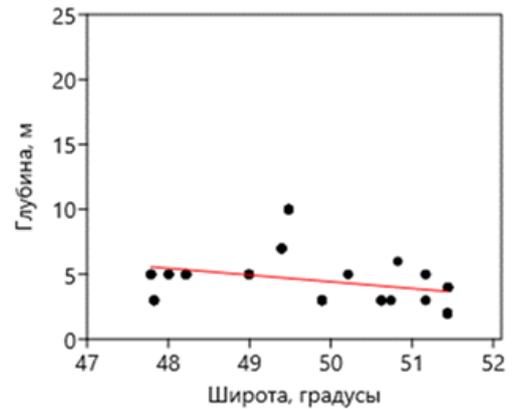


Рисунок 12 – Физиономический облик ассоциации *Stephanocystetum crassipae* (слева) и ее распространение у северо-западного берега Японского моря (справа)

Таблица 6 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Stephanocystetum crassipae* у северо-западного берега Японского моря. П - постоянство

№	Вид	Проективное покрытие, доля						Удельн. биомасса, кг/м <sup>2</sup>					П, %	
		N	Min	Max	M	SE	Med	N	Min	Max	M	SE		Med
1	<i>Stephanocystis crassipes</i> ГД	17	0,3	0,9	0,54	0,05	0,5	17	0,5	9	4,26	0,69	3,6	100
2	<i>Agarum clathratum</i> C1	7(4)	0,01	0,5	0,22	0,07	0,3	8	0,05	3	1,11	0,47	0,36	47
3	<i>Saccharina japonica</i> C1	6(1)	0,01	0,3	0,14	0,05	0,13	6	0,1	3	1,00	0,44	0,65	35
4	<i>Sargassum pallidum</i> C1	1(2)	0,4	0,5	0,45	0,05	0,45	4	0,3	6	3,4	1,3	3,6	24
5	<i>Saccharina cichorioides</i> C1	1(1)	0,2	0,2	0,2	-	0,2	6	0,2	2,7	1,62	0,68	0,98	35
6	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	4	0,01	0,2	0,08	0,05	0,06	5	0,05	0,8	0,34	0,15	0,2	29
7	<i>Costaria costata</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	2	0,08	0,1	0,09	0,01	0,09	12
8	<i>Desmarestia viridis</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	0,2	0,8	0,50	0,30	0,5	12
9	<i>Sargassum miyabei</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	1	1	1	-	1	6
10	<i>Alaria esculenta</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,01	0,01	0,01	-	0,01	6
11	<i>Chorda asiatica</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,02	0,02	0,02	-	0,02	6
	<b>I ярус, Σ</b>	<b>14</b>	<b>0,3</b>	<b>1</b>	<b>0,77</b>	<b>0,06</b>	<b>0,81</b>	<b>17</b>	<b>2</b>	<b>20,8</b>	<b>7,6</b>	<b>1,25</b>	<b>6,8</b>	<b>100</b>
12	<i>Ptilota asplenioides</i> Д2	3(1)	0,4	0,4	0,4	-	0,4	3	0,04	1,4	0,85	0,41	1,1	18
13	<i>Tichocarpus crinitus</i> Д2	2(1)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,06	4,4	2,23	2,17	2,23	12
14	<i>Odonthalia corymbifera</i>	4	0,01	0,2	0,14	0,06	0,2	4	0,01	0,6	0,31	0,17	0,31	24
15	<i>Neorhodomela larix</i>	4	0,01	0,2	0,11	0,10	0,11	4	0,02	0,8	0,34	0,19	0,27	24
16	<i>Callophyllis rhynchocarpa</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	6
17	<i>Chondrus armatus</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,3	0,3	0,3	-	0,3	6
18	<i>Codium fragile</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	6
19	<i>Neohyrophyllum middendorfi</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,15	0,15	0,15	-	0,15	6
	<b>II ярус, Σ</b>	<b>12(3)</b>	<b>0,01</b>	<b>0,5</b>	<b>0,17</b>	<b>0,05</b>	<b>0,15</b>	<b>12</b>	<b>0,04</b>	<b>4,6</b>	<b>1,07</b>	<b>0,37</b>	<b>0,71</b>	<b>71</b>
20	<i>Corallina officinalis</i> Д3	5(3)	0,2	0,6	0,32	0,07	0,3	5	0,8	1	0,90	0,07	0,8	29
21	<i>Bossiella compressa</i> Д3	4(2)	0,03	0,95	0,40	0,21	0,3	4	0,09	2,85	1,19	0,64	0,9	24
	<b>III ярус, Σ</b>	<b>7(6)</b>	<b>0,2</b>	<b>0,95</b>	<b>0,45</b>	<b>0,10</b>	<b>0,3</b>	<b>5</b>	<b>0,8</b>	<b>2,85</b>	<b>1,45</b>	<b>0,37</b>	<b>1,1</b>	<b>29</b>
22	<b>КИБ</b>	5(2)	0,02	0,3	0,15	0,06	0,1	5	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	29
	<b>IV ярус, Σ</b>	<b>5(2)</b>	<b>0,02</b>	<b>0,3</b>	<b>0,15</b>	<b>0,06</b>	<b>0,1</b>	<b>5</b>	<b>н.д.</b>	<b>н.д.</b>	<b>н.д.</b>	<b>н.д.</b>	<b>н.д.</b>	<b>29</b>
	<b>Σ</b>	<b>15</b>	<b>0,3</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0,11</b>	<b>1</b>	<b>17</b>	<b>2</b>	<b>21,8</b>	<b>8,8</b>	<b>1,33</b>	<b>7,4</b>	<b>100</b>

В ассоциации выражено до 4 ярусов. Ее ценофлора<sup>10</sup> насчитывает не менее 22 видов, однако в отдельных описаниях отмечено лишь от 1 до 8, в среднем 4 вида. Помимо главного доминанта, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 4 вида в I ярусе, по 2 вида во II и III ярусах и группировки корковых известковых водорослей в IV ярусе. При этом 40 % фитоценозов монодоминантны. Во внешних частях бухт растительность ассоциации перемежается с поясами и пятнами ассоциации *Phyllospadicetum iwatensis*. Формирует легко доступные для промышленного освоения поселения.

Всего в южном модельном районе описано 16 ассоциаций и одна группа фитоценозов (табл. 7), отнесенных к четырем классам, семи порядкам и тринадцати союзам (Дуленин, 2021). В северном модельном районе описано 5 ассоциаций и одна группа сообществ в составе 5 союзов, 3 порядков и 3 классов растительности (Дуленин, 2023), т.е. его ценотическое богатство в 3 раза ниже, чем в южном районе. Ценофлоры южного района также в 3 раза богаче северного:  $18,7 \pm 1,8$  (7-31) видов против  $5,6 \pm 0,2$  (5-6) видов. Максимальное богатство япономорских ценофлор в 6 раз больше охотоморских.

Видовое богатство ценофлор южного модельного района выявлено на относительно небольшом количестве описаний:  $16,2 \pm 3,9$  (3-55). В северном районе ассоциации выделены по  $60,4 \pm 12$  (20-90) описаниям.

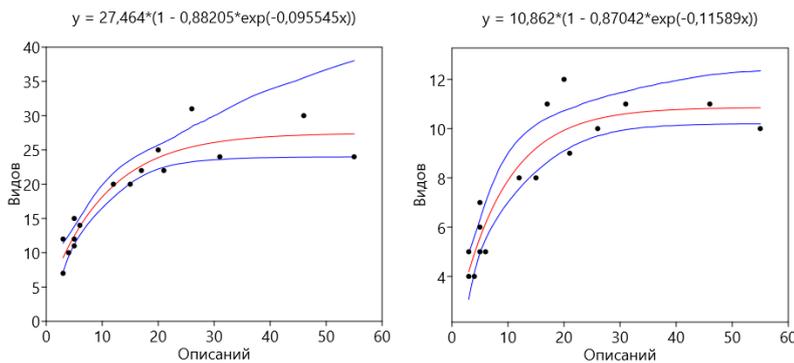


Рисунок 13 – Зависимость богатства ценофлор ассоциаций от количества их описаний у северо-западного берега Японского моря. Слева – по всем видам, справа – по видам I яруса. Красным показаны графики зависимостей, синим – 95 % доверительные границы

Показано (рис. 13, слева), что богатство ценофлоры ассоциации зависит от количества описаний и имеет вид кривой Бергаланфи с относительно узкими доверительными границами. Если описаний не менее 20, количество видов ценофлоры стабилизируется и почти не увеличивается по мере роста количества описаний, приближаясь к асимптотическому значению. Такая же картина наблюдается и при рассмотрении богатства ценофлор опознаваемых в первую очередь крупных видов I яруса (рис. 13, справа). Эти закономерности являются частными случаями зависимости «виды-площадь» (Кафанов, Жуков, 1993). Из графиков следует, что ценофлоры ассоциаций, выделенных не менее, чем по 20 описаниям, изучены достаточно полно, а их списочный состав близок к действительному, что позволяет использовать имеющиеся данные для анализа структуры ассоциаций.

Постоянство встречаемости видов ценофлор не превышает 50 %, т.е. они лишены явно выраженной связи с синтаксонами, т.е. «верные» виды (Миркин и др., 1989) отсутствуют, а диагностировать сообщества по их сочетаниям невозможно. Из сказанного следует, что избранная модель элементарного петерсеновского сообщества, где единственный главный доминант определяет структуру этого сообщества, наиболее

<sup>10</sup> Ценофлора – состав видов макрофитобентоса, отмеченных в пределах сообщества.

адекватна для описания растительности модельных районов, а собственно флористический подход для классификации их растительности бесперспективен.

