

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»
Хабаровский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ХабаровскНИРО»)

На правах рукописи



**Дуленин
Александр Алексеевич**

**СИСТЕМАТИЗАЦИЯ СТРУКТУРЫ
СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ**

1.5.16. Гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
д.б.н. Алексеев Дмитрий Олегович

Москва – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ СУБЛИТОРАЛЬНОГО МОРСКОГО МАКРОФИТОБЕНТОСА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ.....	13
1.1 Краткая характеристика изученности макрофитобентоса сублиторали морей Дальнего Востока России.....	14
1.2 Изученность макрофитобентоса сублиторали СЗЯМ.....	25
1.3 Изученность макрофитобентоса сублиторали СЗОМ.....	30
1.4 Выбор подходов для описания сублиторальной растительности Дальнего Востока России.....	33
ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В МОРЯХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ.....	46
2.1 Общая характеристика условий обитания сублиторальной растительности.....	46
2.2 Особенности условий обитания растительности в СЗЯМ.....	54
2.3 Условия обитания растительности в СЗОМ.....	56
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	59
3.1 Объем материала.....	59
3.2 Методика водолазных съемок.....	62
3.3 Методика съемок с ТНПА.....	64
3.4 Методика съемок с БПЛА.....	66
3.5 Методы использования программного обеспечения.....	68
3.6 Методика оценки промысловых запасов макрофитов.....	71
3.7 Определение оптимальных способов выделения доминантов.....	73
3.8 Выделение ассоциаций и синтаксономическая классификация растительности.....	75
3.9 Анализ пространственного распределения растительности.....	80
ГЛАВА 4. СРАВНЕНИЕ СПИСКОВ ДОМИНАНТОВ ПОДВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ СЗЯМ.....	81
4.1 Количество доминирующих видов.....	84
4.2 Статистическое сравнение списков.....	88
4.3 Группы видов.....	91
4.4 Степень объективности оценок доминирования.....	92
4.5 Выбор оптимальных способов оценки доминирования.....	94
4.6 Применимость визуального определения ПП для количественных оценок обилия	

макрофитов.....	95
ГЛАВА 5. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....	105
5.1 Распределение растительности СЗЯМ.....	106
5.2 Распределение растительности СЗОМ.....	122
ГЛАВА 6. АССОЦИАЦИИ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОДЕЛЬНЫХ РАЙОНОВ.....	135
6.1 Ассоциации сублиторальной растительности СЗЯМ.....	135
6.2 Ассоциации сублиторальной растительности СЗОМ.....	165
6.3 Результаты анализа структуры растительности районов исследования.....	177
ГЛАВА 7. СРАВНЕНИЕ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЙОНОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ.....	188
ГЛАВА 8. ПРОДРОМУС СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ.....	204
8.1 Инвентаризация растительности.....	204
8.2 Общая синтаксономическая структура сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России.....	248
ГЛАВА 9. НЕКОТОРЫЕ ПРАКТИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ ПРИМЕНЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ АДАПТИВНОЙ ЗОНЫ.....	259
9.1 Оценка промысловых ресурсов макрофитов СЗЯМ.....	259
9.2 Оценка промысловых ресурсов макрофитов СЗОМ.....	264
9.3 Рационализация промысла макрофитов.....	273
9.4 Возможности оценки объема ресурсов макрофитов Дальнего Востока России.....	278
9.5 Общие экосистемные характеристики сложных АЗ.....	282
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	285
ВЫВОДЫ.....	288
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	291
ОБЪЯСНЕНИЕ ОСНОВНЫХ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ТЕРМИНОВ.....	292
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	295
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ.....	339
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИКРЫ ОХОТСКОЙ СЕЛЬДИ В ПРЕДЕЛАХ ПОЯСА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЗОМ.....	406

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Донные макрофиты – первичные продуценты прибрежных морских экосистем (Саут, Уиттик, 1990). Это общепринятое собирательное название объединяет макроскопические многоклеточные фотосинтезирующие организмы, по большей части прикрепленные к естественным субстратам. В настоящее время эти организмы относят к двум органическим царствам: Chromista (хромисты), включающему отдел Heterocontophyta и класс Phaeophyceae, т.е. бурых водорослей и Plantae (растения), включающему отделы Chlorophyta (зеленых водорослей), Rhodophyta (красных водорослей) и Tracheophyta (сосудистых растений). Представители указанных таксонов формируют живой покров на поверхности и над поверхностью дна, который тянется вдоль большей части береговой линии преимущественно в умеренных и высоких широтах (Krumhansl et al., 2016; Wernberg et al., 2019). Несмотря на то, что бурые водоросли, образующие значительную часть живого покрова морских мелководий, формируемого донными фотосинтетиками, в настоящее время не относят к растениям, совокупность его организмов традиционно называют растительностью. В региональном масштабе сублиторальная растительность вдоль морских берегов образует специфический пояс протяженностью в сотни и даже тысячи километров, расположенный на глубинах от 0 до 20-50 м. Ширина сублиторального пояса растительности – от нескольких метров до километров, удельные биомассы – от десятков граммов до десятков килограммов на квадратном метре (Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014). Внутри пояс растительности часто разделяется на отдельные ценоотические пояса, сложенные представителями некоторых систематических групп.

Практическая значимость исследования донной морской растительности и ее сообществ обусловлена прежде всего тем, что поселения макрофитов образуют значительные промышленные ресурсы, которые только на Дальнем Востоке России составляют не менее нескольких миллионов тонн (Гусарова и др., 1993; Ресурсы..., 2020). Мировая добыча дикорастущих водорослей превышает миллион тонн (Ferdous et al., 2018; McMonagail, 2018). Помимо пищевой индустрии, морские макрофиты используются в качестве удобрений, кормов, технического сырья, основы для производства фармацевтических и парафармацевтических препаратов (Ресурсы..., 2020; Charman, Charman, 1980). Кроме того, морские макрофиты и их сообщества являются детерминантами многочисленных консорциев (Кафанов, Лысенко, 1988; Колпаков, 2018; Arkema, Samhourgi, 2019), в том числе с организмами, имеющими промышленное значение (Тюрнин, 1967; Суховеева, 1976; Приморский гребешок, 1986; Левин, 2000; Messieh et al., 1985; Frost, Diele, 2022). Вследствие этого изучение донной растительности и ее консорциивных связей оказывается непременным условием рациональной эксплуатации объектов морского промысла. Прикладные аспекты исследований пояса морских макрофитов важны для устойчивого управления их

ресурсами, ресурсами консортивных организмов, и в конечном итоге – для обеспечения экологической и продовольственной безопасности России.

Донная растительность представляет собой наиболее легкую для изучения часть морской биоты. Будучи расположенными на мелководьях, макрофиты нередко доступны для непосредственного наблюдения исследователями (Кардакова, 1957; Кулепанов, Жильцова, 2004), для изучения при помощи легководолазной техники (Суховеева, 1969а; Гусарова, 1975а), средств подводного видеонаблюдения (Дуленин, Кудревский, 2019; Sameoto et al., 2008; Sheehan et al., 2014), пилотируемой (Блинова, Гусарова, 1971; Фархутдинов, 2007) и беспилотной аэрофото-съемки (Дуленин и др., 2021; Ventura et al., 2018). Однако несмотря на богатство арсенала исследовательских инструментов и методов, в изученности пояса макрофитов имеются значительные пробелы. Наилучшим образом исследованы состав и географическое распространение видов (Калугина-Гутник, 1975; Клочкова, 1998; Перестенко, 1994; Guiry, Guiry, 2024).

Степень разработанности темы. Количественные, качественные и пространственные характеристики растительного покрова дна относительно хорошо изучены только в некоторых районах: у берегов Японии (Taniguti, 1969; Sakai, 1977; Yamada, 1980), в Белом (Возжинская, 1986; Михайлова, 2019) и Черном море (Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998; Афанасьев, 2013).

Регионом со слабо изученной сублиторальной растительностью остается Дальний Восток России. Сообщества донной растительности описывали на Курилах (Гусарова, 1975а; Евсеева, 2007), у берегов Сахалина (Голиков и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992), на локальных участках побережья в российской части Японского моря (Скарлато и др., 1967; Калита, Скрипцова, 2014). Ряд работ имеют описательный характер и почти не содержат количественных характеристик растительности (Блинова, 1971; Перестенко, 1980, 1997).

Общие закономерности распределения растительности на региональном уровне, вдоль побережий большой протяженности изучали в Черном (Калугина-Гутник, 1975), Белом (Возжинская, 1986) и Средиземном (Sales, 2010) морях, у берегов Калифорнии (Foster et al., 2013), Норвегии (Gundersen et al., 2021), Чили (Cuba et al., 2022) и т.д. Тем не менее исследования донной растительности целых регионов довольно редки. На Дальнем Востоке России статистические закономерности распределения растительности на региональном уровне изучены только для двух районов – у северо-западного побережья Японского моря (СЗЯМ) и северо-западного побережья Охотского моря (СЗОМ) (Дуленин, Гусарова, 2016; Ресурсы ..., 2020). Общие количественные закономерности распределения растительного покрова районов вдоль большей части морских побережий еще требуют выяснения.

Работы, обобщающие данные о морской растительности Дальнего Востока (Шунтов, 2001) и значительных его частей (Гусарова и др., 1993), не содержат сведений о ее ценоtiche-

ской структуре. Имеющиеся сводки, в которых перечисляются сведения о донной морской растительности Дальнего Востока (Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ресурсы ..., 2020), носят компилятивный характер. 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, 2012; Дуленин, 2023). Это не удивительно, поскольку существуют различающиеся до диаметральной противоположности воззрения на природу растительного покрова и методики описания и анализа растительных сообществ (Гиляров, 2005; Жирков, 2010, 2017; Разумовский, 2011; Миркин, Наумова, 2012). Поэтому необходимо найти методологический подход для сопоставления разнородных сведений о морской растительности. Естественно, что при таком положении дел общая синтаксономическая классификация сублиторальной растительности дальневосточных морей России до сих пор не разработана.

Развитие науки о растительности традиционно было связано с решением практических задач. Например, по А.П. Шенникову (1964) «Цель геоботаники – познание ... закономерностей ... группирования растений, ... путей к управлению ими ... и рациональному использованию». По Б.А. Быкову (1978) «Геоботаника – это наука о растительных сообществах ..., их рациональном использовании ...» и т.д. В обобщениях, посвященных морской растительности, характеристики отдельных сообществ содержат данные, используемые для оценки промысловых ресурсов макрофитов (Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986). Это касается и работ по морской растительности Дальнего Востока России (Петров, Поздеев, 1992; Селиванова, 2004; Огородников, 2007 и т.д.). Однако как правило, работы, посвященные пространственной или ценотической структуре морской растительности, не имеют практической направленности: с их помощью нельзя оценить ресурсы растительности или получить иные прикладные экологические характеристики. Эта проблема заставила уделить особое внимание практическим вопросам изучения морской донной растительности, прежде всего в связи с необходимостью обеспечения продовольственной безопасности России и устойчивого управления растительными ресурсами.

Объектом настоящего исследования стала сублиторальная растительность морей Дальнего Востока России, который при изучении распределения растительности выделяют в отдельный регион (Brummit, 2001).

Для исследования статистических закономерностей распределения растительности на инфраценотическом уровне и количественного описания ассоциаций растительности были вы-

браны модельные районы. Северные районы дальневосточных морей России географически относятся к высокобореальной подзоне, а южные – к низкобореальной подзоне бореальной зоны (Перестенко, 1994). В регионе преобладают выровненные берега, протяженные в широтном направлении (Каплин и др., 1991). В качестве модельных были выделены два района: низкобореальный у северо-западного побережья Японского моря, протяженный на 600 км с юга на север и высокобореальный у северо-западного побережья Охотского моря, простирающийся на 1000 км с юго-запада на северо-восток. Сведения о структуре растительности, полученные в этих районах, с некоторыми ограничениями и оговорками могут быть экстраполированы на аналогичные районы Дальнего Востока.

В связи с этим, автором была поставлена **цель** настоящей работы:

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 инфрацелотическом 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 16 экспедициях, проведенных в СЗЯМ, в 7 съемках СЗОМ и выполнил не менее 600 водолазных погружений. Им самостоятельно выполнены статистическая обработка, анализ и интерпретация полученных данных, описаны результаты исследований и сделаны следующие из них теоретические и практические выводы.