Таблица 7 – Характеристики сублиторальных растительных ассоциаций у северо-западного берега Японского моря. № - порядковый номер, Я – максимальное число ярусов, Ш – диапазон широт распространения, градусы, Г – диапазон глубин распространения, м, N – число видов ценофлоры: сумма, среднее (минимум-максимум), ЧВ – частота встречаемости в модельном районе

№	Ассоциация	Главный доминант	Я	Участки распространения	Ш	Г	N	ЧВ, %
1	<i>Ulvetum fenestratae</i> Dulenin, 2024	<i>Ulva fenestrata</i>	2	м. Сюркум – м. Медный	50,01- 50,49	5- 10	10, 5(4-7)	1
2	<i>Saccharinetum japonicae</i> Dulenin, 2024	<i>Saccharina japonica</i>	4	м. Ича – м. Сюркум	47,58- 50,05	1- 22	30, 6 (1-12)	12
3	<i>Saccharinetum cichorioidae</i> Dulenin, 2024	<i>Saccharina cichorioides</i>	4	м. Медный – м. Южный	50,46- 51,68	2- 15	20, 5 (2-11)	3
4	<i>Kjellmaniellum crassifoliae</i> Dulenin, 2024	<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	4	м. Ича – м. Терпения	48,26- 48,97	5- 20	15, 5(4-6)	1
5	<i>Costaretum costariae</i> Dulenin, 2024	<i>Costaria costata</i>	3	б. Аласутай – м. Сивучий	50,82- 51,02	3- 5	12, 5(4-7)	1
6	<i>Agaretum clathratae</i> Dulenin, 2024	<i>Agarum clathratum</i>	4	б. Незаметная – зал. Чихачева	47,47- 51,22	3- 20	24, 5(1-10)	15
7	<i>Desmarestetum viridae</i> Dulenin, 2024	<i>Desmarestia viridis</i>	4	б. Иннокентия – б. Аласутай	48,72- 50,9	3- 10	14, 3(1-5)	1
8	<i>Sargassetum miyabeae</i> Dulenin, 2024	<i>Sargassum miyabei</i>	4	м. Ича – зал. Чихачева	48,26- 51,44	2- 15	20, 4(1-7)	3
9	<i>Sargassetum pallidae</i> Dulenin, 2024	<i>Sargassum pallidum</i>	4	Повсеместно	47,58- 51,43	3- 10	25, 6 (1-12)	4
10	<i>Stephanocystetum crassipae</i> Dulenin, 2024	<i>Stephanocystis crassipes</i>	4	м. Крестовоздвижен- ский - зал. Чихачева	47,79- 51,44	2- 10	22, 4(1-8)	3
11	<i>Bossielletum compressae</i> Dulenin, 2024	<i>Bossiella compressa</i>	2	м. Крестовоздвижен- ский - зал. Накатова	47,75- 51,31	3- 20	22, 5 (2-10)	4
12	Группа сообществ корковых известковых водорослей	Корковые известковые водоросли	3	б. Нельма – б. То	47,55- 51,04	3- 20	31, 5(2- 10)	5
13	<i>Ptilotetum asplenioidae</i> Dulenin, 2024	<i>Ptilota asplenioides</i>	2	Повсеместно	47,41- 51,44	5- 12	7, 2(1-3)	1
14	<i>Odonthalietum corymbiferae</i> Dulenin, 2024	<i>Odonthalia corymbifira</i>	3	м. Туманный - м. Сикта зал. Чихачева и Советская Гавань, бухта Фальшивая	47,41- 49,74	4- 10	12, 6(4-6)	1
15	<i>Zosteretum marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953	<i>Zostera marina</i>	1	зал. Чихачева и Советская Гавань, бухта Фальшивая	48,95- 51,48	0- 4	1	3
16	<i>Zosteretum asiaticaе</i> Ohba et Miyata 2007 in den Hartog 2016	<i>Zostera asiatica</i>	1	Повсеместно	47,47- 51,22	0- 15	1	6
17	<i>Phillospadicetum iwatensis</i> den Hartog, 1977 in den Hartog, 2016	<i>Phillospadix iwatensis</i>	4	Повсеместно	47,5- 51,42	1- 10	24, 4(1-8)	6

Показатели обилия каждой ассоциации создаются преимущественно за счет ее

главного доминанта. В южном модельном районе главные доминанты ассоциаций формируют в среднем 58 % проективного покрытия и 53 % удельной биомассы, а в северном – 75 и 74 %, соответственно.

У япономорских берегов уровень сходства ценофлор ассоциаций, выделенных не менее, чем по 20 описаниям, весьма высок – от 82 до 98 % (рис. 14). В их составе обнаружено 39 видов, т.е. 91 % видов, для которых удалось собрать количественные данные. Иными словами, все проанализированные ассоциации включают в состав своих ценофлор подавляющую часть массовых видов, а находки всех видов, кроме главного доминанта, в каждой ассоциации случайны. В северном модельном районе ценофлоры ассоциаций водорослей сходны на 100 %. Таким образом доказано, что рассмотренные ассоциации являются элементарными петерсеновскими сообществами.

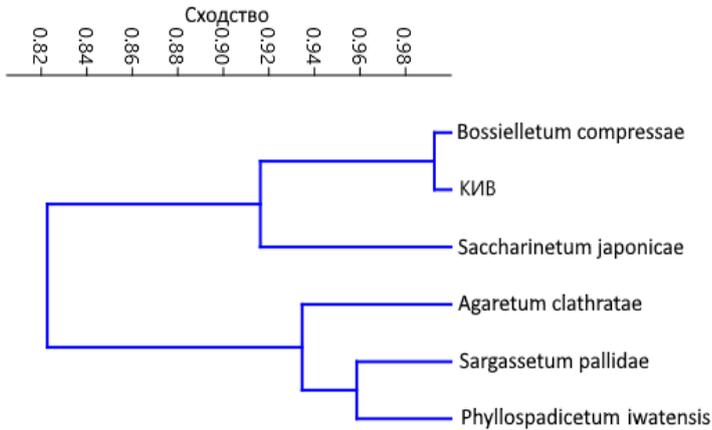


Рисунок 14 – Уровень сходства видового состава ассоциаций у северо-западного берега Японского моря, выделенных не менее, чем по 20 описаниям. Классический кластерный анализ, метод парных групп, индекс Брея-Кёртиса

зон своих главных доминантов, не поддается статистическому опровержению. Механизмы захвата субстрата покровообразующими видами уже обсуждались (Miller et al., 2018; Layton et al., 2019; Shelamov et al., 2022). Вероятно, они универсальны и обеспечивают формирование адаптивных зон в районах с выраженным доминированием видов. Адекватность модели ассоциации, как мозаики элементарных петерсеновских сообществ в пределах адаптивных зон подтверждается данными об относительной площади, занятой фитоценозами ассоциаций модельных районов. В Охотском море описанные ассоциации занимают 88 % площади дна (Дуленин, 2023). Лишь оставшиеся 12 % приходятся на разреженные поселения. В Японском море эта доля ниже – 68 % (Дуленин, 2021) за счет большей относительной площади экотонов, существующих между более разнообразными сообществами.

Сказанное позволяет рассматривать сообщества макрофитов с точки зрения петерсеновского подхода, как статистический ансамбль видов (Несис, 1977). Описанная картина отвечает концепции адаптивной зоны (Волвенко, 2018, 2019). Это значит, что для опознания ассоциации необходимо и достаточно выделить главный доминант описываемого участка. Визуально хорошо опознаются 65 % ассоциаций южного модельного района и 83 % ассоциаций северного (Дуленин, 2024в). Для идентификации остальных необходим отбор проб со дна. Участки расположения фитоценозов соответствуют участкам расположения адаптивных зон главного доминанта каждой

ассоциации являются элементарными петерсеновскими сообществами.

Независимо от районов и используемых показателей наблюдается кратное снижение обилия главных доминантов вне пределов своих ассоциаций – в среднем в 2,8 раза по проективному покрытию и в 4,2 раза по удельной биомассе в южном модельном районе и в 2,2 раза по обоим показателям в северном. Различия обилия главных доминантов в своих ассоциациях и вне их пределов статистически значимы ( $p \leq 0,001$ , тест Колмогорова-Смирнова). Следовательно, такое снижение обилия закономерно, а утверждение о том, что ассоциации формируются в пределах адаптивных

ассоциации. Из этого следует, что обозначенную во введении проблему согласования описаний сообществ, выполненных разными авторами, и состоящую в выделении произвольного количества доминантов и субдоминантов, легко решить на основании концепции адаптивной зоны и модели элементарного петерсеновского сообщества. В этом случае необходимо сравнивать не весь флористический и доминантный состав сообществ, а только их главные доминанты.

## **ГЛАВА 7. СРАВНЕНИЕ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЙОНОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

Анализ литературных данных и сведения о структуре растительных сообществ двух модельных районов позволили применить концепцию адаптивной зоны для инвентаризации и сравнения сублиторальной растительности дальневосточных морей России. Для этого использованы приведенные в литературе количественные данные либо словесные указания на то, что каждый обсуждаемый вид, преобладая количественно на отдельных участках растительности, формирует таким образом элементарное петерсеновское сообщество. В сублиторали морей Дальнего Востока России по собственным и литературным данным выделено 67 доминантов, образующих такие сообщества. Полученные списки сведены в аналитические таблицы, показывающие распределение таких доминантов по районам и ярусам растительности. Здесь для примера приведена таблица распределения бурых водорослей (*Phaeophyceae* Kjellman 1891), формирующих основу растительного покрова сублиторали региона (табл. 8).

Такие таблицы создают техническую основу для инвентаризации сублиторальной растительности, анализа ее богатства и распространения ее элементов в регионе. Кроме того, они сами по себе представляют информационную ценность, поскольку позволяют визуализировать экосистемные характеристики растительности региона. Анализ пробелов в этих таблицах позволяет предполагать наличие элементарных петерсеновских сообществ ряда доминантов в районах, где они еще не обнаружены и планировать дальнейшие ценологические исследования.

Элементарные петерсеновские сообщества бурых водорослей обнаружены во всех рассматриваемых районах: 25 их доминантов формируют I ярус растительности, а 9 – II ярус. Величина относительного ценотического богатства, т.е. доли сообществ отдельного района от количества сообществ всего региона, составляет 8-24 %, в среднем  $13 \pm 2$  %. График распределения количества элементарных петерсеновских сообществ по районам (рис. 15, слева) имеет трехмодальное распределение, что позволяет выделить 3 их группы. Почти третья часть из них распространены узко – в пределах только одного района. Около половины (51 %) распространены в 2-5 районах, часто соседних. Наконец 9 % максимально широко распространенных сообществ встречаются в 7-9 районах. Их слагают широко распространенные в северном полушарии Земли виды (*Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Zostera marina* и т.д.). Умеренно и широко распространенные доминанты составляют основу сублиторальной растительности морей Дальнего Востока.