Методология и методы. Исследование построено на следующих методологических основаниях. Различные участки растительного покрова могут включать в себя континуальные и дискретные элементы, плавные градиенты и резкие границы (Миркин, Наумова, 2012). Возможности выявления объективно существующих границ в структуре растительного покрова зависят от применяемых методов сбора и обработки данных (Разумовский, 2011). Возникновение биотических границ обусловлено как изменениями среды обитания, так и внутробиотическими отношениями элементов живого покрова (Жирков, 2010, 2017). Растительность имеет в своей структуре как относительно стабильные так и динамические элементы, (Пузаченко, 2004). Градиентные изменения характеристик растительности позволяют использовать для ее анализа процедуры регрессионного анализа. Наличие дискретных границ внутри растительного покрова позволяет применять для сравнения его участков парные статистические критерии. Для условного разделения участков растительности и выявления относительного уровня сходства между ними удобно применение методов кластерного анализа. Преобладание дискретных или континуальных элементов внутри растительного покрова зависит от масштаба рассматриваемых участков (Кафанов, 2005, 2006). Существует относительно 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 (АЗ), 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) могут быть использованы различные подходы к выделению доминантов. Способы выделения доминантного состава 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 могут быть описаны как растительные сообщества. Для описания сообществ могут быть применены 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 верифицируемость и фальсифицируемость (Porper, 2002) получаемых описаний и моделей. Субъективные количественные оценки обилия целесообразно выполнять при помощи равномерных шкал обилия и изучать методами оценки согласованности экспертных данных. Инструментальные данные изучаются при помощи стандартных статистических критериев, параметрических – при анализе выборок с нормальным распределением, и непараметрических – при анализе выборок с произвольным характером распределения. Верифицируемость собираемых данных обеспечивается применением перекрестных независимых экспертных оценок, получением изображений изучаемых участков растительности посредством ТНПА, БПЛА и прочих средств фото- либо видеофиксации данных, геореферированием полученных изображений и сборкой из них ортофотопланов участков растительности, использованием спутниковой навигации и слежения, сбором, обработкой и систематизацией данных в мобильных и настольных ГИС.

Научная новизна. Разработана методология описания структуры сублиторальной растительности умеренных широт и выделения ее сообществ на основании концепции адаптивной зоны. В ее рамках разработан метод обеспечения верифицируемости визуальных оценок проективного покрытия на основе сопоставления независимых показаний экспертов. Выработаны методические рекомендации по выделению доминантов сублиторальной растительности разными способами, в зависимости от задач и техники исследования, на основании количественных оценок обилия. Впервые для Дальнего Востока России показаны количественные градиентные закономерности распределения донной растительности по глубине и по широте на региональном уровне для двух модельных районов (северо-западных побережий Японского и Охотского морей) общей протяженностью 1,5 тыс. км. Получены количественные и качественные характеристики общих адаптивных зон сублиторальной растительности модельных районов. Разработана воспроизводимая, независимая от субъективного восприятия авторов методика выделения ассоциаций сублиторальной морской растительности с выраженным доминированием на основе параллельно используемых оценок доминирования по превышению порогов проективного по-

крытия и удельной биомассы. Разработан метод сравнения разнородных количественных и качественных описаний донной морской растительности на основании выделения элементарных петерсеновских сообществ. Проведена инвентаризация сообществ сублиторальной растительности дальневосточных морей России и дана общая характеристика их распределения. Выполнена синтаксономическая классификация сублиторальной растительности дальневосточных морей России. Выявлены стабильные и изменчивые характеристики сублиторальных растительных сообществ. Выработана методика оценки объем ресурсов промысловых макрофитов в пределах своих адаптивных зон; на ее основе оценены растительные ресурсы сублиторали модельных районов. На основании типизации растительности районов оценены запасы промысловых макрофитов морей Дальнего Востока России.

Защищаемые положения.

1. Пояс сублиторальной растительности на региональном инфраценоотическом уровне представляет собой сложную адаптивную зону, состав доминантов каждого района в которой статистически сходен независимо от способов их выделения. Инфраценоотический 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, в которых наибольшая доля обилия формируется главным доминантом. «Верные» виды в составе ценофлор элементарных петерсеновских растительных сообществ модельных районов отсутствуют, состав ценофлор сообществ статистически случаен.

3. Ценоотическое 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.

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.

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 инфраценоотической структуры сублиторальной растительности как сложной адаптивной зоны, служит прогностической основой для выявления градиентов, границ, ценоотических поясов и сообществ внутри растительного покрова. Предложенные оптимальные количественные методы оценки доминирования видов донной морской растительности приме-

нимы 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. Используемая концепция дает возможность для оценки ценотического богатства, инвентаризации и сравнения сублиторальной растительности разных районов. Количественные и статистические 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 эколого-флористическую систему классификации.

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 учетных работ. Характеристики общих адаптивных зон поясов растительности, их доминантов и ассоциаций применимы в прикладных экологических исследованиях. Концепция адаптивной зоны позволяет оценивать объем промысловых ресурсов макрофитов, приуроченных непосредственно к их сообществам. Общие экосистемные характеристики пояса растительности отдельных районов применимы для решения задач прикладной экологии, проведения природоохранных мероприятий, планирования научно-исследовательских работ. Выявленные статистические характеристики консортивной связи пояса водорослей северо-западной части Охотского моря и охотской сельди, для которой пояс водорослей района служит нерестовым субстратом дали возможность рационализировать работы по оценке нерестового запаса сельди. Их использование дало возможность увеличить общий допустимый улов сельди на 2024 и 2025 годы на 20 тыс. т каждый год, что обеспечивает экономический эффект 4 млрд руб. ежегодно.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 48 работ, из них 4 главы в коллективной монографии и 21 статья 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 Всероссийской научной конференции с международным участием «Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление» (Петропавловск-Камчатский, 2017 и 2022 гг.), Международной научно-практической конференции «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 г.), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Россия в Десятилетии ООН наук об океане» (Москва, Российский технологический университет МИРЭА, 2024 г.), 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 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 страниц приложений, содержит 98 рисунков и 101 таблицу.

Благодарности. Прежде всего, я приношу свою глубокую благодарность моему учителю, к.б.н. И.С. Гусаровой, которая привила мне интерес к изучению донной морской растительности. Я признателен д.б.н., проф. Н.Г. Ключковой, д.б.н., проф. В.П. Шунтова и д.б.н. И.В. Волвенко, идеи которых были необходимы для осмысления полученных результатов. Я благодарен руководителям ХабаровскНИРО (ранее ХфТИНРО) в разные годы: д.б.н. В.А. Беляеву, Г.В. Новомодному, д.б.н. Н.В. Колпакову, к.б.н. Д.В. Коцюку за всемерную помощь в организации исследований. Благодарю к.б.н. В.Н. Кулепанова (ТИНРО) за множество предоставленных им ценных литературных источников. Благодарю своих коллег по ХабаровскНИРО за участие в сборе материалов. Я признателен к.б.н. В.В. Свиридову за помощь в применении ГИС и к.б.н. Д.Ф. Афанасьеву за идею продромуса дальневосточной растительности. Благодарю д.б.н. В.О. Мокиевского, д.б.н. Э.А. Титлянова, к.б.н. Н.В. Евсееву, с.н.с. О.В. Максимову, к.б.н. М.В. Переладова, к.б.н. А.В. Скрипцову за критику. Я глубоко благодарен д.б.н. Д.О. Алексееву и д.б.н. А.И. Буяновскому.

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

Протяженность морских побережий трех дальневосточных морей России – Японского, Охотского и Берингова составляет не менее 14 тыс. км (<https://yandex.ru/maps/?ll=147.029025%2C43.450790&etz=3.67>). Вдоль большей части этих побережий под водой расположен пояс растительности, состоящий из водорослей и морских трав. Изучение их состава, сложения и ресурсов всегда требовало проведения крупномасштабных трудоемких исследований. Определение необходимых направлений изучения донного морского макрофитобентоса требует обобщения данных о состоянии изученности пояса морской растительности на Дальнем Востоке России и более подробно – в районах исследования. За почти век целенаправленных альгологических исследований на Дальнем Востоке очерков по истории изучения макрофитобентоса и освоения его ресурсов вышло довольно много. Помимо собственно исторической ценности эти работы сами по себе представляют крупные альгологические обобщения.

Впервые историю исследований и хозяйственного освоения макрофитов обсуждала Е.С. Зинова – сначала в отношении Японского (1940а, 1954а), а потом и Охотского (1954б) морей. Позднее данные об изучении водорослей в Японском море приводили М.В. Суховеева (1969а), Н.Г. Клочкова и Т.П. Бывалина (1985). Историю преимущественно флористических исследований дальневосточных морских водорослей приводит Л.П. Перестенко сначала в работе, посвященной водорослям залива Петра Великого (1980), а позднее – в монографии по красным водорослям Дальнего Востока (1994). Результаты флористических и ресурсных исследований водорослей и морских трав Охотского моря обобщены И.С. Гусаровой с соавторами в коллективной монографии (Гусарова и др., 1993). В этой работе приводятся списки видов макрофитов Охотского моря с указанием районов их распространения, а также оценки запасов и показатели обилия промысловых и потенциально промысловых видов по отдельным районам. Анализ литературных данных по распределению, обилию и состоянию ресурсов макрофитов Охотского моря и в целом дальневосточных морей выполнен В.П. Шунтовым (1985, 2001). Историей исследования макрофитов Татарского пролива занималась Н.Г. Клочкова, обобщив имеющиеся сведения о его флоре сначала в аннотированной библиографии (Клочкова, 1994), а потом и в монографии, посвященной его флоре (Клочкова, 1996). Позднее ею были обобщены сведения о флористических исследованиях водорослей дальневосточных морей России (Клочкова, 1998). Результаты ресурсных исследований промысловых макрофитов Дальнего Востока второй половины прошлого и первых лет текущего века приведены в работе М.В. Суховеевой и А.В. Подкрытовой (2006). Масса исторических сведений об альгологических исследованиях дальнево-

сточных морей России с данными о видовом составе, районах обитания, особенностях биологии, состоянии промысловых ресурсов макрофитов, содержатся в обобщении Е.И. Блиновой (2014), где использованы данные из 577 публикаций. Сведения о флористических исследованиях Японского моря, прежде всего различных участков южного Приморья, обобщены в статье А.В. Скрипцовой (2019). Наконец, недавно издана коллективная монография, обобщающая прежние и вновь полученные данные о ресурсах и использовании водорослей и морских трав (Ресурсы..., 2020) в Приморье, у о. Сахалин, Курильских островов, Камчатки, СЗЯМ и СЗОМ. История альгологических исследований двух районов в этой монографии описана автором.

В общей схеме развития исследований макрофитобентоса дальневосточных морей можно выделить три направления:

1. Исследования состава и распределения флоры.
2. Изучение растительности, т.е. выявление доминантов живого покрова, основных количественных закономерностей их распределения, описание сообществ.
3. Оценка промысловых ресурсов и возможностей их рационального использования.

Поскольку качественные (таксономические) и количественные (ценологические и ресурсные) исследования растительного покрова рассматриваются как отдельные этапы его изучения (Розенберг, Миркин, 2008), работы в этих направлениях логично рассматривать как последовательные ступени. Изучение макрофитобентоса на каждой следующей ступени целесообразно строить на основании знаний, полученных на предыдущей. Несмотря на то, что такая последовательность на практике соблюдается редко и приведенное выше деление отчасти условно, попытаемся рассмотреть объем исследований пояса растительности в соответствии с обозначенной схемой. Сначала перечислим основные результаты (статьи и монографии) изучения макрофитобентоса Дальнего Востока России в целом, а потом, более подробно – сведения об изучении модельных районов. Биология видов, их химический состав, переработка и т.д. в настоящей работе не рассматриваются. За единичными исключениями (Tokida, 1932, 1934, 1936, 1954; Nagai, 1940, 1941), все исследования выполнены отечественными учеными.

1.1. Краткая характеристика изученности макрофитобентоса сублиторали морей Дальнего Востока России

Исследования флоры. Первые сборы дальневосточных водорослей сделаны исследователями-первопроходцами в XVIII и XIX веках: С.Г. Гmeliным, С.П. Крашенинниковым, А. Миддендорфом, А. Постельсом, Ф. Рупрехтом, Г. Стеллером и др. (Перестенко, 1994; Клочкова, 1998; Евсеева, 2020; Кулепанов, 2020).

Флору залива Петра Великого впервые описал И.Г. Закс (1929). Пионером целенаправленных морских флористических исследований на Дальнем Востоке стала Е.С. Зинова.

Наибольшее количество ее работ было посвящено водорослям Японского моря (1928а, 1929, 1938, 1940а, 1953, 1954а). Кроме этого, она изучала водоросли Камчатки (1933, 1954б), Командорских островов (1940б) и Охотского моря (1930, 1954в).

Первые данные по видовому составу водорослей южного Сахалина и Курильских островов представлены японскими учеными (Tokida, 1932, 1934, 1936, 1954; Nagai, 1940, 1941). Анализировала фитогеографический состав сахалинской флоры В.Б. Возжинская (1958). Позднее изучение флоры морских водорослей этих районов продолжила ученица Е.С. Зиновой – А.Д. Зинова (1959, 1964), ею также исследованы отдельные систематические группы и виды водорослей северной части Тихого океана (Зинова, 1965, 1972а, б, 1976) и флора Охотского моря (Зинова и др., 1980). Т.Ф. Щапова проанализировала распространение ламинариевых водорослей у российских берегов Тихого океана (Щапова, 1948). В.Б. Возжинская изучала флору о. Сахалин (1958, 1960, 1961, 1964а, б), а позднее – западной Камчатки (1965а) и северной части Охотского моря (1967). Сведения о флоре Берингова и Охотского морей она обобщила в своей докторской диссертации (Возжинская, 1996).