Ранжирование количества доминантов, формирующих элементарные петерсеновские сообщества, по районам (рис. 15, справа) характеризует общее ценотическое богатство районов и позволяет выделить две их группы: ценотически бедные 8 районов, в которых обнаружено 5-11 сообществ и ценотически богатые 5 районов, где найдено от 19 до 32 сообществ.

Таблица 8 – Распространение элементарных петерсеновских сообществ бурых водорослей (Phaeorhysae) в районах Дальнего Востока России. ОР – относительная распространенность, ОЦБ – относительное ценоотическое богатство

Вид	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охотского моря	Шангарские о-ва	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские о-ва	Чукотка	Юж. Курильские о-ва	Сев. Курильские о-ва	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Agarum clathratum</i>					*	*	*	*		*	*	*		7	54
<i>Alaria esculenta</i>	*	*	*	*	*			*	*	*				8	62
<i>Arthrothamnus bifidus</i>					*			*	*					3	23
<i>A. kurilensis</i>								*		*				2	15
<i>Costaria costata</i>										*	*	*		3	23
<i>Cymathere fibrosa</i>								*						1	8
<i>C. triplicata</i>									*					1	8
<i>Eualaria fistulosa</i>					*	*		*	*					4	31
<i>Hedophyllum bongardianum</i>					*	*			*					3	23
<i>Hedophyllum dentigerum</i>					*	*		*						3	23
<i>Kjellmaniella crassifolia</i>										*	*			2	15
<i>Laminaria appressirhiza</i>	*	*	*	*										4	31
<i>L. inclinatorhiza</i>	*	*	*	*										4	31
<i>L. longipes</i>					*	*		*	*					4	31
<i>L. yezoensis</i>					*			*	*					3	23
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	*	*	*	*										4	31
<i>Saccharina angustata</i>								*						1	8
<i>S. cichorioides</i>										*	*	*		3	23
<i>S. latissima</i>	*	*	*	*	*		*			*		*	*	8	62
<i>S. japonica</i>								*		*	*	*	*	5	38
<i>S. kurilensis</i>								*						1	8
<i>Sargassum miyabei</i>										*	*	*		3	23
<i>S. pallidum</i>										*	*	*		3	23
<i>Stephanocystis crassipes</i>	*	*	*	*				*	*	*	*	*	*	9	69
<i>Thalassiophyllum clathrus</i>					*	*		*	*					4	31
<b>Всего, I ярус:</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>14</b>	<b>9</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>7</b>	<b>13</b>	<b>100</b>
<i>Chorda asiatica</i>					*		*			*	*	*		5	38
<i>Chordaria flagelliformis</i>					*		*			*	*	*		5	38
<i>Desmarestia aculeata</i>				*										1	8
<i>D. viridis</i>								*		*	*	*		4	31
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>					*		*							2	15
<i>Ectocarpus siliculosus</i>													*	1	8
<i>Punctaria plantaginea</i>													*	1	8
<i>Scytosiphon lomentaria</i>					*					*	*	*		3	23
<b>Всего II ярус:</b>				1	4		3	1		4	4	6	7	7	54
<b>Итого:</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>7</b>	<b>14</b>	<b>7</b>	<b>4</b>	<b>15</b>	<b>7</b>	<b>6</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>1</b>	<b>100</b>
<b>ОЦБ, %</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>10</b>	<b>21</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>22</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>16</b>	<b>18</b>	<b>19</b>		

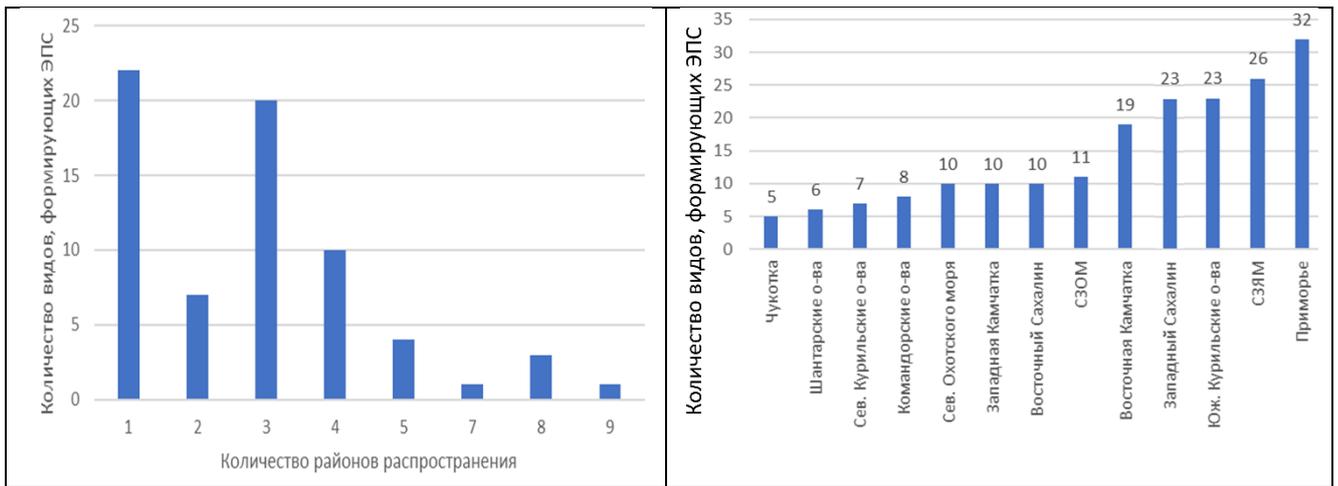


Рисунок 15 – Распределение элементарных петерсеновских сообществ (ЭПС) по количеству районов распространения (слева) и цено-тическое богатство сублиторальной растительности районов Дальнего Востока (справа)

Самые бедные районы – Чукотка и Шантарские острова, где указано по 5 и 6 сообществ, соответственно, а самый богатый район – Приморье с 32 сообществами. Цено-тически бедные регионы как правило самые северные и холодноводные. Цено-тически богатые, наоборот, расположены преимущественно на юге Дальнего Востока. Выявленное закономерное увеличение цено-тического богатства к югу выражает фитоцено-тический аспект известного закона Гумбольдта-Уоллеса (Кафанов, Кудряшов, 2000). Кроме того, цено-тическое богатство южных районов обусловлено близостью к центру видообразования макрофитов у берегов Японии (Клочкова, 1996) и наибольшим топическим разнообразием прибрежной зоны Приморья (Лоция ..., 1984).

Уменьшение цено-тического богатства районов к северу подтверждает гипотезу 3, высказанную в Главе 2. Западная Камчатка и восточный Сахалин оказались одинаково цено-тически бедны не только из-за климатических условий, но и благодаря преобладанию у своих берегов аккумулятивных грунтов, не подходящих для прикрепления водорослей. Аналогично, отсутствует водорослевая растительность и на участках таких берегов на севере и северо-западе Охотского моря (Белый, 2011; Дуленин, 2015). Такая картина соответствует гипотезе 4, высказанной в Главе 2.

Максимально, на 88 % совпадают (рис. 16 слева) списки сообществ западного Сахалина и южного модельного района, что обусловлено схожестью их природных условий (Лоция ..., 2003). С приморскими сообществами их сходство меньше – 72 %, из-за удаленности Приморья от этих районов. Далее, сходными на 55-75 % оказались все районы северной части Охотского моря. Наконец, на 53-74 % оказались сходны сообщества восточной Камчатки, Командорских и северных Курильских остров. Наименьшее цено-тическое сходство (20 %) расположенных рядом модельных районов обусловлено разделяющим районы опресненным лиманом р. Амур, который формирует дискретную биотическую границу. В то же время районы от восточного Сахалина до восточной Камчатки по результатам кластерного анализа объединяются в одну большую гроздь, а изменение цено-тической структуры их растительности имеет, помимо дискретных, и континуальные черты в соответствии с гипотезой 5, высказанной в Главе 2.

Сведения о флористическом богатстве отдельных районов Дальнего Востока (Клочкова, 1998) позволяют статистически описать цено-флористический градиент, т.е. зависимость между количеством видов флоры района и количеством формируемых в

районе сообществ (рис. 16, справа). Он ( $\alpha=0,15\pm 0,06$ ) хорошо выражен ( $R^2=0,58$ ) и статистически значим ( $p=0,047$ ).

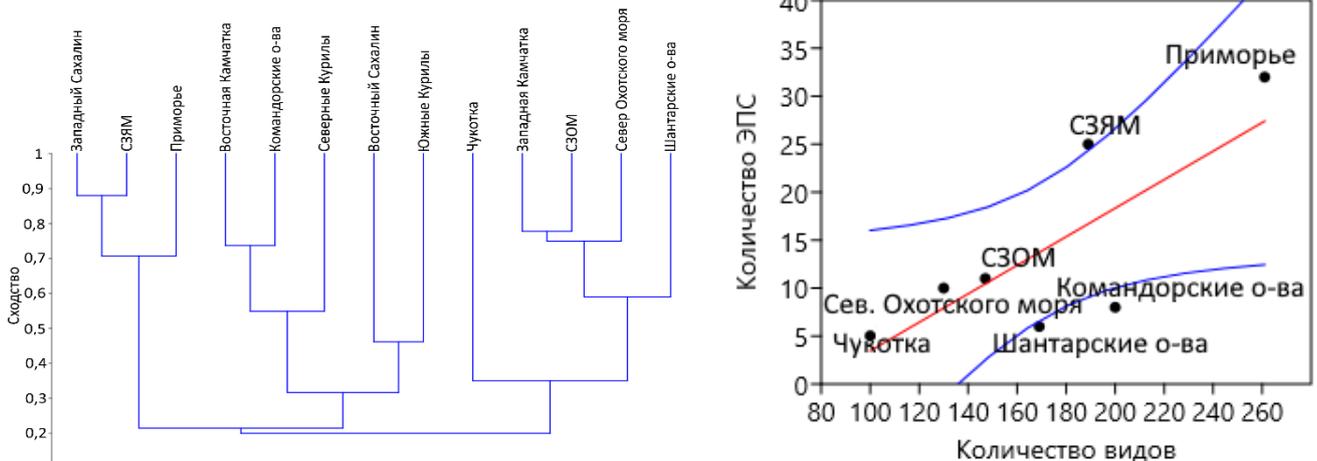


Рисунок 16 – Сходство списков элементарных петерсеновских сообществ (метод парных групп, коэффициент Брэя-Кёртиса) районов сублиторальной морской растительности районов Дальнего Востока России (слева), соотношение флористического и ценотического богатства районов с линией тренда и 95 % доверительными границами (справа)

Существование такой зависимости статистически и экологически оправдано: чем богаче флора района, тем больше видов добьются успеха в борьбе за субстрат и сформируют элементарные петерсеновские сообщества. Помимо теоретического, график имеет практическое значение. В районах, показанных точками ниже линии регрессии (Шантарские и Командорские острова), количество сообществ значительно ниже среднего (даже за пределами 95 % доверительных границ). Это указывает на их недоизученность и позволяет планировать здесь ценологические исследования.