Ю.Е. Петров занимался изучением систематики ламинариевых и фукусовых водорослей дальневосточных морей (1966, 1968, 1972, 1973а, б, 1974а). Совместно с В.Б. Возжинской он описал новые виды рода *Laminaria* из Охотского (Петров, Возжинская, 1970) и совместно с М.В. Суховеевой – из Японского морей (Петров, Суховеева, 1972). Результаты исследований Ю.Е. Петров обобщил в своей докторской диссертации (1975) и популярно изложил в написанной им главе «Жизни растений» (1977).

Е.И. Блинова охарактеризовала состав водорослей северо-восточной части Охотского моря (1968, 1977), в т.ч. в соавторстве с В.Б. Возжинской (1974). Совместно с И.С. Гусаровой она привела данные и по водорослям, новым для побережья восточной Камчатки (Блинова, Гусарова, 1971), а в соавторстве с М.Ю. Сабуриним и В.А. Штриком – описала макрофитобентос юго-западного Сахалина и о. Монерон (Блинова и др., 1999).

Далее К.Л. Виноградова занималась систематикой преимущественно зеленых водорослей (1969, 1974, 1979). Кроме того, ею описан состав водорослей Берингова моря (1973, 1978). В.Ф. Пржеменецкая (Макиенко) работала в области систематики красных водорослей (Макиенко, 1970а, б, 1971, 1980; Макиенко, Зинова, 1976; Макиенко, Ключкова, 1978). Кроме того, ею описана флора залива Восток в Приморье (1975).

М.В. Суховеева провела ряд исследований, посвященных видовому составу макрофитов в Приморье (1967, 1969а, 1971, 1977), в т.ч. совместно с Л.Г. Паймеевой (1974, 1987), водорослям южных Курил (1972), эпифитам ламинариевых дальневосточных морей (1975), составу макрофитов Охотского моря (1976, 1977), флоре восточной Камчатки (Суховеева, Ключкова, 1990).

Л.П. Перестенко изучала флору отдельных дальневосточных районов – залива Посъета Японского моря (1968, 1971а, 1972, 1980, 1988а), залива Петра Великого в целом (1976), Берингова моря (1988б). Кроме того, она исследовала отдельные таксоны красных водорослей Дальнего Востока и северо-западной части Тихого океана (1967а, б, 1973, 1977, 1978а, б, 1982, 1983а, б, 1984, 1986). Результаты этих исследований были обобщены в ее докторской диссертации (1988в) и монографиях (1980, 1994). Далее ею с соавторами приведены дополнения к флоре Японского моря (Перестенко, Титлянова, 2002) и новые виды о. Сахалин (Перестенко, Штрик, 2005).

И.С. Гусарова начинала свою научную деятельность с изучения флоры Курильских островов (1972, 1975а, б). Далее она занималась флористическими исследованиями на юго-восточной Камчатке (1978а) и в Приморском крае (1982, 1988, 2008). Ею с соавторами даны характеристики флор отдельных районов Тихого океана (Гусарова, Семкин, 1986), Охотского моря (Гусарова и др., 1993), Амурского залива (2008), северного Приморья (Гусарова и др., 2000).

Т.В. Титлянова (1981) исследовала видовой состав макрофитов в толще поселений анфельции тобучинской¹. Состав макрофитобентоса западного Сахалина описывала Т.П. Бывалина с соавторами (Бывалина и др., 1985). Ж.В. Демешкина изучала макрофитобентос острова Монерон (1985).

О.Н. Селиванова исследовала флору юго-восточной Камчатки (Селиванова, 1988а, б, 1989, 2002; Селиванова, Жигадлова, 2009; Selivanova, Zhigadlova, 2009), Командорских островов (Селиванова, Жигадлова, 1997; Селиванова, 1998). Результаты флористических исследований Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки она обобщила в своей докторской диссертации (Селиванова, 2004). Ею с Г.Г. Жигадловой выполнены некоторые работы по систематике красных водорослей (Селиванова, Жигадлова, 2003, 2010). Далее она самостоятельно и совместно с коллегами занималась проблемами систематики ламинариевых водорослей на основании молекулярно-генетических данных (Селиванова и др., 2007; Селиванова, 2008).

Состав и распределение макрофитобентоса северных Курильских островов изучал В.С. Огородников (1994, 2003, 2007). Т.А. Шпакова наблюдала сезонную динамику видового состава макрофитов у юго-западного Сахалина (1997). Флору водорослей южных Курильских островов исследовала Н.В. Евсеева (1996, 2007а, 2009). А.В. Адрианов и О.Г. Кусакин (1998) выпустили таксономический каталог биоты залива Петра Великого, включая растения. Видовой состав флоры Охотского моря, Камчатки и северных Курильских островов изучала А.А. Емельянова (2004, 2006), в т.ч. в соавторстве с Н.Г. Ключковой (Емельянова, Ключкова, 2004).

¹ ныне *Ahnfeltia fastigiata* var. *tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Skriptsova et Zhigadlova 2022

Н.Г. Клочкова исследовала флору кораллиновых водорослей морей СССР (1978, 1980, 1987а, б), в т.ч. в соавторстве с Ж.В. Демешкиной (1985, 1987). Кроме того, в соавторстве с коллегами ею были выполнены некоторые частные флористические исследования (Клочкова, Жуков, 1987; Клочкова, Левенец, 1988; Клочкова, Паймеева, 1989; Клочкова, Селиванова, 1989). Она изучала водоросли заливов юго-восточной Камчатки (1978) и о. Сахалин (1985, 1988), в т.ч. в соавторстве с Т.П. Бывалиной (Клочкова, Бывалина, 1985). Следующим этапом ее работы было изучение флоры Татарского пролива (1986, 1994, 1996). Вместе с Е.В. Винниковой она опубликовала данные о макрофитобентосе камчатско-беринговоморского района (Клочкова, Винникова, 1995). В своей докторской диссертации (1998) она обобщила сведения о составе флоры дальневосточных морей России. В соавторстве с В.А. Березовской она изучала флору Камчатки (Клочкова, Березовская, 1997, 2001). Далее совместно с А.А. Емельяновой она выпустила аннотированную библиографию по водорослям-макрофитам западной Камчатки и материкового побережья Охотского моря (Клочкова, Емельянова, 2005). Вместе с Т.Н. Королевой ею описан видовой состав морских водорослей-макрофитов острова Парамушир (Клочкова, Королева, 2003). Совместно с Т.Н. Крупновой она описала новые таксоны ламинариевых водорослей из дальневосточных морей России (Клочкова, Крупнова, 2004). Сведения о камчатской флоре были обобщены в двухтомном иллюстрированном атласе (Клочкова и др., 2009а, б). Ею с соавторами была охарактеризована флора северной части Охотского моря (Клочкова и др., 2013). Далее Н.Г. и Т.А. Клочкова опубликовали результаты ревизии флоры восточного Сахалина (2018).

Т.Н. Королева с соавторами (Королева и др., 2002) обсуждали состояние изученности рода *Laminaria*. Б.И. Семкиным с соавторами были изучены связи конкретных флор различных районов Дальнего Востока (Семкин и др., 2010а, б, в). Флористические списки северной части Охотского моря привел М.Н. Белый в своей кандидатской диссертации (Белый, 2011). О.С. Белоус с соавторами (Белоус и др., 2013) описали морские растения бухты Троицы залива Петра Великого.

С.И. Коженкова проанализировала ретроспективные данные о флоре залива Восток Японского моря (Коженкова, 2008) и опубликовала сводный список зеленых и бурых водорослей у российских берегов материковой части Японского моря (Коженкова, 2015). Вместе с Н.К. Христофоровой (2009) она описала зеленые водоросли Амурского залива. И.Р. Левенец исследовала флору обрастаний южного Приморья (Левенец, Фадеев, 2010; Левенец, 2011). Кроме того, ею с соавторами опубликованы данные по флорам отдельных приморских бухт и заливов (Левенец, Скрипцова, 2008; Левенец, Тюрин, 2014; Левенец, Лебедев, 2015; Левенец, Шевченко, 2015; Levenets, Skriptsova, 2008). А.В. Скрипцова (2019) инвентаризировала альгофлору залива Петра Великого и занималась некоторыми вопросами систематики (Skriptsova, Choi, 2009).

В итоге следует констатировать, что флора морских водорослей-макрофитов Дальнего Востока России целенаправленно исследуется уже около ста лет и в целом хорошо изучена. Автору удалось обнаружить не менее 180 крупных публикаций о дальневосточной морской сублиторальной флоре. В течение последних нескольких десятилетий по дальневосточной морской донной флоре выполнен целый ряд обобщающих работ, касающихся как отдельных районов (Животные и растения..., 1976; Перестенко, 1982, 1994; Адрианов, Кусакин, 1998; Клочкова, 1996; Клочкова и др., 2009а, б; Селиванова, 1998, 2004; Дальневосточный..., 2004; Огородников, 2007; Евсеева, 2009; Белый, 2011 и т.д.), так и Дальнего Востока в целом (Виноградова, 1976; Перестенко, 1994; Клочкова, 1998; Сёмкин и др., 2010а, б, в).

В настоящей работе использованы преимущественно результаты флористических обобщений, выполненных Н.Г. Клочковой. Они содержат многочисленные данные о доминировании отдельных видов флоры (Клочкова, 1996; Клочкова и др., 2009а, б) и данные о флористическом богатстве отдельных районов (Клочкова, 1996, 1998). Эти данные использованы в настоящей работе для выявления соотношений между флористическим и ценогическим богатством районов. Отталкиваясь от результатов флористических исследований, целесообразно перейти к рассмотрению изученности растительного покрова сублиторали дальневосточных морей.

Исследования растительности. Конкретные данные о распространении доминантов растительности в разных районах Дальнего Востока, почерпнутые из литературы, приведены в главе 7 настоящей работы, а сведения об их экологии – в главе 8. Количественные характеристики доминирующих видов растительности отдельных районов даны в ряде обобщений (Гусарова и др., 1993; Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ресурсы ..., 2020) и здесь не повторяются. В настоящем обзоре лишь кратко перечислены выполненные работы и указаны их основные особенности, существенные для предпринятого исследования.

Максимальное число работ, характеризующих донную растительность, выполнено на различных участках залива Петра Великого Японского моря (Закс, 1927; Скарлато и др., 1967; Громов, 1968а, 1970; Суховеева, 1972; Богданова, 1973; Паймеева, 1973, 1984; Петров, 1974б; Суховеева, Паймеева, 1974; Погребов, Кашенко, 1976; Перестенко, 1980; Фадеев, 1980; Вышкварцев, Пешеходько, 1982; Жуков, 1986, 1991а, б; Кафанов, Лысенко, 1988; Гусарова, 1990, 2003, 2008; Кафанов, Жуков, 1993; Брегман и др., 1998; Кашенко, 1999, 2002; Галышева, 2004; Дальневосточный ..., 2004; Лебедев, Вышкварцев, 2004; Лебедев и др., 2004; Тарасов и др., 2005; Кулепанов, Иванова, 2006; Скрипцова, Набивайло, 2008; Суханов, Жуков, 2010; Гусарова и др., 2012; Скрипцова и др., 2013, 2018; Калита, Скрипцова, 2014, 2018; Skriptsova, Levenetz, 2012). Растительность этого залива обсуждается, по меньшей мере, в 35 статьях и монографиях. Большую часть этих работ упоминают Т.Л. Калита и А.В. Скрипцова (2014) в обзоре изученности растительности залива. Тем не менее они констатируют ее недоисследованность.

При этом подробный количественный анализ, изложение методик описания растительности, критериев доминирования и объяснение используемых терминов присутствует лишь в немногих работах О.А. Скарлато, А.Н. Голикова, А.И. Кафанова, Н.В. Кашенко, В.В. Суханова и А.В. Скрипцовой с их соавторами. Однако они не принимают во внимание специфику распределения морской растительности, не анализируя ее ПП, в результате чего распределение, например, корковых водорослей, формирующих значительные по площади сообщества, совершенно ускользает из рассмотрения. Ряд описаний донной растительности, включая выделение и описание растительных сообществ, выполнен географами-ландшафтоведом (Арзамасцев, Преображенский, 1990; Мануйлов, 1990). Однако морское подводное ландшафтоведение имеет собственную методологию и терминологию, отличную от гидробиологической, а выделяемые ландшафтоведом классификационные единицы зачастую не подходят для выделения ассоциаций растительности. Имеющиеся описания касаются лишь небольших, наиболее прогреваемых и топически разнообразных участков на крайнем юге Дальнего Востока России и поэтому не могут быть экстраполированы на все Приморье. Тем более по ним нельзя судить о сублитеральной растительности Дальнего Востока в целом.