Итак, применение концепции адаптивной зоны дало возможность выделить элементарные петерсеновские сообщества сублиторальной растительности всех районов Дальнего Востока России, показав основные «горизонтальные» характеристики ее распределения. В частности, концепция позволила установить систематические группы, формирующие основу растительности, дать картину распределения сообществ по районам, охарактеризовать уровни ценотического богатства и сходства районов. Результаты анализа позволили выявить и охарактеризовать увеличение ценотического богатства с севера на юг и его связь с флористическим богатством. Полученные результаты позволили перейти к следующему этапу исследования: построить «вертикальную» иерархическую структуру растительности, т.е. выполнить ее синтаксономическую классификацию и составить ее продромус.

## ГЛАВА 8. ПРОДРОМУС СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

Дж. Симпсон (1948) и И.В. Волвенко (2018) подразумевают формирование адаптивных зон для таксонов и экологических групп любого ранга, что дает собственно экологическое основание для иерархической классификации растительности. В этом случае адаптивная зона высшего таксона будет показывать распространение сообществ соответствующего ему синтаксона. Например, синтаксоны класса растительности *Zosteretea* будут выделены в границах адаптивных зон представителей сем. *Zosteraceae*

(т.е. преимущественно, на рыхлых грунтах мелководий, в условиях умеренной или низкой гидродинамической нагрузки), синтаксоны кл. *Phaeophycetea* – в границах адаптивных зон бурых водорослей (соответственно, от мелководий до максимальных глубин формирования сублиторальной растительности, на твердых грунтах, в условиях сильной, либо умеренной гидродинамической нагрузки) и т.д. Описания их местообитаний в этом случае будут представлять собой характеристики экологических условий формирования соответствующих адаптивных зон. При такой логике выстраивания иерархической системы растительных сообществ доминантные виды синтаксонов будут их диагностическими видами.

Описываемые морские сообщества хорошо классифицируются, их синтаксономия близка к естественной классификации, а объем предлагаемых синтаксонов велик. Поскольку ассоциации рассматриваются как элементарные петерсеновские сообщества (Волвенко, 2018), то каждая из них выделена по главному доминанту группы слагающих ее фитоценозов. Высшие синтаксоны диагностируются, если в качестве главного доминанта фитоценоза обнаруживается любой из диагностических видов подчиненных синтаксонов. Множество диагностических видов высших синтаксонов отражает множество их ассоциаций, поименованных по каждому из этих видов. Применение принципа редукционизма (Миркин, Наумова, 2012) позволяет сделать продромус максимально компактным, а избыточные и неоднозначные классификационные построения исключаются. Такой подход на основе модели элементарного петерсеновского сообщества дает решение имеющейся проблемы идентификации синтаксонов (Разумовский, 2011), обеспечивая уверенное опознание сообществ в природе: даже провизорно выделенные синтаксоны имеют однозначный смысл и объем. Ниже в качестве примере приведен сокращенный фрагмент продромуса с частичным описанием синтаксономии класса *Phaeophycetea*.

**Код: РНА**

**Класс: *Phaeophycetea* nom. prov.**

**Характеристика:** Морские сообщества литоральных и сублиторальных макроводорослей класса *Phaeophyceae* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

**Диагностические виды:** все виды, формирующие элементарные петерсеновские сообщества бурых водорослей.

**Местообитания:** Литораль и сублитораль до глубины 25 м на твердых грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного, преимущественно в условиях сильной и умеренной гидродинамической нагрузки у открытых берегов и во внешних частях бухт и заливов, преимущественно в олигосапробных условиях.

**Распространение:** В регионе – Тихий океан и все моря Дальнего Востока России (Скарлато и др., 1967; Возжинская, Блинова, 1970; Перестенко, 1980, 1997; Толстикова, 1980; Петров, Поздеев, 1992; Клочкова, 1996; Галышева, 2004; Евсеева, 2007; Калита, Скрипцова, 2014; Дуленин, 2021, 2023, 2024a). Сообщества морских бурых макроводорослей распространены от арктических до субтропических вод по всему миру (Encyclopedia ..., 2023).

**Примечания:** Класс выделен по собственным и литературным данным (см. выше).

**Код: РНА-01**

**Порядок: *Phaeophycetalia mesoalgosae* nom. prov.**

**Характеристика:** Морские сообщества сублиторальных макроводорослей класса *Phaeophyceae* II яруса растительности умеренных вод приазиатской части Тихого

океана.

**Диагностические виды:** *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Ectocarpus siliculosus*, *Punctaria plantaginea*, *Scytosiphon lomentaria*.

**Местообитания:** Сублитораль на глубинах до 16 м, на твердых грунтах.

**Распространение:** Японское, Охотское, Берингово моря, Тихий океан (Скарлато и др., 1967; Возжинская, Блинова, 1970; Перестенко, 1980, 1997; Толстикова, 1980; Петров, Поздеев, 1992; Клочкова, 1996; Галышева, 2004; Евсева, 2007; Калита, Скрипцова, 2014).

**Примечания:** Порядок выделен по литературным данным (см. выше).

**Код:** РНА-01А

**Союз:** *Chordion* nom. prov.

**Характеристика:** Морские сообщества макроводорослей семейства *Chordaceae* Dumortier 1822 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

**Диагностические виды:** *Chorda asiatica*

**Местообитания:** Японское море: залив Петра Великого (Перестенко, 1980) и Татарский пролив (Клочкова, 1996), Берингово море (Толстикова, 1980). Учитывая распространение союза на крайнем севере и крайнем юге российского Дальнего Востока, вероятно его распространение также у Курильских островов.

**Распространение:** соответствует таковой у порядка.

**Примечания:** Союз выделен по литературным данным (см. выше).

**Код:** РНА-01А01

**Ассоциация:** *Chordetum asiaticae* nom. prov.

**Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Chorda asiatica* дальневосточных морей России.

**Местообитания:** Сублитораль, на твердых грунтах, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

**Распространение:** Японское, Охотское и Берингово моря.

**Примечания:** Ассоциация выделена по литературным данным (Перестенко, 1980; Толстикова, 1980; Клочкова, 1996; Клочкова и др., 2009а).

Предложенный продромус содержит характеристики 5 классов, 9 порядков, 31 союза и 67 ассоциаций (табл. 9). Географическое распределение ассоциаций в пределах выделенных районов показано на рисунке 17.

Таблица 9 – Количество синтаксонов растительности сублиторали дальневосточных морей России

Синтаксонов	Ulvophyceae	Phaeophyceae	Rhodophyta	Zosteraceae	Всего
Классов	1	1	1	2	5
Порядков	1	3	3	2	9
Союзов	1	17	11	2	31
Ассоциаций	3	34	26	4	67
Всего синтаксонов	6	55	41	10	112

Сообщества зеленых водорослей в сублиторали региона наиболее бедны: в составе первого выделенного класса *Ulvophycetea* только 3 ассоциации. Второй класс – *Phaeophycetea* самый богатый и включает 3 порядка, 18 союзов и 35 ассоциаций. В южном модельном районе сообществами бурых водорослей занято 43 % площади дна, а в северном – 73 %. Третий класс – *Rhodophytea*, насчитывает 26 ассоциаций.



Рисунок 17 – Географическое распределение выделенных ассоциаций сублиторальной морской растительности в районах Дальнего Востока России. Цифрами обозначены районы: 1 – северо-запад Охотского моря, 2 – се-вер Охотского моря, 3 – Шантарские острова, 4 – западная Камчатка, 5 – восточная Камчатка, 6 – Командорские острова, 7 – Чуколка, 8 – южные Курильские острова, 9 – северные Курильские острова, 10 – восточный Сахалин, 11 – западный Сахалин, 12 – северо-запад Японского моря, 13 – Приморье

Четвертый класс – *Zosteretea*, представляет собой растительность морских трав мягких грунтов и включает 3 ассоциации. Все его синтаксоны сформированы представителями рода *Zostera*. Пятый класс – *Phyllospadetea* – растительность морских трав жестких грунтов. В морях российского Дальнего Востока в классе представлена единственная ассоциация *Phyllospadicetum iwatensis* den Hartog, 1977 in den Hartog, 2016 из южных районов Дальнего Востока.

Величины соотношений между количеством сообществ могут меняться в широтном направлении. По аналогии с термотропностью флор (Клочкова, 1998), они поэтому могут показывать термотропность растительности. Для этого применимы по крайней мере три коэффициента: соотношение числа ассоциаций красных и бурых водорослей (R/P) (Фельдман, 1937, по Клочковой, 1996), количество ассоциаций с доминированием водорослей сем. *Sargassaceae* (S) и количество ассоциаций с доминированием морских трав сем. *Zosteraceae* (Z). Последние два коэффициента можно суммировать в общий коэффициент S+Z (табл. 10).

Таблица 10 – Термотропные характеристики сублиторальной растительности дальневосточных морей России. R/P – отношение числа ассоциаций красных и бурых водорослей, S – количество ассоциаций саргассовых водорослей, Z – количество ассоциаций морских трав, S+Z – суммарное количество ассоциаций саргассовых водорослей и морских трав

Море	R/P	S	Z	S+Z	Словесная характеристика
Берингово	0,38	-	1	1	Холодноводная
Охотское	0,43	1	1	2	Холодноводная
Японское	0,53	3	4	7	Умеренно-тепловодная
Дальневосточные моря, среднее	0,45	1,33	2	2,33	Умеренно-холодноводная

В целом для региона R/P=0,84, что характеризует его растительность как умеренно холодноводную. Впрочем, тесты Манна-Уитни (p=0,83) и Колмогорова-Смирнова (p=0,99), примененные для сравнения количеств синтаксонов красных и бурых водорослей (табл. 10), показывают, что небольшое превышение количеств синтаксонов бурых водорослей с большой вероятностью случайно и отражает худшую изученность сообществ растительности нижних ярусов, сложенных преимущественно красными водорослями. В целом, набор проверяемых коэффициентов позволяет количественно охарактеризовать растительность дальневосточных морей.

Предложенная в работе синтаксономия экологически оправдана. Пример южного модельного района (рис. 18) иллюстрирует, как внутри сложной адаптивной зоны его растительности адаптивные зоны класса *Phaeopucetea* формируются сообществами представителей порядков растительности *Laminaretalia* и *Sargassetalia*. Внутри адаптивной зоны *Laminaretalia* формируется зона союза *Saccharinion*, внутри которой образуются зоны отдельных видов, сменяющих друг друга по градиенту широты (*Saccharinetum japonicae* – *S. cichorioidae*).

Полученные результаты показывают, что сформулированная в Главе 2 основная гипотеза работы верна: сообщества разных рангов представляют собой систему сужающихся и расходящихся в неоднородных условиях адаптивных зон.

Итак, применение концепции адаптивной зоны к классификации сублиторальной растительности позволяет:

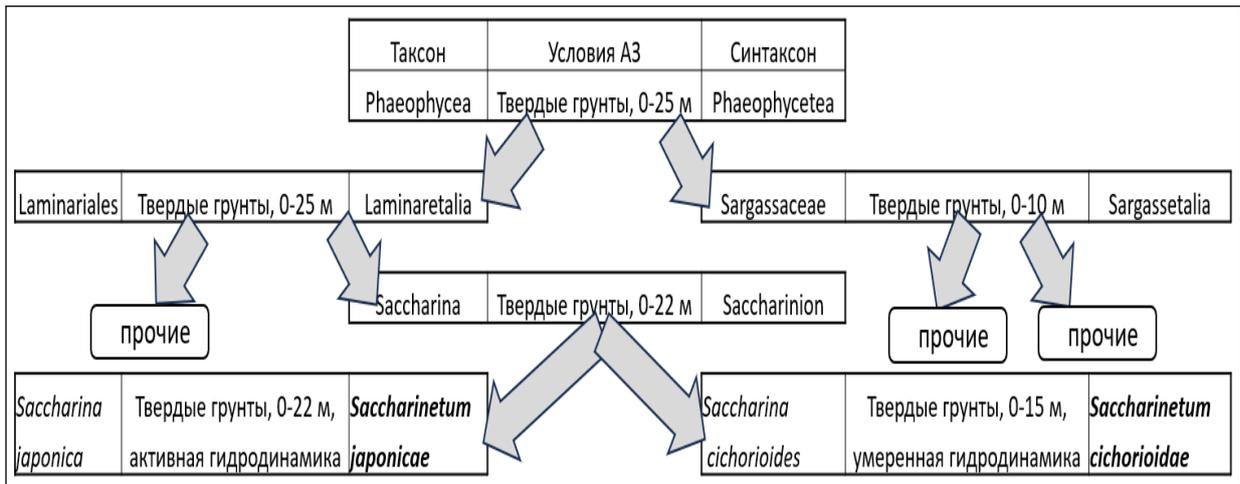


Рисунок 18 – Расхождение и сужение адаптивных зон растительности в разных экологических условиях, соответствие между таксонами и синтаксонами

- 1) Выделить из разнообразных описаний растительности, выполненных разными авторами, виды, формирующие элементарные петерсеновские сообщества, приведя эти описания к «общему знаменателю»;
- 2) Получить сравнимые, воспроизводимые и опознаваемые характеристики донной растительности разных районов, независимо от того, были они выполнены по литературным данным либо по гидрботаническим описаниям;
- 3) На основании сделанных описаний составить продромус сублиторальной морской растительности не только модельных районов, но и всех морей Дальнего Востока России.

Концепция адаптивной зоны позволяет однозначно выделять и классифицировать сообщества даже при минимуме данных. Составленный продромус является рабочим инструментом, который позволяет безошибочно относить наблюдаемые сообщества к выделенным синтаксонам на основании опознания видов, определяющих их физиономический облик. Выработанная методика классификации морской сублиторальной растительности пригодна не только для Дальнего Востока России, но и для всех морских акваторий умеренных и высоких широт при условии выраженного доминирования в них отдельных видов, таксономических или экологических групп растительности, т.е. при условии выявления их адаптивных зон.

## ГЛАВА 9. НЕКОТОРЫЕ ПРАКТИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ ПРИМЕНЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ АДАПТИВНОЙ ЗОНЫ

Концепция адаптивной зоны позволяет решить задачу прямого пересчета характеристик сообществ в величину промыслового запаса, что соответствует общим целям фитоценологических исследований по рациональному управлению растительными ресурсами (Шенников, 1964; Быков, 1978). Площадь, занятая ассоциацией вида, равна площади его промысловых поселений, а биомасса главного доминанта равна его запасу. Величины промысловых запасов макрофитов модельных районов (табл. 11), оцененных общепринятыми методами (Ресурсы ..., 2020) и с использованием концепции адаптивной зоны близки и не имеют статистически значимых различий (тест Колмогорова-Смирнова,  $p=1$  для южного и  $p=0,99$  и северного модельных районов).

Единственный вид, который осваивается промыслом в модельных районах –

*Saccharina japonica* (300-500 т ежегодно). Перспективным промысловым объектом у охотоморских берегов Хабаровского края могла бы стать *Pseudolessonia laminarioides* в ассоциации *Pseudolessonietum laminarioidae* (Дуленин, 2015). Однако этот вид включен в Красную книгу Российской Федерации (Красная книга..., 2008). Тем не менее, его фитомасса в своей ассоциации составляет  $16 \pm 2,8(9-34)$  тыс. т при удельных биомассах  $3,4 \pm 0,2(2,7-4,4)$  кг/м<sup>2</sup>. Он не соответствует критериям включения в Красную книгу. Целесообразен вывод псевдолессонии ламинариевидной из краснокнижных списков.

Таблица 11 – Сравнение объема ресурсов модельных районов, оцененных разными методами

Вид	Пром. запас, тыс. т	Пром. запас АЗ, тыс. т
Северо-запад Японского моря		
<i>Saccharina japonica</i>	81	94
<i>S. cichorioides</i>	6	13
<i>Sargassum spp.</i>	76	74
<i>Stephanocystis crassipes</i>	15	16
<i>Zostera asiatica</i>	50	53
<i>Z. marina</i>	32	23
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	43	42
Всего:	303	315
Северо-запад Охотского моря		
<i>Saccharina latissima</i>	68	40
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	17	14
<i>Alaria esculenta</i>	58	66
<i>Stephanocystis crassipes</i>	48	64
Всего:	191	184

Концепция адаптивной зоны применима для характеристики межгодовой динамики ресурсов макрофитов. В северном модельном районе суммарные площади адаптивных зон и суммарные биомассы их главных доминантов имеют разный размах межгодовых колебаний (табл. 12). Суммарная площадь фитоценозов ассоциаций колеблется в 2,2-6,4 раза, а их суммарная биомасса – в 1,9-6,8 раз. При этом удельные биомассы более стабильны: они изменяются лишь в 1,4-1,6 раза. Коэффициенты вариации удельных биомасс в 3 раза ниже коэффициентов вариации площади и суммарной биомассы и статистически значимо от них отличаются ( $p=0,01$  и  $p=0,002$ , соответственно). Следовательно, площадь и суммарная биомасса оказываются элементами лабильности сообществ северного модельного района, а удельная биомасса – элементом их стабильности. Результаты анализа главных компонент показывают, что лабильность адаптивных зон района на

98,3 % определяется изменением их площадей, на 1,4 % – удельными биомассами, и лишь на 0,3 % – их общей биомассы, как результирующего показателя.

Таблица 12 – Сравнение вариабельности (максимальный размах колебаний, кратность / коэффициент вариации, %) количественных характеристик адаптивных зон макрофитов в северо-западной части Охотского моря, 2008-2020 гг.

Адаптивная зона	Суммарная площадь фитоценозов	Удельная биомасса главного доминанта	Суммарная биомасса (запас) главного доминанта
<i>Alarietum esculentae</i>	2,2 / 25	1,5 / 14	3,3 / 35
<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i>	6,4 / 64	1,6 / 16	6,8 / 62
Rhodophyta	3,0 / 28	1,6 / 16	1,9 / 34
<i>Saccharinetum latissimae</i>	2,9 / 26	1,4 / 11	3,2 / 31
<i>Stephanocystetum crassipae</i>	2,2 / 29	1,4 / 10	3,1 / 34
Среднее	$3,3 \pm 0,6 / 34 \pm 7$	$1,5 \pm 0,03 / 13 \pm 1$	$3,7 \pm 0,7 / 39 \pm 6$

Таким образом установлено, что изменение условий формирования сообществ и конкуренция за субстрат приводят к изменению площадей адаптивных зон вследствие их расширения или сжатия при относительном постоянстве внутренних показателей обилия.

Таблица 13 – Параметры линейной регрессии для межгодовой динамики объема общей фитомассы главных доминантов в границах своих ассоциаций. Полужирным курсивом выделены статистически значимые параметры (при уровне статистической значимости 0,1)

Объект	$a \pm SE$	$R^2$	$p$
<i>Alaria esculenta</i>	<b>4,5±1,3</b>	<b>0,53</b>	<b>0,07</b>
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	<b>-1,5±0,6</b>	<b>0,41</b>	<b>0,03</b>
Rhodophyta	0,5±0,7	0,05	0,5
<i>Saccharina latissima</i>	-2,2±1,6	0,15	0,2
<i>Stephanocystis crassipes</i>	1,2±1,7	0,05	0,49
Сумм. биомасса главного доминанта в ассоциациях	2,6±1,7	0,19	0,16

площади поселений и объема ресурсов макрофитов. Это придает ресурсным исследованиям естественный экологический смысл.