Растительность большей части прочих – протяженных и удаленных от населенных пунктов участков дальневосточных морей изучали далеко не столь плотно. Так, Г.И. Гайл (1930а) дал общие качественные характеристики подводного пояса растительности Приморья. Л.Г. Паймеева охарактеризовала поселения глубинной формы ламинарии японской² северного Приморья (Паймеева, 1987). М.В. Суховеева описывала распределение массовых видов водорослей у берегов Приморья и в других районах Дальнего Востока (Суховеева, 1967, 1969а, б; Суховеева, Паймеева, 1987; Суховеева, Подкорытова, 2006). Однако сообществ растительности они не выделяли, за исключением работы Л.Г. Паймеевой и И.С. Гусаровой (1993), где кратко перечислены глубоководные фитоценозы северного Приморья.

Под руководством Т.Ф. Щаповой в экспедициях Института океанологии АН СССР (ИОАН) с 1947 по 1955 г. была исследована морская растительность материковой части Японского моря и западного Сахалина на протяжении 2500 км, от литорали до глубины 2 м (Мокиевский, 1957; Щапова, 1957). В результате были составлены профили вертикального распределения растительности, описан ее состав и количественные показатели. Однако в этих экспедициях не были получены статистические характеристики и описания сообществ растительности.

В.Б. Возжинская в ряде своих работ описывала общий облик и распределение растительности о. Сахалин (Возжинская, 1959, 1961, 1964б), западной Камчатки (Возжинская, 1965а, б; Возжинская, Блинова, 1970) и Охотского моря в целом (Возжинская, 1970). Ассоциации рас-

² Ныне *Saccharina japonica* (Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders.

тельности Охотского и Берингова морей приведены ею в своей диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук (Возжинская, 1996). На литорали и в сублиторали Охотского моря ею было выделено 83 ассоциации, а в материковой части моря – 48 фитоценозов. Этот термин, судя по тексту, она использует как синоним термина «ассоциация». В Беринговом море ею описано 23 ассоциации. В автореферате поименованы лишь некоторые из них. Характеристики ассоциаций отсутствуют, а методика их описания не ясна. В автореферате диссертации есть краткие указания на выделение высших синтаксонов морской растительности с позиций доминантного подхода, однако синтаксономия дальневосточной морской растительности не приводится.

Е.И. Блинова приводила сведения о распределении и доминировании макрофитов в северо-восточной части Охотского моря (Блинова, 1968, 1969, 1971, 1977; Блинова, Гусарова, 1971; Блинова, Возжинская, 1974) и юго-западного Сахалина (Блинова и др., 1999). Значительный объем сведений о характеристиках дальневосточной донной растительности по данным разных авторов она приводит в своей обобщающей монографии (Блинова, 2014). Все работы Е.И. Блиновой имеют описательный характер и не содержат статистических характеристик распределения растительности рассматриваемых ею больших районов.

Н.Ф. Михайлова (1959) показала распределение водорослей у берегов острова Шикотан. И.С. Гусарова описывала растительность островов Большой Курильской гряды (1975а, 1984а). Ею выделено 102 ассоциации сублиторали этих островов, однако в автореферате ее кандидатской диссертации они не перечислены. Она с разной степенью подробности описывала растительность некоторых акваторий Приморья (Гусарова, 1984б, 2010), выделяя их растительные сообщества. Ею была дана общая характеристика растительности Охотского моря (Гусарова и др., 1993) с выделением доминантов. Однако критерии их выделения не были указаны, а растительные сообщества не были описаны. После этого Н.В. Евсеева (2007, 2009) описала фитоценозы южных Курильских островов, объединенные в соответствующие ассоциации, с указанием их основных количественных характеристик. Однако процедуры описания растительности были ею лишь кратко обозначены, без подробного описания применявшихся методик.

В.И. Лукин (1979, 1980) охарактеризовал сублиторальные растительные сообщества о. Симушир (Курильские острова). Позднее В.С. Огородников (2002, 2003, 2007) описал распределение доминантов сублиторальной растительности северных Курильских островов. Он привел подробные качественные и количественные характеристики доминирующих видов, ранжировав их по частоте встречаемости. Сообщество макрофитов он понимал просто как пояс растительности целого острова. Кроме того, в качестве доминантов он среди прочих указывал ряд видов со средней биомассой $0,007-0,22 \text{ кг/м}^2$, что не имеет смысла, поскольку при таком обилии

они могут формировать лишь разреженные поселения, к которым не приложимы категории доминирования.

К.М. Петров изучал сублиторальную растительность южного Сахалина (Петров, Поздеев, 1992; Петров, 2004). Выделенные ассоциации он объединил в формации, используя принципы доминантного подхода к классификации растительности. Однако полная синтаксономическая классификация растительности им не была выполнена, ее продромус не составлен. Статистические закономерности распределения растительности К.М. Петров также не изучал.

Кроме того, Т.П. Бывалина с соавторами описывали макрофитобентос у берегов западного Сахалина (Бывалина и др., 1985), а А.Н. Голиков с соавторами (Голиков и др., 1985) – южного. В.В. Громов описал подводную растительность лагуны Буссе на южном Сахалине (1968б). В.И. Фадеев описал сублиторальные сообщества о. Монерон (1985). Г.Ф. Щукина с соавторами (Щукина и др., 2003) описала донные сообщества залива Анива.

Сублиторальную растительность Командорских островов весьма кратко охарактеризовала Е.А. Кардакова-Преженцова (1938). Позднее Е.А. Иванюшина с соавторами (1991) описала сообщества бентоса этого района. Л.П. Перестенко (1996а, 1997) охарактеризовала сублиторальную растительность восточной Камчатки и Командорских островов, кратко описав фитоценозы и дав словесные характеристики их распределения. В юго-западной части Охотского моря и у Шантарских островов она выделила 44 сублиторальных фитоценоза (Перестенко, 1996б), ею, однако не перечисленных. Из текста статьи следует, что под термином «фитоценоз» она понимает то единичный участок растительности, то группу таких участков.

Н.Е. Толстикова (1971, 1974, 1980, 1982) описала характер распределения сублиторальных макрофитов Анадырского залива (Берингово море), выделив их доминанты. Позднее Д.А. Галанин (1997, 1999) кратко описал сообщества макрофитов Анадырского залива и Тауйской губы (Охотское море).

Кроме того, некоторые сведения о распределении донной растительности дальневосточных морей России приведены в недавно вышедшей коллективной монографии (Ресурсы..., 2020).

На весь Дальний Восток за пределами залива Петра Великого и районов исследования пришлось лишь 54 публикации, а всего (вместе с работами по заливу Петра Великого) найдено 89 работ, содержащих описания сублиторальной растительности. Иными словами, характеристикам сублиторальной растительности в публикациях уделено в 2 раза меньше внимания, чем флоре. Абсолютное большинство публикаций имеет описательный характер. Доминирующие виды растительности и сообщества, по большей части, выделены умозрительно, по физиономическому облику. Экологические градиенты распределения растительности статистически не охарактеризованы. Полная синтаксономическая классификация растительности не выполнена

ни по одному из районов. Почти во всех публикациях, кроме указанных выше исключений, четкие критерии выделения доминирующих видов не указаны. В некоторых работах в качестве доминантов приведены заведомо малолюбимые виды. Часто не ясно, что авторы понимают под терминами «сообщество», «фитоценоз», «ассоциация». Это затрудняет сравнение различных описаний. Кроме того, в имеющихся работах не приводятся и четкие процедуры выделения, описания и классификации сообществ растительности. Полная синтаксономическая классификация не выполнена ни по одному из районов.

На взгляд автора, перечисленные пробелы и неясности в изученности донной растительности дальневосточных морей связаны с отсутствием четко обозначенной теоретико-методологической основы, которая объединяла бы описания разных авторов. Во всех процитированных работах так или иначе приведены доминанты растительного покрова, т.е. по сути дела, все авторы использовали доминантно-физиономический подход к описанию растительности (Миркин, Наумова, 2012). Тем не менее основания использования такого подхода авторами не обсуждаются. Это не удивительно, поскольку методы изучения живого покрова морского дна до сих пор находятся в стадии разработки (Жирков, 2010), а авторы описаний морской растительности различных регионов обычно пользуются геоботаническими методиками, разработанными на суше (Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986; Афанасьев и др., 2012; Скрипцова и др., 2018 и т.д.).

Исследования ресурсов. О промысле морской капусты в Приморском крае по итогам путешествия 1867-1869 гг. впервые рассказал Н.М. Пржевальский (по: Кулепанов, 2020). Позднее сведения о добыче морской капусты китайцами в Приморье, собранные в 1906–1914 гг., привел В.К. Арсеньев (2012). Пионером целенаправленных ресурсных исследований макрофитобентоса дальневосточных морей был Г.И. Гайл. Им впервые оценены ресурсы и возможности промысла морской растительности Дальнего Востока в целом (Гайл, 1930а, б, 1931а, 1935а, 1936а, б). Его работы были посвящены оценке водорослевых ресурсов и развитию промысла в Приморье (1930б, 1931б, 1935а, б), в Японском море (1935в), у берегов Сахалина и Курил (1949). Помимо водорослей, он изучал вопросы промысла морской травы филлоспадикса³ – морского льна (Гайл, 1934, 1938). Одновременно с Г.И. Гайлом, вопросам промысла водорослей уделяла внимание Е.С. Зинова (1928а, б, 1940а).

Как сообщает В.Н. Кулепанов (2020), «В 1930-е гг. была организована «йодоводорослевая экспедиция» ТИРХа из семи групп, обследовавшая всё побережье Дальнего Востока. Г.И. Гайл работал в Приморье, А.П. Веденский в Приморье и в районе западного Сахалина, И.Г. Закс, А.И. Разин и Г.И. Третьяков – на западном побережье Охотского моря, И.Г. Закс – в рай-

³ *Phyllospadix iwatensis* Makino

оне Шантарских островов и вместе с В.Е. Виртом в Пенжинском районе, Р.А. Конгисер – в Корфо-Карагинском районе. Отдельный ... отряд Д.А. Демина работал в районе от мыса Лопатка до р. Анадырь (Гайл, 1930б, 1931в; Конгисер, 1933; Засельский, 1985). Под руководством И.Г. Закса в 1930 г. была организована Охотская йодная экспедиция, обследовавшая запасы йодсодержащих водорослей. Во главе шантарской группы экспедиции А.И. Разин прошел вдоль южного побережья Охотского моря ... (Засельский, 1985)».

Е.А. Кардакова занималась вопросами промысла морских трав на Дальнем Востоке вообще (Кардакова, Кизеветтер, 1953) и в Приморье в частности (Кардакова, 1957). М.С. Киреева обсуждала запасы морских трав совместно с Т.Ф. Щаповой (Киреева, Щапова, 1939а), а в ряде своих самостоятельных работ обобщала данные о состоянии ресурсов морской растительности морей СССР и, в частности, Дальнего Востока (1960, 1962а, 1964, 1965а, б). В.Ф. Сарочан изучала запасы водорослей южного Сахалина и Малой Курильской гряды (Сарочан, 1962, 1963, 1969; Сарочан, Вялов, 1981).

Как указано ранее (Дуленин, 2007), изучение промысловых ресурсов у материкового побережья Японского моря в 1960-х годах было продолжено лабораторией водорослей ТИНРО. В период с 1961 по 1970 гг. были проведены исследования водорослевого пояса в районе от мыса Сосунова на юге (Приморский край) до мыса Южного (у входа в Амурский лиман) на севере. Основное внимание было уделено характеру распределения и оценке запасов сахарины японской и других промысловых бурых водорослей, а также морских трав. Результаты обработки полученных материалов были отражены в последующих публикациях (Суховеева, 1967, 1969б, Суховеева, Паймеева, 1987). Сведения по характеру распространения полей сахарин, биомассах и запасах, обобщены в кандидатской диссертации М.В. Суховеевой (1969а). Далее М.В. Суховеева и Л.Т. Прудникова (1976) охарактеризовали запасы анфельции. Позднее данные, полученные ею и другими исследователями, были сведены в монографию (Суховеева, Подкорытова, 2006).