Наращиванию объемов добычи макрофитов препятствует отсутствие дешевых и высокопроизводительных орудий, обеспечивающих селективный промысел. На Дальнем Востоке России перспективно использование салазочных гребенок (Дуленин, 2017б). Использование гребенок запрещено (Правила ..., 2023). Однако в 2000-х годах опыт работы одного из предприятий показал, что салазочная гребенка в сочетании с эхолокацией обеспечивает селективное изъятие главного доминанта – сахарины японской в пределах ее фитоценоза и стабильное восстановление его количественных показателей на следующий год. Целесообразно включение гребенок с описанными в работе характеристиками в список разрешенных орудий промысла.

В северных районах Охотского моря имеются возможности развития промысла водорослей с отложенной на них икрой сельди, востребованных на внешнем и российском рынке. Однако в соответствии с правилами рыболовства (Правила ..., 2023), запрещается добыча «водорослей и морских трав, на которые отложена икра сельди – повсеместно». Запрет был введен в годы депрессивного состояния охотской сельди (Тюрнин, 1980) для обеспечения ее воспроизводства. В настоящее же время запасы сельди находятся на исторически максимальном уровне (Дуленин, Диденко, 2021; Панфилов, Смирнов, 2021). Объемы добычи обикренных водорослей могли бы составить сотни тонн. Для этого необходимо исключение запрета на добычу обикренных водорослей из Правил рыболовства.

Основным фактором, сдерживающим развитие промысла дикорастущих макрофитов, является их искусственное выращивание. По состоянию на 2022 г. общий объем аквакультуры водорослей в мире составил около 35 млн т, из них в материковом Китае – около 21 млн т (Состояние ..., 2022). Между тем, в XIX веке и вплоть до 30-х годов XX века, добываемую на Дальнем Востоке морская капуста вывозили в Китай (Зинова, 1940; Жариков, 2001). В настоящее время хорошо известен высокий спрос

Рассмотрена динамика суммарной фитомассы промысловых ресурсов (табл. 13). Лишь в двух ассоциациях их главные доминанты показывают статистически значимые градиенты – фитомасса алярии съедобной растет, а псевдолессонии ламинариевидной – падает. Для практики это означает, что из-за лабильности площади и фитомассы адаптивных зон, при организации добычи будет необходима оперативная разведка промысловых поселений. Итак, практический смысл описания сообществ донной морской растительности на основании концепции адаптивной зоны состоит в том, что эти описания могут быть напрямую использованы для оценки

китайских потребителей на пищевые продукты из натуральных, «диких» водных биологических ресурсов. В связи с этим, налаживание экспорта водорослевой продукции в КНР представляется одним из наиболее перспективных путей стимулирования добычи макрофитов на Дальнем Востоке России.

Вычисление общей величины удельного промыслового запаса сложных адаптивных зон модельных районов и типизация побережий позволяет выполнить оценку промысловых ресурсов всего Дальнего Востока (Дуленин, 2024г). Для южного модельного района удельный промысловый запас равен 0,5 млн т на 1000 км побережья при протяженности южных районов 3,9 тыс. км, а для северного – 0,2 млн т на 1000 км при протяженности северных районов 8 тыс. км. Общий объем ресурсов макрофитов морей Дальнего Востока оценен в 3,6 млн т (с *Eualaria fistulosa*, не включенной в расчет по удельному промысловому запасу – 15,6 млн т), что несколько выше прежних оценок (Ресурсы ..., 2020) и много выше оценок по данным, полученных в текущем столетии (Евсеева и др., 2024). Суммарная оценка возможного вылова – 360 тыс. т (с *Eualaria fistulosa* – 1,56 млн т) стоимостью 7,2 млрд руб. (с *Eualaria fistulosa* – 31,2 млрд руб.).

В итоге все полученные в работе результаты позволяют дать комплексные экосистемные характеристики сложных адаптивных зон модельных районов, которые представляют значительную практическую и теоретическую ценность. По отдельности общие параметры сложных адаптивных зон показаны и обсуждены в Главах 5-9. Они обобщены в таблице 14. Большое богатство и разнородность сложной адаптивной зоны южного модельного района по сравнению с северным закономерно и очевидно имеет характер общего правила с некоторыми исключениями: растительность в низкобореальных районах богаче и разнороднее, чем в высокобореальных. Полученные количественные характеристики адаптивных зон применимы для решения прикладных экологических задач, природоохранных мероприятий, организации рациональной эксплуатации макрофитов и планирования гидробиологических исследований.

В северном модельном районе участки растительности служат естественными нерестилищами тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, 1847 (Тюрнин, 1967; Пономарев, 2012), образуя с нею консортивную связь. После нереста сельди 77 % биомассы водорослевого пояса приходится на отложенную икру. Таким образом, внутри пояса макрофитов формируется сезонная адаптивная зона второго порядка, которая является важнейшим элементом структуры общей адаптивной зоны пояса растительности. Количественные и пространственные закономерности распределения обикрения повторяют общие закономерности распределения пояса макрофитов района (Дуленин, Диденко, 2021). Характеристики этой связи использованы для рационализации учетных работ на нерестилищах сельди (Дуленин и др., 2023) и подробно описаны в Приложении 2.

Итак, применение концепции адаптивной зоны к изучению растительного покрова сублиторали модельных районов и морей Дальнего Востока России дало ряд важных практических и теоретических результатов, последовательно вытекающих один из другого:

А) На основе принципов использованной концепции разработан и апробирован комплекс методик, позволяющих однозначно и независимо от мнения исследователя опознавать и описывать сублиторальные растительные сообщества непосредственно во время гидробиологических исследований. Благодаря применению современных аппаратных и программных средств объективного контроля (телеуправляемых необитаемых подводных и беспилотных летательных аппаратов, геоинформационных систем) они обеспечивают максимальную степень проверяемости, воспроизводимости и

документирования результатов.

Таблица 14 – Общие экосистемные параметры сложных адаптивных зон поясов сублиторальной растительности модельных районов

Параметр	Южный район	Северный район
Глубина распространения, м, $M \pm SE$ (min-max)	14,5±0,5(6-22)	5,4±0,2(2-11)
Суммарная ширина, м, $M \pm SE$ (min-max)	495±50(25-3000)	270±24(50-1000)
Количество ценотических поясов >1, %	65	36
Количество ценотических поясов, $M \pm SE$ (min-max)	1,9±0,07(1-4)	1,5±0,07(1-5)
Ширина одного ценотического пояса, м, $M \pm SE$ (min-max)	287±32(25-2500)	208±20(50-1000)
Площадь, км <sup>2</sup>	217	76
Наличие внутренних ценотических границ	Есть, на 50° с.ш.	Нет
Общий широтный градиент по удельной биомассе, $\alpha$ , $R^2$ , $p$	0,09±0,03, 0,02, <0,01, выраженный	0,07±0,04, <0,01, 0,09, отсутствует
Общий глубинный градиент по удельной биомассе, $\alpha$ , $R^2$ , $p$	0,17±0,01, 0,35, <0,01, выраженный	-0,07±0,03, 0,01, 0,01, слабый
Количество ассоциаций (включая лит. данные)	26	11
Количество охарактеризованных ассоциаций	17	5
Количество ассоциаций краснокнижных видов	0	1
Проективное покрытие главного доминанта ассоциаций, $M \pm SE$ (min-max)	0,58 ± 0,05 (0,4-0,9)	0,41 ± 0,02 (0,35-0,49)
Богатство ценофлор ассоциаций, видов, $M \pm SE$ (min-max)	18,7±1,8 (7–31)	5,6±0,2 (5–6)
Частота встречаемости ассоциаций, %, $M \pm SE$ (min-max)	4±1 (1–15)	15±4 (3–29)
Общая доля покрытия дна ассоциациями, %	66	88
Средняя суммарная удельная биомасса всех видов, кг/м <sup>2</sup>	4,8±0,2	4,3±0,1
Суммарная биомасса, тыс. т	1248	280
Суммарная биомасса промыслового запаса, тыс. т	315	184

Б) На основе первичных гидрботанических описаний, полученных во время гидробиологических съемок, выполнены единообразные сравнимые описания сублиторальных растительных ассоциаций модельных районов: северо-западных побережий Японского и Охотского морей, снабженные максимально полными статистическими характеристиками их структуры, обилия и пространственного распределения. Они пригодны для решения как теоретических (выявление характеристик сообществ макрофитов), так и практических (оценка воздействия на окружающую среду, природоохранные мероприятия, рациональное использование ресурсов) задач.

В) Анализ полученных статистических данных выявил основные характеристики структуры сублиторальных ассоциаций растительности модельных районов. Установлено, что они представляют собой элементарные петерсеновские сообщества: наибольшую долю обилия (биомассы или проективного покрытия дна) в них формирует

главный доминант, для которого на участке формирования фитоценоза имеются условия адаптивной зоны, а присутствие остальных видов статистически случайно.

Г) Концепция адаптивной зоны объясняет возникновение доминирования в растительном сообществе: на каждом участке имеется единственный вид, который более других видов приспособлен к комплексу абиотических и биотических условий данного участка и потому захватывает наибольшую долю площади дна и формирует наибольшие биомассы.

Д) Установлено, что смена адаптивных зон обуславливает видимую картину вертикальных и горизонтальных фитоценологических границ, наличие количественных градиентов в структуре растительности, смену ее ценологически однородных поясов и локальных фитоценозов.

Е) Решена принципиальная проблема сравнения описаний растительности, выполненных на основании различных методических подходов. Для этого предложено при сопоставлении разнородных количественных или словесных характеристик растительности различных районов, выполненных разными авторами, выявлять в каждом описании единственный вид растительности, преобладающий по показателям обилия. Благодаря этому выработан единый язык сравнения разнообразных описаний, дающий возможность инвентаризации морской растительности любых районов с выраженным доминированием.

Ж) Составлены инвентаризационные таблицы со списками доминирующих видов сублиторальной растительности, для которых в морях Дальнего Востока России выявлены адаптивные зоны. Таблицы позволили проанализировать общие инфраценологические закономерности распределения растительности по районам, основным систематическим группам и ярусам.

З) Построена максимально простая и близкая к естественной система синтаксонов сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России, легко опознаваемых в полевых условиях. Она основана на том принципе, что адаптивные зоны формируются не только для видов, но и для высших таксонов либо экологических групп макрофитов. Предложенная система может быть дополнена при проведении дальнейших исследований.

И) Составлен продромус растительности дальневосточных морей России. Его можно использовать в качестве полевого инструмента для опознавания синтаксонов разного ранга и как основу для дальнейшей инвентаризации дальневосточной морской растительности. Его можно применить и в качестве основы для составления продромусов соседних регионов.

К) Концепция адаптивной зоны использована для оценки промысловых запасов макрофитов модельных районов. Ее использование придает понятный экологический и практический смысл процедурам оценки состояния ресурсов: поскольку в пределах адаптивной зоны вид количественно преобладает на участке, это означает формирование удобных для промыслового освоения поселений. Промысловая разведка представляет собой поиск и инвентаризацию адаптивных зон промысловых макрофитов.

Л) Пояс донной растительности, будучи «экосистемным инженером», сам создает условия экологических оптимумов и адаптивных зон второго порядка для организмов-консортов на различных стадиях их жизненного цикла (в северном модельном районе – для сельди), определяя общие закономерности их распределения.

Перечисленные пункты демонстрируют, что использование концепции адаптивной зоны для изучения донной морской растительности показало ее универсальную применимость: от совершенствования методик гидробиологических

исследований и оценки ресурсов до инвентаризации растительности по литературным данным. Для растительного покрова с выраженным доминированием она может выступать в качестве «теории всего», по аналогии с соответствующей космологической теорией (Хокинг, 2017).

Одинаково результативное применение концепции адаптивной зоны для описания растительности теплоумеренной северо-западной части Японского моря и холодноводной северо-западной части Охотского моря, как и для других дальневосточных морей России показывает, что выработанные подходы могут быть применены для изучения и инвентаризации донной растительности любых морей с выраженным доминированием донной растительности. Очевидны перспективы этих подходов и для изучения других групп эпилентоса.

## ВЫВОДЫ

1. Списки доминантов общей адаптивной зоны пояса сублиторальной растительности южного модельного района (северо-западного побережья Японского моря), выделенные семью способами, статистически неразличимы и включают от 19 до 25 видов (12–16 % видового состава макрофитов сублиторали). Это позволяет считать принципиально сравнимыми списки доминантов, полученные прежними исследователями по различным методикам в разных районах. На ценоотическом и ландшафтном уровнях целесообразно выделять доминанты по порогам удельных биомасс и проективных покрытий. На региональном уровне оптимально ранжирование индекса Броцкой-Зенкевича и его модификации для проективного покрытия.

2. Независимое визуальное определение проективного покрытия двумя экспертами-наблюдателями пригодно для выполнения количественных оценок обилия макрофитов в пределах адаптивных зон отдельных видов. Оно дает статистически согласованные и воспроизводимые результаты: коэффициент конкордации  $\tau$  оценок общего проективного покрытия составил 0,73, а проективного покрытия сахарины японской – 0,78, соответственно. Вероятность случайного совпадения показаний чрезвычайно мала ( $p < 0,0001$ ). Доли оценок с высокой степенью согласованности составили 81 % для общего проективного покрытия и 82 % для проективного покрытия сахарины японской. Показатели проективного покрытия промысловых видов *Saccharina japonica*, *S. cichorioides*, *Sargassum pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Zostera asiatica*, *Phyllospadix iwatensis* статистически значимо ( $p < 0,0001$ ) связаны с их удельными биомассами ( $R^2 = 0,59-0,81$ ) и могут быть использованы для получения данных о биомассах и оценки промысловых запасов этих видов. Использование независимых визуальных оценок обилия при выполнении ресурсных съемок в северо-западной части Японского моря сократило время их проведения на порядок (2-3 дня вместо 1 месяца), а их стоимость – на 3 порядка (20-30 тыс. руб. вместо 12 млн руб.).

3. Характеристики сложения растительности модельных районов определяются местными физико-географическими и геоморфологическими особенностями. Гидрометеорологические градиенты, географические препятствия и геоморфологические неоднородности обуславливают сочетание в северо-западной части Японского моря смену состава доминантов по широте и глубине и наличие статистически значимых широтных ( $M = 4,8 \pm 0,2$  кг/м<sup>2</sup>,  $\alpha = 0,09 \pm 0,03$ ,  $R^2 = 0,02$ ,  $p < 0,01$ ) и глубинных ( $\alpha = -0,17 \pm 0,01$ ,  $R^2 = 0,35$ ,  $p < 0,01$ ) градиентов обилия. Напротив, относительная однородность берегов северо-западной части Охотского моря обуславливает постоянство пространственной структуры и состава растительности, отсутствие

широтного ( $M=4,3\pm 0,1$  кг/м<sup>2</sup>,  $\alpha=0,07\pm 0,04$ ,  $R^2<0,01$ ,  $p=0,09$ ) и слабую выраженность глубинного ( $\alpha=-0,07\pm 0,03$ ,  $R^2=0,01$ ,  $p=0,01$ ) градиента. Комплексный широтный градиент влияет на структуру растительности только в масштабе всей бореальной зоны.

4. Пояс растительности южного модельного района по сравнению с северным сильнее развит: он достигает в 2,7 раза больших глубин ( $14,5\pm 0,5$  м против  $5,4\pm 0,2$  м) и в 1,8 раз шире ( $495\pm 50$  м против  $270\pm 24$  м). Кроме того, он более гетерогенен: имеет в 2 раза больше участков с количеством ценоотических зон более одной (88 % против 45 %) и в 2,4 раза большее ценоотическое богатство (26 и 11 элементарных петерсеновских сообществ, соответственно). Полученные характеристики могут быть использованы в качестве типичных при описании растительности соседних с модельными районами Японского и Охотского морей.

5. Большая часть сообществ опознается визуально по физиономическому облику, определяемому главным доминантом. Приоритетный критерий обилия – проективное покрытие, определяемое по равномерным шкалам, дополнительный критерий – удельная биомасса. Формализация процедур выделения сообществ позволяют получать их сравнительные количественные описания. Даны качественные, количественные и пространственные характеристики 18 сообществ в южном модельном районе и 6 – в северном.

6. Сообщества сублиторальной растительности умеренных и высоких широт формируются в адаптивных зонах их доминантов. Фитоценозы сублиторальной растительности умеренных и высоких широт представляют собой элементарные петерсеновские сообщества: средняя доля обилия главного доминанта модельных районов составляет 53-58 % в низкобореальных сообществах и возрастает до 74-75 % в высокобореальных, по мере ослабления конкуренции и снижения ценоотического богатства. Состав ценофлор ассоциаций одного района сходен на 82-100 %, различия статистически случайны. Обилие доминантов вне пределов их сообществ закономерно падает в среднем в 2,2-3,7 раза. «Верные» виды в сообществах модельных районов не выявлены. Для описания ценоотической структуры сублиторальной растительности умеренных и высоких широт оптимален доминантно-физиономический подход.

7. Произвольные разнородные описания растительности, выполненные разными авторами по различным методикам и в разных районах, сравнимы при условии наличия словесных или количественных указаний на единственный вид, преобладающий в описываемом сообществе, т.е. при возможности выявления элементарных петерсеновских сообществ.

8. Инвентаризация сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России показала, что элементарные петерсеновские сообщества в регионе описаны для 68 видов макрофитов. Ценоотическое богатство районов увеличивается с севера на юг: от 6 сообществ на Чукотке и у Шантарских островов до 32 в Приморье. Оно статистически значимо связано с видовым богатством районов ( $\alpha=0,15\pm 0,06$ ,  $R^2=0,58$ ,  $p=0,0047$ ). Общее соотношение количества сообществ красных и бурых водорослей (0,74) характеризует дальневосточную сублиторальную растительность как умеренно холодноводную и растет с 0,38 в Беринговом море до 0,53 в Японском.

9. Концепция адаптивной зоны позволяет выполнить иерархическую классификацию растительности провизорно, на основании любых данных о формировании элементарных петерсеновских сообществ видов, высших таксонов и экологических групп. Предложенный продромус сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России в настоящее время включает 5 классов, 9 порядков, 33 союза и 68 ассоциаций.

10. Изменения условий формирования сообществ и конкуренция за субстрат отражаются прежде всего на площади адаптивных зон, в то время как удельная биомасса их главных доминантов остается относительно стабильной: среднемноголетний коэффициент вариации площади пяти адаптивных зон у северо-западных побережий Охотского моря составил  $34 \pm 7$  %, а удельной биомассы –  $13 \pm 1$  %. Лабильность адаптивных зон на 98,3 % определяется изменением их площадей, на 1,4 % – изменением удельных биомасс их главных доминантов, и лишь на 0,3 % – изменением общей биомассы главного доминанта на площади адаптивной зоны. Эти результаты соответствуют данным по динамике распределения икры охотской сельди, отложенной на макрофиты.

11. Концепция адаптивной зоны создает экологическую основу для оценки ресурсов макрофитов. Промысловые ресурсы формируются элементарными петерсеновскими сообществами соответствующих видов, где образуются наибольшие их биомассы. Объем запасов потенциально-промысловых макрофитов в пределах своих адаптивных зон у северо-западных побережий Японского моря оценен в 315 тыс. т на площади 217 км<sup>2</sup>, а у северо-западных побережий Охотского моря определен в 184 тыс. т на площади 64 км<sup>2</sup>.

12. На основании данных о сходстве растительности и типизации районов, удельный промысловый запас в районах низкобореальной подзоны рассчитан на уровне 0,5 млн т / 1000 км, а внутри районов высокобореальной подзоны – 0,2 млн т / 1000 км, соответственно. Объем ресурсов макрофитов дальневосточных морей оценен в 3,6 млн, возможный вылов – в 360 тыс. т стоимостью 7,2 млрд руб. с возможностью многократного роста.

## **СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

### **Коллективная монография**

1. Дуленин А.А. Распределение и запасы макрофитов на западном побережье Татарского пролива в пределах Хабаровского края // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020а С. 44-63.

2. Дуленин А.А. Охотское море. // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020б. С. 63-82.

3. Дуленин А.А., Жильцова Л.В., Кузнецов М.Ю. Методы исследований промысловых ресурсов макрофитов. Бурые водоросли // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020в. С. 10-16.

4. Евсеева Н.В., Дуленин А.А., Жильцова Л.В., Мизюркин М.А., Крупнова Т.Н. Способы добычи морских макрофитов // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020. С. 10-16. С. 139-152.