В.Б. Возжинская оценивала запасы фукоидов в Охотском море (Возжинская, Селицкая, 1970а) и ресурсы промысловых водорослей СССР (Возжинская и др., 1971). И.С. Гусарова определила объем ресурсов промысловых водорослей Большой Курильской гряды (1975а, 1984б) и оценила перспективы промысла алярии полой⁴ (1978б). Позднее она с соавторами обобщила сведения о промысловых ресурсах макрофитов Охотского моря (Гусарова и др., 1993). Л.Т. Прудникова и Е.А. Кузьмина (1976) исследовали состояние запасов сахарины японской в северном Приморье. М.Т. Андреева (1981) изучала состояние и динамику запасов анфельции в заливе Измены (о. Кунашир, Южные Курилы). Л.А. Балконская (1981) оценивала во-

⁴ Ныне *Eualaria fistulosa* (Postels et Ruprecht) M.J.Wynne

дорослевые ресурсы острова Кунашир и запасы анфельции лагуны Буссе у о. Сахалин (Балконская, Чумаков, 2002). М.Н. Белый изучил ресурсы и возможности промысла бурых водорослей северной части Охотского моря (2001, 2004, 2006, 2011). В.А. Штрик исследовал ресурсы водорослей южного Сахалина (2001).

Н.В. Евсеева изучала ресурсы ламинариевых водорослей и оценивала влияние промысла на их состояние у берегов Южных Курил (1992, 1997, 2004, 2007а, б). Помимо этого, она исследовала состояние запасов анфельции в зал. Измены на о. Кунашир (Евсеева, Саматова, 1996, 1997; Евсеева, 2006). Ею приведены данные о водорослевых ресурсах Сахалино-Курильского региона (Евсеева, Репникова, 2010). Результаты исследований были обобщены ею в кандидатской диссертации (Евсеева, 2009), а позднее – в коллективной монографии (Евсеева, 2020). В.С. Огородников изучал ресурсы водорослей северных Курильских островов (1994, 2002, 2003), анфельции лагуны Буссе (Огородников, Сергеенко, 2001), обобщив результаты исследований в кандидатской диссертации (Огородников, 2007). Л.В. Жильцова с соавторами обсуждала вопросы промысла анфельции в Приморье (Жильцова и др., 2006). Оценками ресурсов и возможностей промысла макрофитов Приморья занимался В.Н. Кулепанов (Кулепанов, 2005; Кулепанов и др., 2010). Он с коллегами обсуждал промысловые ресурсы анфельции (Кулепанов и др., 1999) и филлоспадикса (Кулепанов, Жильцова, 2004). Результаты исследований обобщены им в коллективной монографии (Кулепанов, 2020). Ю.Г. Ермолаев занимался вопросами рациональной эксплуатации ламинарии японской в Приморье (2006). Д.А. Галанин занимался оценкой состояния промысловых ресурсов макрофитов о. Сахалин (Галанин, Прохорова, 2020; Galanin et al., 2010). Н.М. Аминина с соавторами (Аминина и др., 2007) охарактеризовала промысловые запасы сахарины японской залива Анива (Охотское море). Н.Г. и Т.А. Ключковы обобщили сведения о ресурсах и распределении промысловых водорослей Камчатки (2020).

Автор обнаружил 73 публикации, характеризующих ресурсы сублиторальных макрофитов морей Дальнего Востока. Иными словами, исследованиям, имеющим наибольшее практическое значение, уделено меньше всего внимания. Ни в одной из этих работ не приводятся какие-либо экологические критерии выделения промысловых поселений макрофитов; часто совершенно не ясно, поселения какого характера авторы считали промысловыми. Недавно (Ресурсы ..., 2020; Евсеева и др., 2024) опубликованы общие данные о ресурсах макрофитов Дальнего Востока России (табл. 1.1.1).

Таблица 1.1.1 – Обобщенные данные о ресурсах макрофитов Дальнего Востока России (по: Ресурсы, 2020)

Район	Объем ресурсов, тыс. т
Приморье	131
СЗЯМ	283
СЗОМ	204
Сахалин	72
Камчатка	12450*
Курилы	1728
Всего	14868

*- из них 12000 тыс. т – *Eualaria fistulosa*

Их объем оценивается на уровне около 14,9 млн т, а без учета запасов *Eualaria fistulosa*, описанных по литературным данным – 2,9 млн т (по: Ресурсы, 2020), при том, что ресурсы северной части Охотского моря, Командорских островов и Чукотки не были учтены. В последней работе (Евсеева и др., 2024) не учтены литературные сведения прежних лет, поэтому указан на порядок меньший объем ресурсов – лишь около 1 млн т.

1.2 Изученность макрофитобентоса сублиторали СЗЯМ

Подробный очерк истории исследований водорослей-макрофитов СЗЯМ был опубликован автором (Дуленин, 2007); позднее он вошел в его кандидатскую диссертацию (Дуленин, 2008) и частично был использован в коллективной монографии, посвященной ресурсам макрофитов Дальнего Востока России (Дуленин..., 2020). Ниже приведем выдержки из этого очерка.

Исследования флоры. Данные по сборам и наблюдениям, выполненным до 20-х годов XX-го века были систематизированы Е.С. Зиновой (1940а, 1954а) и приведены здесь в соответствии с ее изложением. Начало водорослевых сборов в XIX веке связано с именами В. Рейнгардта и Ф.М. Августиновича, которые в период с 1870 по 1872 гг. собирали коллекции водорослей в зал. Де-Кастри и Императорской Гавани (ныне зал. Советская Гавань). Несколько позднее (с 1886 по 1889 гг.), в Татарском проливе были собраны коллекции водорослей в экспедициях С.О. Макарова на корвете «Витязь». В.К. Арсеньев собирал водоросли по материковому берегу пролива, в зал. Чихачева, Императорской Гавани и у мыса Боэна. В этих же районах с 1909 по 1912 гг. литоральные и сублиторальные водоросли собирал врач Гидрографической экспедиции Восточного океана Ф. Дёрбек. В период с 1912 по 1924 гг. сборов водорослей, по-видимому, не было. Пополнение коллекций было продолжено В.М. Савичем, который выполнял сборы в 1924 и 1930 гг. в бухте Гроссевича и в зал. Чихачева во время экспедиции по изучению Северного Сихотэ-Алиня. Во время экспедиции Государственного Гидрологического института 1928–1929 гг. коллекции водорослей были собраны Н.Н. Тарасовым и П.В. Ушаковым в заливах Чихачева и Советской Гавани.

Большой вклад в изучение систематики, экологии и распространения водорослей района был внесен Е.С. Зиновой. Ее исследования были организованы на базе Тихоокеанской научной станции (ТОНС, впоследствии ТИНРО) в связи с планами развития водорослевой промышленности на Дальнем Востоке. В ее распоряжении оказались коллекции, собранные прежними исследователями в разных районах пролива с 1860 по 1930 гг., и большей частью хранившиеся в Главном ботаническом саду г. Ленинграда. Значительное количество видов водорослей разной систематической принадлежности было собрано и передано Е.С. Зиновой работавшим в ТОНС в этот же период Г.И. Гайлом. Таким образом, Е.С. Зинова обработала все имеющиеся к тому времени коллекции, собранные прежними исследователями, дополненные, кроме того, и собственными материалами. На основании обработки коллекций, ею впервые созданы определители зеленых (Зинова, 1928б), бурых (Зинова, 1929) и красных водорослей (Зинова, 1940а) Японского моря. В этих работах даны описания видов флоры пролива с указанием пунктов их нахождения. Кроме ключей для определения видов, работы содержат подробные физико-географические очерки условий обитания морской растительности, общие характеристики водорослевого пояса с данными по биомассам, вертикальному распределению некоторых видов, приуроченности водорослей и морских трав к различным типам грунтов. Позднее Е.С. Зинова объединила сведения о флоре пролива в двух крупных работах (1953, 1954а). В конце сороковых и в пятидесятых годах XX в. Т.Ф. Щапова (1957) в экспедициях ИОАН исследовала водоросли некоторых участков материкового побережья Татарского пролива (заливы Чихачева и Советская Гавань, бухта Фальшивая и т.д.).

С 1961 по 1970 гг. материалы по флоре района собирали в экспедициях ТИНРО. По данным этих работ М.В. Суховеева привела сведения о составе эпифитов ламинариевых водорослей (Суховеева, 1977) и распространении массовых видов растительности (Суховеева, 1971). Другим сотрудником ТИНРО Л.Г. Паймеевой был проанализирован видовой состав водорослей материковой части Татарского пролива (Паймеева, 1972).

В публикациях последних десятилетий использованы результаты обработки материалов И.С. Гусаровой, собравшей коллекции в экспедиции ИБМ ДВНЦ АН СССР (ныне ФГБУН «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» ДВО РАН) в 1973 г. у мыса Датта, в зал. Чихачева и в прилежащих районах. Кроме того, альгологические сборы выполнялись в экспедициях ИБМ под руководством О.Г. Кусакина, В.Ф. Пржеменецкой, В.И. Фадеева и В.В. Гульбина от мыса Туманного до зал. Чихачева с 1972 по 1980 гг. В последней четверти XX века флористические исследования макрофитобентоса материкового побережья Татарского пролива проводила Н.Г. Клочкова. Совместная большая работа с В.Ф. Пржеменецкой (Макиенко) посвящена водорослям, новым для зал. Чихачева (Макиенко, Клочкова, 1978). Значительное количество работ Н.Г. Клочковой посвящено исследованию водорослей Татар-

ского пролива (Клочкова, 1978, 1980, 1987а, б; Клочкова, Бывалина, 1979; Клочкова, Демешкина, 1985, 1987; Клочкова, Паймеева, 1989). В 1994 г. в «Аннотированной библиографии по морским водорослям-макрофитам Татарского пролива» Н.Г. Клочкова привела списочный состав его видов. Обобщающей работой Н.Г. Клочковой стала монография (1996), посвященная флоре Татарского пролива, включая прибрежную зону островов Сахалин и Монерон. В работе на основании собственных материалов и критического анализа собранных ранее коллекций приведены результаты таксономического и хорологического анализа флоры. В связи с этим обсуждены вопросы формирования флоры пролива и связи конкретных флор отдельных районов. Даны ключи для определения видов. Кроме описания видов, приведены некоторые сведения по их экологии. Несколько публикаций сотрудников ИБМ были посвящены обрастаниям в Японском море с использованием материалов, полученных в обсуждаемом районе. А.Н. Горин (1975) выделяет роды наиболее массовых растительных обрастателей антропогенных субстратов. А.Ю. Звягинцев и Р.С. Михайлов (1978) приводят данные по биомассам водорослей-обрастателей судов.

Исследования растительности. Первые сведения о морской растительности СЗЯМ сообщил Ж.-Ф. де Лаперуз в 1798 г. Он описывал луга морских трав в заливе Де-Кастри (в настоящее время зал. Чихачева), обнажающиеся во время отлива, сделав выводы о богатстве морской растительности Татарского пролива. В прошлом веке целенаправленных ценологических исследований в СЗЯМ не было. Профили вертикального распределения растительности верхней сублиторали района с указанием их обилия приводила Т.Ф. Щапова (1957). Профили ряда участков СЗЯМ в своих полевых дневниках из экспедиций ИБМ 1979 и 1980 гг. дал А.Ф. Семендяев. Количественных закономерностей распределения обилия макрофитов эти исследователи не выявляли. Наименования некоторых ассоциаций донной растительности района привела Н.Г. Клочкова (1996). Однако описания этих ассоциаций ею даны не были, а методика их выделения не была приведена. Из контекста работы можно заключить, что ассоциации выделены умозрительно, по физиономическому облику растительности. Синтаксономической классификации растительности СЗЯМ прежними исследователями выполнено не было.

По материалам полевых дневников экспедиций Института биологии моря (ныне ННЦБМ) 1979 и 1980 гг. и данных, полученных автором в 1999 г., была предпринята попытка описать сообщества растительности СЗЯМ по их физиономическому облику (Дуленин, Гусарова, 2005). Далее эта работа была продолжена с учетом вновь полученных сведений (Дуленин, 2008). В ней даны описания 17 сообществ, приведены показатели обилия (ПП и УБМ) их видов и показаны закономерности распределения сообществ в пространстве. После этого, по результатам водолазной съемки, выполненной в 2010 г., автором также были перечислены сублиторальные сообщества СЗЯМ (Дуленин и др., 2010). Кроме того, были сделаны гидробиологиче-

ские описания заливов Советская Гавань и Чихачева (Дуленин, 2011; Дуленин и др., 2015), бухты Ванина и побережья северо-западной части Татарского пролива в целом (Дуленин, 2009, 2016). Однако все эти описания были выполнены умозрительно, по физиономическому облику растительности и не сопровождались статистическими характеристиками обилия макрофитов. Отчасти они носили непроверяемый характер. Эти обстоятельства потребовали проведения дальнейших исследований растительного покрова СЗЯМ.