### **Статьи в журналах, рекомендованных ВАК**

1. Гусарова И.С., Дуленин А.А. Водоросли и травы западной части Татарского пролива // Рыбное хозяйство. 2001. № 2. С. 25-26.

2. Гусарова И.С., Суховеева М.В., Дуленин А.А. Аннотированный список водорослей-макрофитов северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 2002.

Т. 131. С. 327-339.

3. Дуленин А.А. Состояние изученности макрофитобентоса у берегов материковой части Татарского пролива // Известия ТИНРО. 2007. Т. 148. С. 156-166.

4. Дуленин А.А. Ресурсы и распределение промысловых макрофитов западной части Татарского пролива (в пределах Хабаровского края) // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 17-29.

5. Дуленин А.А. Распределение сублиторальной растительности материкового побережья Охотского моря (в пределах Хабаровского края) // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 180. С. 107-127.

6. Дуленин А.А. Оценка промысловых ресурсов и возможностей эксплуатации водорослевого пояса у материкового побережья Охотского моря в пределах Хабаровского края // Вестн. КамчатГТУ. 2016а. № 37. С. 39-49.

7. Дуленин А.А. Некоторые методические проблемы водолазных гидробиологических учетных съемок и пути их разрешения // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 190. С. 231-244.

8. Дуленин А.А. Распределение видов-доминантов макрофитов по глубине в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. 2019. Т. 45, № 2. С. 97-107 (Dulenin A.A. The depth distribution of dominant species of macrophytes in the Northwestern Part of the Tatar Strait // Russian Journal of Marine Biology. 2019. Vol. 45, № 2. P. 96-105).

9. Дуленин А.А. Оптимальные способы выделения доминантов подводной растительности на примере северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 2020г. Т. 200, вып. 3. С. 767-788.

10. Дуленин А.А. Результаты параллельных независимых визуальных оценок проективного покрытия дна при проведении учетной водорослевой съемки // Изв. ТИНРО. 2020д. Т. 200, вып. 3. С. 747-766.

11. Дуленин А.А., Гусарова И.С. Широтные изменения состава и структуры растительности в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. 2016. Т. 42, № 4. С. 272-279 (Dulenin A.A. Gusarova I.S. Latitudinal Variations in the Composition and Structure of Vegetation in the Northwestern Tatar Strait // Russian Journal of Marine Biology. 2016. Vol. 42, No. 4. P. 299-307. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27575620>).

12. Дуленин А.А., Кудревский О.А. Использование легкого телеуправляемого необитаемого подводного аппарата для морских прибрежных гидробиологических исследований // Вестн. КамчатГТУ. 2019. Вып. 48. С. 6-18.

13. Дуленин А.А., Дуленина П.А., Коцюк Д.В., Свиридов В.В. Опыт и перспективы использования малых беспилотных летательных аппаратов в морских прибрежных биологических исследованиях // Труды ВНИРО. 2021. №3 (185). С. 134-151. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-185-134-151>

14. Дуленин А.А., Харитонов А.В., Свиридов В.В. Выбор оптимального способа оценки запаса сахарины японской в северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 2022. Т. 202, вып. 2. С. 450-465 (Dulenin A.A., Kharitonov A.V., Sviridov V.V. Selection of an Optimum Method for the Assessment of the *Saccharina japonica* Stock in the Northwestern Tatar Strait // Russian Journal of Marine Biology. 2022. Vol. 48, №. 7. P. 678-687. <https://doi.org/10.1134/S1063074022070045>)

15. Дуленин А.А. Характеристика сублиторальной растительности северо-западной части Охотского моря на основании концепции адаптивной зоны // Изв. ТИНРО. 2023. Т. 203, вып. 4. С. 822-851. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-822-851>. EDN: DYQMYG

16. Дуленин А.А. Характеристика сублиторальной растительности у северо-

западного побережья Японского моря на основании концепции адаптивной зоны. Изв. ТИНРО. 2024а. Т. 204, вып. 3. С. 509-547. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2024-204-509-547>. EDN: РТРВАС

17. Беляев В.А., Хованский И.Е., Дуленин А.А. Перспективные направления развития прибрежного рыболовства Хабаровского края // Рыбное хозяйство. 2008. № 1. С. 75-77.

18. Евсеева Н.В., Матюшкин В.Б., Березина М.О., Мельник Р.А., Левицкий А.Л., Власов Д.О., Саенко Е.М., Жильцова Л.В., Белый М.Н., Дуленин А.А., Прохорова Н.Ю., Сологуб Д.О., Ботнев Д.А. Состояние ресурсов и промысел водорослей и морских трав в морях России в 2000-2020 гг. // Тр. ВНИРО. 2024. Т. 195. С. 232-248. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2024-195-232-248>

### Прочие статьи

1. Дуленин А.А. Промысловые макрофиты западной части Татарского пролива (по результатам исследований 1999 г.) // Методические аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке. Хабаровск: Хабаровское книжное издательство, 2003. С. 174-185.

2. Дуленин А.А. О выделении ассоциаций морских донных макрофитов северо-западной части Татарского пролива // Вопросы современной альгологии. 2021. № 3 (27). С. 1-17.

3. Дуленин А.А., Сидяков Ю.В., Черниенко И.С. Сообщества макробентоса сублиторали северо-западной части Татарского пролива и Охотского моря (в границах Хабаровского края) // Материалы исследований ХфТИНРО. Хабаровск: 2010. Вып. 1. С. 115-137.

### Материалы и тезисы конференций

1. Дуленин А.А. Некоторые данные исследований макрофитобентоса Татарского пролива в 1999-2000 гг. // Всерос. конф. молодых ученых «Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век»: Тез. докл. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2001. С. 24-26.

2. Беляев В.А., Хованский И.Е., Дуленин А.А. Перспективные направления развития прибрежного рыболовства Хабаровского края // Первая Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». М.: ВНИРО, 2002а. С. 59-64.

3. Беляев В.А., Хованский И.Е., Дуленин А.А. Перспективные направления развития прибрежного рыболовства Хабаровского края // Первая Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки»: Тез. докл. М.: ВНИРО, 2002в. С. 10-11.

4. Дуленин А.А., Гусарова И.С. О сообществах морских растений сублиторали северо-западного побережья Татарского пролива // Вторая Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» Архангельск, 2005. С. 40-42.

5. Дуленин А.А., Гусарова И.С. Горизонты и этажи сублиторали северо-западной части Татарского пролива // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Мат-лы III Междунар. науч.-практич. конф. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2009. С. 19-22.

6. Дуленин А.А. Общая характеристика пояса макрофитов сублиторали западной части Татарского пролива (в пределах Хабаровского края) // Океанологические исследования: 4-я Конф. молодых ученых, 18-22 мая 2009 г., Владивосток, Россия: тез.

докл. / Российская акад. наук, Дальневосточное отд-ние, Тихоокеанский океанологический ин-т им. В. И. Ильичева; [пред. редкол.: В. А. Акуличев]. Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 2009. С. 57-58.

7. Дуленин А.А. Сообщества макробентоса залива Чихачева (Татарский пролив) // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки. Тез. докл. IV Междунар. науч.-практич. конф. (19–22 сентября 2011 года, Южно-Сахалинск, Россия). Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2011. С. 284.

8. Дуленин А.А. Промысловые ресурсы сахарины Гурьяновой северо-западной части Охотского моря и их прогнозирование // Чтения памяти академика К.В. Симакова. Мат-лы Всеросс. науч. конф. (Магадан, 26-28 ноября 2013 г.). Магадан, 2013. С. 134-136.

9. Дуленин А.А., Дуленина П.А., Рижийс Е.А. Результаты гидробиологического водолазного обследования залива Советская Гавань // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Мат-лы VI Всеросс. науч.-практич. конф. (24-26 марта 2015 г.) / Отв. за вып. Н.Г. Клочкова. Ч. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2015. С. 55-59.

10. Дуленин А.А. О применимости визуальных наблюдений для оценки обилия макрофитов на примере сахарины японской северо-западной части Татарского пролива // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Мат-лы VII Всеросс. науч.-практич. конф. с междунар. участием. Ч. 1. Петропавловск-Камчатский, 2016б. С. 80-84.

11. Дуленин А.А. О морской биоте Хабаровского края // Экологический форум региональных администраций стран Северо-Восточной Азии в Тоёма 23 мая 2016 г. Тоёма, Япония: 2016в. С. II-2-7. На японском языке.

12. Дуленин А.А. Комплексный подход к организации прибрежных рыбохозяйственных исследований в условиях сокращения их финансирования // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Мат-лы Всеросс. науч. конф., посвящ. 85-летию КамчатНИРО. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017б. С. 112-118.

13. Дуленин А.А. Положительный опыт использования салазочной водорослевой гребенки на промысле сахарины японской в северо-западной части Татарского пролива // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Мат-лы VIII Всеросс. науч.-практич. конф., посвящ. 75-летию рыбохозяйств. образования на Камчатке. Ч. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2017в. С. 72-76.

14. Дуленин А.А. О субъективных визуальных методах исследований донной биоты, их возможностях и ограничениях // Тр. VIII Международной науч.-практич. Конф. «Морские исследования и образование (MARESEDU-2019)». Том II (III): [сборник]. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2020д. С. 29-293.

15. Дуленин А.А. Границы и градиенты сублиторальной растительности у материковых побережий Японского и Охотского морей // Тр. XII Междунар. научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2023)» Том III (IV): [сборник]. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2024б. С. 356-361.

16. Дуленин А.А. Возможности визуального опознавания сообществ сублиторальной растительности в хозяйственных целях // Рыбохозяйственный комплекс России: 300 лет российской академической науке. Мат-лы II Междунар. науч.-практич. конф. М.: ВНИРО, 2024в. С. 125-130.

17. Дуленин А.А., Свиридов В.В., Харитонов А.В. Методические особенности фото и видеосъемки с помощью подводных роботов в прибрежных исследованиях у

морских побережий большой протяженности // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Мат-лы Всеросс. науч. конф., посвящ. 90-летию КамчатНИРО. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2022. С. 5-12.

18. **Dulenin A.A.**, Dulenina P.A. Influence of temperature changes on the bottom marine biota in the western part of Tatar Strait // PICES: Environmental changes in the North Pacific and impacts on biological resources and ecosystem services. Vladivostok, September 22 – October 1. 2017. P. 124.