Данные, полученные во время съемки 2010 г., позволили статистически проанализировать количественные закономерности распределения донной растительности района в широтном направлении (Дуленин, Гусарова, 2016) и по глубине (Дуленин, 2019). На основании данных этой съемки была выполнена работа по выявлению оптимальных способов выделения доминантов донной морской растительности в зависимости от масштабов и задач исследования (Дуленин, 2020б). В свою очередь, результаты этой работы послужили основой для выработки метода выделения ассоциаций донной морской растительности на основе доминантно-физиономического подхода и концепции АЗ, позволили составить продромус растительности района (Дуленин, 2021) и охарактеризовать структуру и распределение его ассоциаций (Дуленин, 2024а) на принципах проверяемости и воспроизводимости.

Исследования ресурсов (из: Дуленин, 2007). Первые ресурсные экспедиции в СЗЯМ были предприняты в связи с планами развития йодовой промышленности в конце двадцатых – начале тридцатых годов XX века и проводились сотрудниками системы ТИНРО. В 1927–1929 годах ТОНС были предприняты экспедиции вдоль побережья Приморья и Татарского пролива до зал. Советская Гавань. Руководителем этих исследований был Г.И. Гайл. Основное внимание он уделял распределению и запасам ламинариевых водорослей (Гайл, 1935б, 1936а, б). Промысловые запасы сахарины японской к югу от зал. Советская Гавань были оценены в объеме 12300 т (Гайл, 1930а). Кроме того, он исследовал заросли филлоспадикса, дав характеристики экологических условий его обитания, глубин и характера поселений. В этот же период В.П. Пентегов по материалам Г.И. Гайла оценил возможности промысла ламинарии от мыса Поворотного в Приморском крае до зал. Советская Гавань. Проведя работы в бухте Нельма, у мыса Датта и в окрестностях пос. Де-Кастри, он впервые рекомендовал организовать водолазную добычу морской капусты (Пентегов, 1929). Е.С. Зинова, помимо флористических исследований, уделила внимание и возможностям практического использования водорослей. В ее публикациях (1928а, б, 1940) приведены данные о развитии водорослевых промыслов и сведения о возможностях хозяйственного использования макрофитов, в частности, освоения зарослей морской капусты северной части Японского моря. С сороковых до начала шестидесятых годов XX века исследований промысловых ресурсов водорослей и морских трав в западной части пролива не было. В этот период запасы оценивали экспертно по материалам прошлых лет. Так, В.Ф. Саро-

чан (1962) оценила запасы по материалам 1930–1934 гг., рекомендовав для организации промысла район к югу от зал. Советская Гавань.

В 60-80-е годы прошлого столетия ресурсные исследования СЗЯМ проводились под руководством и при непосредственном участии М.В. Суховеевой (Суховеева, 1967, 1969а, б; Суховеева, Паймеева, 1987). Позднее они были обобщены в совместной с А.В. Подкорытовой монографии (Суховеева, Подкорытова, 2006). В связи с появившимся интересом к использованию желирующих веществ красных водорослей, ТИНРО в 1967–1970 гг. были организованы экспедиции для оценки запасов водорослей рода *Odonthalia*. Выделены районы возможного промысла (Потехина, 1972а). В течение трех десятков лет, т.е. с 1970 по 1999 гг. исследований промысловых ресурсов макрофитобентоса Татарского пролива у побережий Хабаровского края, не было.

Работы были возобновлены с 1999 г. и проводились с участием автора. В 1999 г. на НИС «Убежденный» была проведена водолазная съемка вдоль 130 км прибрежной зоны, во время которой впервые с 1960-х годов были получены данные о ресурсах промысловых и потенциально-промысловых водорослей и морских трав СЗЯМ, а также общие сведения о характере их распределения в пространстве (Гусарова, Дуленин, 2001; Дуленин, 2001, 2003). Кроме того, с 1999 по 2008 гг. был проведен ряд обследований отдельных участков СЗЯМ. Результаты этих работ приведены в кандидатской диссертации автора (Дуленин, 2008), где была выполнена оценка промысловых запасов макрофитов на уровне 71800 т. В 2010 г. съемкой была охвачена вся протяженность СЗЯМ от границы с Приморским краем до входа в Амурский лиман. Были получены самые полные за все время альгологических исследований района данные о ресурсах его промысловых и потенциально-промысловых макрофитов, а их поселения были картированы (Дуленин, 2012). Результаты исследований ресурсов и распределения донной растительности СЗЯМ с 2010 г. вошли в коллективную монографию (Дуленин, 2020в). Опыт, полученный во время съемки 2010 г., позволил обосновать подходы к рационализации водолазных съемок и способам устранения их недостатков (Дуленин, 2017б; Дуленин и др., 2020). Были рассмотрены вопросы рациональной добычи макрофитов (Дуленин, 2017в; Евсеева и др., 2020). Сотрудниками ХабаровскНИРО с 2008 по 2024 гг. на маломерных судах выполнен ряд экспедиций вдоль открытых побережий СЗЯМ протяженностью от 40 до 220 км. Во время этих экспедиций проводились мониторинговые наблюдения и оценки промысловых ресурсов донной растительности (прежде всего, сахарины японской и зостер) вдоль побережья района. В итоге была выработана общая идеология и конкретные методические подходы к проведению учетных съемок с борта маломерных судов (Дуленин, 2017а). Помимо этого, были разработаны методики оценки запасов сахарины японской по данным визуальных наблюдений и их верификации путем использования параллельных независимых оценок обилия (Дуленин, 2016б, 2020б). Это позволи-

ло выполнять оперативные оценки состояния ресурсов с борта маломерных судов. Были разработаны методические приемы использования малых ТНПА и БПЛА для проведения альгологических и гидробиологических исследований прибрежной зоны (Дуленин, Кудревский, 2019; Дуленин и др., 2021, 2022а). Последняя водолазная гидробиологическая съемка в СЗЯМ выполнена в 2021 г. Она позволила разработать и внедрить комплексный методико-технологический подход к организации прибрежных гидробиологических съемок вдоль морских побережий большой протяженности с совместным использованием водолазов, ТНПА, БПЛА и ГИС (см. Главу 3 и Приложение 1), обеспечивающим получение проверяемых и инструментально документированных материалов съемок (Дуленин, 2022). Такая организация исследований позволяет выполнять многоуровневый сбор данных одновременно о фоновых абиотических условиях среды, подводных ландшафтах, биотических градиентах, сообществах и ресурсах гидробионтов, применяя к сбору материалов принципы экосистемного подхода. Даже редкие водолазные экосистемные съемки дают материал, пригодный для получения всесторонних характеристик растительного покрова. Кроме того, большие съемки позволяют получить данные для методических разработок, направленных на рационализацию исследований.

1.3 Изученность макрофитобентоса сублиторали СЗОМ

Исследования флоры. Первые флористические исследования СЗОМ выполнила Е.С. Зиннова, изучив флору о. Большой Шантар (1930) и дав описание флоры Охотского моря в целом (1954б). Состав водорослей у материкового побережья Охотского моря обсуждала В.Б. Возжинская (1966). Кроме того, она сообщала о новых флористических находках у северных и западных побережий моря (Возжинская, 1967, 1968). Вместе с Н.М. Селицкой она обсуждала видовой состав фукоидов в Охотском море, включая СЗОМ (Возжинская, Селицкая, 1970а). А.В. Потехина описала виды, новые для Шантарских островов (Потехина, 1972б; Потехина, Паймеева, 1972). Состав макрофитов в районах нереста сельди СЗОМ охарактеризовала М.В. Суховеева (1976). Список макрофитов СЗОМ (в составе списка для всего Охотского моря) составили И.С. Гусарова с соавторами (1993). Последние данные о составе альгофлоры северной части Охотского моря, отчасти включая и район исследований, привели М.Н. Белый (2011) и Т.А. Клочкова с соавторами (Клочкова и др., 2013).

Исследования растительности. Краткие характеристики распределения морской растительности у материкового побережья Охотского моря дала В.Б. Возжинская (1965в, 1966). Кроме того, ею вместе с Н.М. Селицкой (Возжинская, Селицкая, 1970а) исследовано распределение фукоидов в Охотском море. Эти же авторы исследовали донную растительность у о. Большой Шантар (Возжинская, Селицкая, 1970б). Распределение сублиторальных макрофитов

о. Большой Шантар описала и А.В. Потехина (1972б). Ряд характеристик распределения и количественного обилия массовых видов макрофитов СЗОМ показали И.С. Гусарова с соавторами (Гусарова и др., 1993). Далее Л.П. Перестенко исследовала растительность Шантарских островов (1996б). Как и для СЗЯМ, характеристики растительности СЗОМ имели описательный характер. Статистические закономерности распределения растительности ранее не были показаны. В последние годы исследования пояса растительности СЗОМ (за исключением Шантарских островов) проводились автором по материалам водолазных съемок 2008-2020 гг. Были показаны статистические закономерности распределения макрофитов района (Дуленин, 2015, 2016а, 2020г), описаны и классифицированы их сообщества (Дуленин, 2023).

Исследования ресурсов. Сведения об изучении подводных растительных ресурсов СЗОМ приведены по статье автора (Дуленин, 2015). Во второй половине прошлого века разными исследователями были описаны промысловые ресурсы Шантарских островов (Возжинская, Селицкая, 1970б; Рыбаков, 1971; Потехина, 1973; Гусарова и др., 1993). Однако в настоящее время, с присвоением островам статуса национального парка (Об учреждении..., 2013), эти работы имеют лишь теоретическое значение.

В то же время, имеющиеся в литературе сведения, по которым можно судить о ресурсах водорослевого пояса у материковых побережий Охотского моря в границах Хабаровского края, недостаточны и разноречивы. Г.И. Гайл (1931а) оценивает общие ресурсы водорослей Охотского моря в 1,5 млн т. Несколько позднее он выделяет участок от Шантарских островов до Тауйской губы, оценивая его ресурсы на площади 37500 га в 93750 т воздушно-сухой массы морской капусты (Гайл, 1936а). Далее В.Ф. Сарочан (1962), основываясь на материалах, полученных в 30-е годы XX века, оценила ресурсы промысловых водорослей на участке от залива Аян до Тауйской губы в 17 тыс. т сухой массы. Потом В.Б. Возжинская и Н.М. Селицкая (1970а) оценили запасы фукоидов Охотского моря в целом в 1 млн т без разделения по районам. После этого Е.И. Блинова и В.Б. Возжинская (1971) определили общие ресурсы водорослей материкового побережья в 1,6-2,0 млн т. М.В. Суховеева (1976), выделив район от залива Аян до Ейриной губы, определила ресурсы ламинариевых водорослей в его пределах в 1 млн т. После этого ею (Кизеветтер и др., 1981) запасы ламинарии Гурьяновой⁵ в районе от мыса Борисова до Тауйской губы были оценены в 300-350 тыс. т., ламинарии сдавленночерешковой⁶ – в 50-75 тыс. т, лессонии ламинариевидной⁷ – в 30-40 тыс. т, цистозире толстоногой⁸ – в 7,5 млн т. Эти

⁵ – в настоящее время – сахарина широкая *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E.Lane, C.Mayes, Druehl et G.W.Saunders.

⁶ *Laminaria appressirhiza* J.E. Petrov et V. B. Vozzhinskaya.

⁷ – в настоящее время – псевдолессония ламинариевидная *Pseudolessonia laminarioides* (Postels et Ruprecht) G. Y. Cho, N. G. Klochkova, T. N. Krupnova et Boo.

⁸ – в настоящее время – стефаноцистис толстоногий *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau et T. Thibaut.

сведения приводит и В.П. Шунтов (1985). Позднее указанные оценки были уточнены И.С. Гусаровой соавторами (1993) – ламинария сдавленночерешковая исключена из списка промысловых, оценка запаса ламинарии Гурьяновой снижена до 50-70 тыс. т, лессонии ламинариевидной – до 27-35 тыс. т. Эти оценки также цитируют В.П. Шунтов (2001) и Е.И. Блинова (2014) в своих обобщениях. Запасы ламинарии Гурьяновой у материковых охотоморских побережий Хабаровского края экспертно были оценены в 70 тыс. т (Беляев и др., 2002, 2008). М.В. Суховеева (Суховеева, Подкорытова, 2006) определяла промысловые запасы ламинарии Гурьяновой по Охотскому морю в целом в 520-600 тыс. т; из текста следует, что оценки запаса у северо-западного побережья Охотского моря остались на прежнем уровне, т.е. 50-70 тыс. т. Современные сведения о состоянии ресурсов района появились лишь недавно (Дуленин, 2013, 2015, 2016а). Данные о запасах и распределении макрофитов СЗОМ обобщены в соответствующем разделе коллективной монографии (Дуленин, 2020г). Кроме того, выполнена оценка ресурсов макрофитов района с точки зрения концепции АЗ (Дуленин, 2023).

Важнейшая роль пояса донной растительности СЗОМ для экосистемы Охотского моря и практической деятельности человека заключается в том, что поселения макрофитов представляют собой естественные нерестилища охотской сельди. Поэтому почти весь объем альгологических данных собирается попутно во время специализированных икорных съемок на нерестилищах, главная задача которых заключается в оценке численности нерестовой части популяции сельди по количеству отложенной икры. Такие работы регулярно проводятся на протяжении уже более чем 60 лет. Предыдущими исследованиями установлены границы расположения нерестилищ в пределах пояса растительности района, их площадь, протяженность и ряд характеристик обикрения макрофитов (Тюрнин, 1967, 1973; Суховеева, 1976; Бенко и др., 1987; Фархутдинов, 2005; Белый, 2008а, б, 2009, 2013; Пономарев, 2012). Однако общие статистические закономерности распределения обикрения на макрофитах во времени и пространстве на основной части нерестового ареала охотской сельди предыдущими исследователями не были показаны. Такая работа выполнена недавно (Дуленин, Диденко, 2021), ее результаты приведены в Приложении 2.

Итак, исследования макрофитов Дальнего Востока проводились прежде всего во флористическом направлении, в результате чего была хорошо инвентаризирована сублиторальная морская флора макрофитов Дальнего Востока. Оценены промысловые и потенциально-промысловые ресурсы донной морской растительности. На отдельных участках и в некоторых районах даны описательные характеристики распределения и количественного обилия ряда видов. Также местами даны описания сообществ (ассоциаций) донной растительности, выполненные, как правило, по их физиономическому облику. Статистические характеристики закономерностей распределения растительности больших районов в пространстве и времени даны ав-

тором в ряде последних публикаций по СЗЯМ и СЗОМ. В связи с этим представляется актуальным обобщение результатов этих исследований в настоящей работе. Кроме того, ценологические исследования представляются наиболее перспективным направлением изучения растительности морей Дальнего Востока России в обозримом будущем.

1.4 Выбор подходов для описания сублиторальной растительности Дальнего Востока России

Все сказанное выше о состоянии изученности сублиторальной растительности дальневосточного региона позволяет сформулировать **основную проблему** настоящей работы: до настоящего времени отсутствовала методологическая, независимая от мнения исследователя, ценологически оправданная основа для инвентаризации растительности донной морской растительности и ее ресурсов. Подходы к решению этой проблемы обозначены в последних публикациях автора (Дуленин, 2023, 2024а, б, в). Разработке такой основы посвящен методологический аспект настоящей работы.

В растительном покрове региона выражено доминирование отдельных видов, однако проверяемые критерии их выделения указаны в довольно небольшом числе работ, которые к настоящему времени можно считать классическими (Скарлато и др., 1967; Голиков и др., 1985; Фадеев, 1985; Петров, Поздеев, 1992; Кафанов, Жуков, 1993; Кашенко, 2002; Петров, 2004). Методологические аспекты морской фитоценологии также обсуждались довольно редко (Петров, Поздеев, 1992; Кафанов, Жуков, 1993; Суханов, Жуков, 2003; 2010; Петров, 2004). Сложившаяся во второй половине XX столетия традиция морских фитоценологических исследований была продолжена в прошлом десятилетии (Скрипцова и др., 2013; 2014; Калита, Скрипцова, 2014; 2018; Skriptsova, Levenets, 2012). Тем не менее, прямому переносу методик и подходов перечисленных авторов для описания донной растительности районов исследования препятствуют ряд существенных обстоятельств. В указанных работах авторы для количественной характеристики сообществ использовали только биомассы. Между тем, важнейшей количественной характеристикой видов сообщества, отражающей их успех в конкуренции за субстрат (Набивайло, Титлянов, 2006), является ПП (Миркин и др., 1989). Далее, А.В. Скрипцовой с соавторами в перечисленных публикациях использованы относительные доли обилия видов в сообществе, что может приводить к артефактам в оценках доминирования при слабо развитом растительном покрове. Также они применяли неравномерную шкалу обилия, что неудобно при статистической обработке данных.

Кроме того, абсолютное большинство выполненных ранее работ по количественному описанию сообществ растительности были проведены в стационарных условиях, в районах

Дальнего Востока с наиболее благоприятным климатом (южное Приморье и южный Сахалин) и касались относительно небольших по протяженности акваторий. В связи с этим, методического подхода, который позволял бы на основании стандартизированных количественных критериев описывать сублиторальные сообщества больших морских районов умеренных и северных широт во время подвижных морских экспедиций, к настоящему времени, по-видимому, не выработано. Вообще, исследования морской растительности в целом строятся на методических наработках, полученных в наземной геоботанике, а особенности растительного покрова донных макрофитов учитывают относительно редко (Миркин и др., 1989; Изучение ..., 2005). Обоснования методологических основ описания сообществ и их классификации в связи с особенностями состава, структуры и исследований донной морской растительности, судя по всему, до сих пор сделано не было.

Аналогичные проблемы констатируются и в отношении донной растительности других регионов. Наиболее показателен пример Чёрного моря (Афанасьев, Рубан, 2013): разные исследователи (Морозова-Водяницкая, 1959; Калугина-Гутник, 1974, 1975; Калугина-Гутник, Куликова, 1974; Мильчакова, 1988; Блинова, Сабурин, 1998; Громов, 1998; Афанасьев, Рубан, 2013 и др.) описывали здесь от 14 до 80 растительных ассоциаций. Их сравнение представляется невозможным из-за разных методологических основ, которых придерживались авторы.

В настоящее время существуют две основных традиции описания растительности – доминантная («северная») и флористическая («южная»), строящиеся на разных методологических основаниях (Миркин и др., 2001; Гиляров, 2005). В первой, как следует из ее названия, сообщества опознаются и классифицируются по господствующим видам. Вторая, построенная на поиске устойчивых сочетаний видов и основанная на геоботанической системе Ж. Браун-Бланке (Миркин, Наумова, 2009) с принципами и правилами, регулируемые Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры (МКФН) (Терийа и др., 2022), стала популярна в последние десятилетия. В частности, на флористической основе описывали морскую растительность Европы (Ardre, 1971; Cormaci, 1982; Ballesteros, 1992; Giaccone et al, 1993, 1994a, b; Bültmann et al., 2015; Mucina et al., 2016 и др.). Однако принципы флористического подхода подвергались критике за субъективизм, попытки описания природы в рамках незыблемых канонов и игнорирование объективно существующих границ сообществ (Гиляров, 2005; Разумовский, 2011; Жирков, 2017). Последовательные приверженцы этого подхода Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (2009), отвечая на критику, тем не менее, косвенно признавали ее справедливость, констатируя, что синтаксоны устанавливаются интуитивно, на основе консенсуса мнений фитосоциологов, объемы синтаксонов сильно различаются в разных странах, для выделения синтаксонов требуется «синтаксономическое чутье», и т.п. Из-за разнообразия толкований смысла и объема синтаксонов разными авторами, МКФН (Терийа и др., 2022) требует указания авторства

каждого синтаксона. В самом деле, МКФН позволяет описывать в качестве растительной ассоциации любые «флористически однородные» участки растительности (Терийа и др., 2022). При этом качественные либо количественные критерии этой однородности никак не нормируются. Очевидно, вследствие этого синтаксономию морских сообществ Европы (Mucina et al., 2016) жестко критикуют даже приверженцы флористического подхода (Афанасьев, 2023, устное сообщение). На взгляд автора, по диагностическим видам этих синтаксонов действительно трудно опознать реально существующие у берегов Европы сообщества. Иными словами, применение флористического подхода не гарантирует получение проверяемых и воспроизводимых результатов. Тем не менее, система синтаксонов, используемая во флористической классификации растительности (ассоциации, союзы, порядки, классы) удобна и успешно используется даже при фактическом выделении сообществ по доминантам (Василевич, 2010; Вейсберг, 2010; den Hartog, 2016). Доминантная система синтаксонов (ассоциации, формации, типы растительности) также довольно известна (Миркин и др., 1989). Однако для того чтобы результаты настоящей работы были в полной мере доступны фитоценологам, стоящим на позициях флористического подхода, синтаксономия, предложенная Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), применена и в настоящем исследовании.

Вообще, характеристики растительного покрова различных участков Земли столь различны, а условия его изучения так многообразны, что нужно признать если не принципиальную невозможность, то, во всяком случае, практическую нецелесообразность использования единственного методологического подхода для всех случаев. В этом смысле уместно говорить о приложимости к фитоценологии «принципа множественности моделей» (Розенберг и др., 1994), в соответствии с которым решение одних и тех же задач возможно различными способами. Показательно, что даже при использовании флоро-ценотического подхода большинство ассоциаций выделяется по доминантам (Василевич, 2010). В общем случае, подходы к описанию и классификации растительности должны обеспечивать принципиальную возможность их верифицируемости и фальсифицируемости (Popper, 2000). Выбор методологических основ исследования должен диктоваться основными свойствами его предмета – в нашем случае, донной морской растительности, а также задачами и реальными возможностями исследования.

Исходя из этих соображений, использование флористического подхода следует считать оправданным для морской растительности, где доминирование отдельных видов не выражено (Афанасьев, Абдуллин, 2013). Однако в тех районах морей, где хорошо проявляется доминирование, доминантный подход представляется более продуктивным, в частности, для маловидовых, моно- и олигодоминантных сообществ (Миркин, Наумова, 2012; Афанасьев, Рубан, 2013).

Кроме того, флористический подход (Терийа и др., 2022) подразумевает как можно более полное описание видового состава каждой ассоциации. Однако практика показывает, что во

время ограниченных по времени водолазных съемок вдоль протяженных берегов дальневосточных и северных морей России, в тяжелых условиях водолазных погружений (низкие температуры воды, течения, плохая видимость), технические возможности выполнить флористические сборы с необходимой тщательностью представляются редко, тем более что большую часть материалов собирают профессиональные водолазы, а не биологи. В таких случаях практически целесообразным оказывается выделение сообществ по их физиономическому облику (Taniguti, 1962). Исходя из изложенного, здесь для описания и классификации растительности использован доминантный подход.

Однако для биологически адекватного описания и инвентаризации донной морской растительности необходима общая концепция, которая объясняла бы наблюдаемый характер доминирования макрофитобентоса (по крайней мере в умеренных и высоких широтах, к которым относятся районы Дальнего Востока России), и на основании которой можно было бы проанализировать разнородные описания литературные описания растительности. Подробный анализ соотношения понятий и терминов, используемых для характеристики распределения и доминирования биоты, приводит И.В. Волвенко (2018). Здесь автор анализирует их более кратко, но учитывая специфику предпринятого исследования.

Ареал. Прежде всего распределение организма определяется его ареалом, т.е. участком или акваторией, на котором распространен вид (Толмачев, 1962; Gaston, 2003). Однако далее необходимо объяснить причины, по которым вид обитает на данном участке.

Экологическая ниша. Для того, чтобы объяснить обитание вида в границах своего ареала широко используется концепция экологической ниши. Обсуждение истории этой концепции и ее содержания приводит А. Поучвилл (Pocheville, 2015). Первоначально ее предложил Дж. Гринелл, понимая нишу как некое место с комплексом абиотических и биотических факторов, к которому приспособлен вид. Он считал, что два вида не могут занимать одну и ту же нишу (Grinell, 1917, по: Pocheville, 2015). Позднее этот принцип был сформулирован Г.Ф. Гаузе (Gause, 1934, по: Гиляров, 1990), как правило конкурентного исключения, а математик В. Вольтерра обосновал его на системе дифференциальных уравнений (Жирков, 2017). Дж. Хатчинсон, развивший концепцию экологической ниши, понимал ее уже в абстрактном смысле, как гиперобъем факторов, диапазон условий среды, в котором обитает вид (Hutchinson, 1965). В настоящее время экологическую нишу обычно понимают в трактовке Хатчинсона (Миркин и др., 2001, Волвенко, 2018).

Позднее было установлено, что правило конкурентного исключения само имеет исключения, которые некоторое время воспринимались в качестве парадоксов (Hutchinson, 1961, по: Жирков, 2017; Саут, Уиттик, 1990). Оно работает только в условиях недостатка ресурсов (Гиляров, 1990). Действительно, на мелководьях СЗЯМ до 1 м глубины (рис. 1.4.1) насчитывается до

110 видов макрофитов (Дуленин, 2008), десятки из которых обитают совместно, и, насколько можно судить, в совершенно сходных экологических условиях. Это свидетельствует о достаточном объеме ресурсов для их совместного существования. Ряд видов постоянно обитает совместно и на максимальных глубинах отбора проб (Дуленин, 2019).

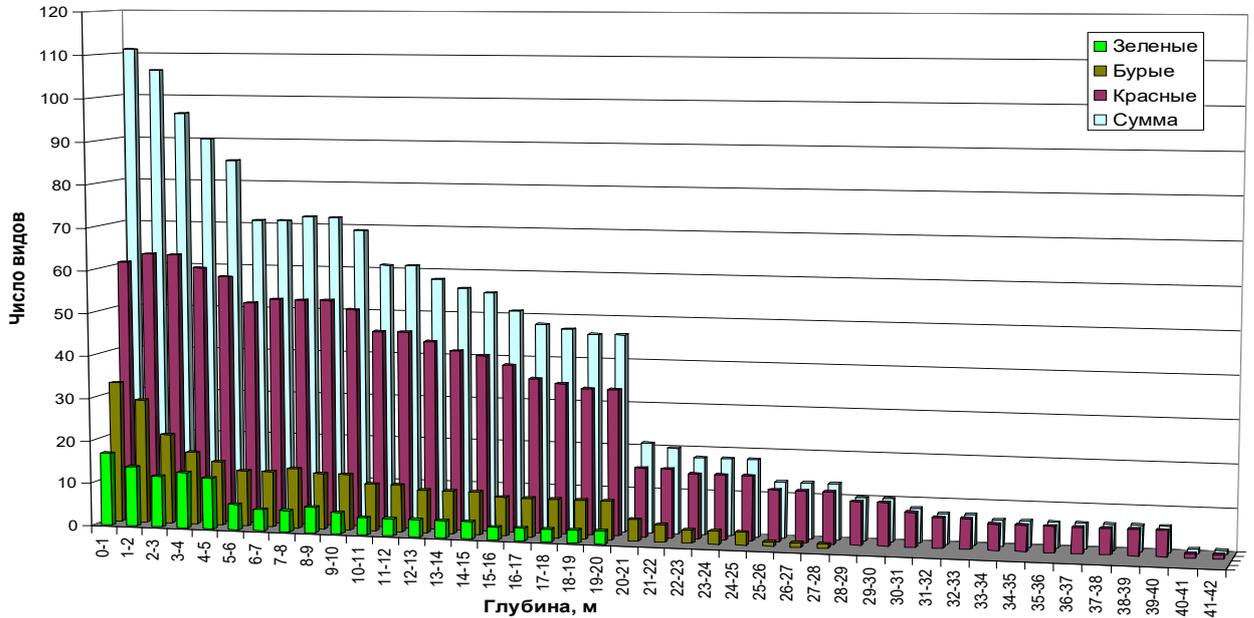


Рисунок 1.4.1 – Распределение количества видов флоры СЗЯМ по глубине (из: Дуленин, 2008)

Экологический оптимум. Кроме разного видового богатства необходимо объяснить и различия в количественном обилии видов на разных участках. Действительно, в СЗЯМ (рис. 1.4.1) максимальное количество видов отмечено на глубине 1 м, а минимальное – на глубине 42 м (Дуленин, 2008). Аналогична ситуация с количественным обилием: на глубине 2 м СЗЯМ средняя суммарная УБМ пояса растительности составляла 8 кг/м^2 , а на глубине 18 м – $0,5 \text{ кг/м}^2$ (по: Дуленин, 2019). Та же самая закономерность наблюдалась и в Приморье: суммарная биомасса растительности в биоценозах падала с 4600 г на глубине 1 м до 640 г на глубине 12 м (Дальневосточный ..., 2004). Такие количественные изменения объясняются в рамках закона толерантности (Shelford, 1931), в соответствии с которым в пространстве факторов среды для вида имеются как пределы толерантности, в которых он может существовать, так и зона оптимума, где он находит для себя наилучшие условия существования. Пики обилия отдельных видов в градиентах среды и условия их доминирования показаны в классических работах Р. Уиттекера (Whyttaker, 1956, 1960, по: Риклефс, 1979). Примеры зон оптимума для разных организмов приводит Ю. Одум (1986). Наличие общего экологического оптимума для развития растительности на мелководьях приводит к формированию в зоне оптимума наибольшего видового богатства (Дуленин, 2008). Кроме того, если рассматривать распределение растительности на инфраценоотическом уровне, то общая зона оптимума окажется заселена множеством доминан-

тов, где для них будут наблюдаться наивысшие показатели обилия. Так, в СЗЯМ у открытых берегов с твердыми грунтами на глубинах 2-5 м максимальные показатели обилия отмечены для 19 доминантов, а в нижележащем глубинном диапазоне 6-10 м – уже лишь 4 таких доминанта (по: Дуленин, 2019).

Адаптивная зона (АЗ). Максимальные показатели обилия на одном участке не формируются одновременно для нескольких доминантов. Для распределения морской растительности умеренных и высоких широт весьма обычно формирование поселений, в которых структура и показатели обилия сообщества определяются каким-либо одним видом, в то время как обилие прочих оказывается существенно ниже. Более всего такие поселения типичны для морских трав (den Hartog, 2016; Паймеева, 1984). При внимательном рассмотрении оказывается, что подобные сообщества характерны и для водорослей. Так, на доминирование *Saccharina japonica* в поясе водорослей указывали пионеры-альгологи Дальнего Востока Г.И. Гайл (1936) и Е.С. Зинова (1940), монодоминантные поселения *Eualaria fistulosa* описывала Е.А. Кардакова (1938) и т.д. Позднейшие исследователи как правило описывали наличие поясов или участков однородной растительности, где каждый пояс или участок располагается в своем диапазоне глубин или иных экологических условий и формируется преимущественно одним видом (Скарлато и др., 1967; Огородников, 2003; Дальневосточный ..., 2004; Селиванова, 2004; Евсеева, 2007 и т.д.). Даже для флористических работ типичны описания вида «*Chordaria flagelliformis* ... Образует самостоятельные ассоциации ...», «*Analipus japonicus* ... Образует чистые или смешанные заросли ...» (Клочкова, 1996). Из сотен видов флоры такие самостоятельные поселения формирует лишь небольшое число видов. У берегов Японии М. Танигути в каждом районе описал ряд сменяющих друг друга по глубине сообществ, в каждом из которых по указанным им рангам доминирования всегда можно выделить преобладающий вид (Taniguti, 1962). Описание растительных ассоциаций Черного (Калугина-Гутник, 1975) и Белого (Возжинская, 1986) морей также показывает количественное преобладание в каждой ассоциации какого-либо одного вида. Для этих акваторий описаны множества ассоциаций с одним и тем же первым доминантом и различающимся составом прочих. Аналогична ситуация в Средиземном море (Sales, 2010) и северной Европе (Gundersen et al., 2021). Показателен общий продромус растительности Европы (Mucina et al., 2016), который написан с флористических позиций и не содержит данных о доминировании макрофитов. Однако даже названия перечисленных там синтаксонов (*Cystoseirion* ..., *Sargassion* ..., *Laminarion* ..., *Ulvion* ... и т.д.) не оставляют сомнения в том, что их растительность сложена отдельными видами водорослей, доминирующими в своих сообществах, как это показано в перечисленных выше источниках. Из описаний и иллюстраций «подводных лесов» различных районов мира хорошо видно, что каждое их сообщество сформировано преимущественно каким-либо одним

видом (Wernberg et al., 2019). Эти примеры можно продолжать, однако ясно, что такая картина типична для сублиторальной растительности умеренных и высоких широт: пояс подводной растительности представляет собой мозаику сообществ, в каждом из которых обычно преобладает один вид. Даже если эти сообщества описаны как полидоминантные, обилие субдоминантов и доминантов подчиненных ярусов существенно меньше, чем первого доминанта. Таким образом, в отношении растительности правило конкурентного исключения Гаузе работает не на уровне флоры, а на уровне распределения отдельных сообществ: некоторое множество видов вполне может постоянно обитать на одном месте, в одном комплексе условий среды, тогда как сообщества расходятся по экологическим нишам. На каждом месте обычно формируется только одно сообщество с единственным главным доминантом (ГД). Оно может быть монодоминантным или полидоминантным – с одним или несколькими субдоминантами главного яруса и доминантами и субдоминантами подчиненных ярусов, обилие которых меньше обилия ГД. Такого рода сообщества преобладают и в модельных районах (Дуленин, 2023, 2024а). Они, как правило, отличаются по своему физиономическому облику (Taniguti, 1962). Наблюдать такие сообщества, их смену и более или менее выраженные границы между ними (рис. 1.4.2) можно не только под водой, но и с воздуха (Клочкова, Клочкова, 2020; Дуленин и др., 2021; Merril et al., 2013).

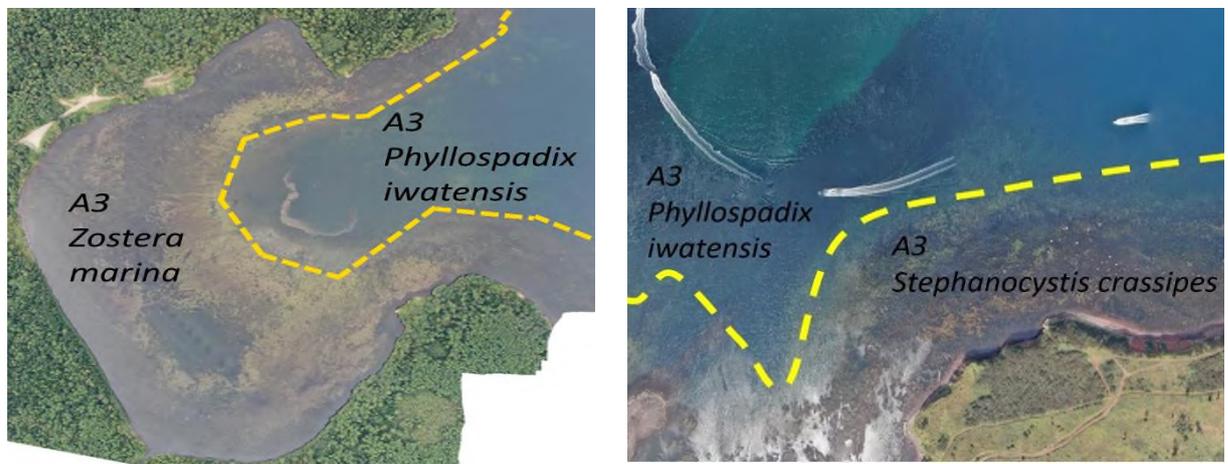


Рисунок 1.4.2 – Смена АЗ растительности у берегов СЗЯМ (слева из: Дуленин и др., 2021, с изменениями, справа – неопубликованные материалы ХабаровскНИРО). Снято с БПЛА. Видны относительно четкие (слева) или размытые (справа) границы между ними

Нарушение правила единственного главного доминанта можно наблюдать, если описываются сообщества экотонов, где на одной пробной площадке оказываются доминанты соседних сообществ (Разумовский, 2011). Такая ситуация может возникнуть, если водолаз, погружаясь для отбора проб, случайно оказывается на участке размытой границы между сообществами (рис. 1.4.2, справа). Кроме того, так бывает, когда соседствуют участки

субстратов, подходящие для формирования различных сообществ. Например, в заливе Петра Великого сложение фитоценозов *Zostera marina* + *Sargassum miyabei* и *Zostera marina* + *Sargassum miyabei* раздельно-групповое (Калита, Скрипцова, 2014), что естественно, поскольку zostера произрастает на мягких грунтах, а саргассумы – на лежащих среди них валунах и глыбах.

Перечисленные выше концепции ареала, экологической ниши и экологического оптимума не объясняют доминирования единственного вида в сообществе. Для объяснения такого распределения более всего подходит концепция АЗ. Первоначально ее предложил Дж. Симпсон (1948), не дав ей однако четкого определения. Из его текста следует, что под АЗ понимается участок обитания вида или высшего таксона в таком комплексе условий, к которому он наилучшим образом эволюционно приспособлен, где вид больший успех в размножении по сравнению с менее приспособленными видами. Он указывает, что АЗ высших таксонов имеют сложный характер и представляют собой «систему более широких и более узких адаптивных зон». Иными словами, речь идет не об абстрактных хатчинсоновских гиперпространствах, а о конкретных площадях или других элементах живого покрова, расположенных на поверхности Земли или в иных условиях. Стоит отметить, что объяснение АЗ, данное русскими переводчиками: «комплексы условий, представляющие собой возможную среду обитания для различных животных и растений» (Симпсон, 1948) нельзя признать удачным, поскольку оно больше подходит для определения экологической ниши. Множество подобных определений АЗ из различных источников приводит И.В. Волвенко (2018), констатируя, что «обычно не уточняется, чем адаптивная зона отличается от ареала, местообитания или экологической ниши». И.В. Волвенко (2018) уточнил определение АЗ: «Адаптивная зона вида (или таксона более высокого ранга) – это участок (акватория или территория), на котором условия для этого вида (таксона) столь благоприятны, что он по биомассе и/или численности преобладает над всеми прочими. Из данного определения сразу ясно, что адаптивная зона представляет собой не весь ареал вида (таксона), только часть его экологической ниши...». Такое определение объясняет формирование участков, на которых обитает множество видов, и возможно, более одного вида достигает некоторых уровней доминирования (субдоминанты, доминанты подчиненных ярусов), но количественно преобладает над ними только один. Поэтому оно с некоторыми изменениями (см. раздел «Объяснение основных используемых терминов») применяется в настоящей работе. Однако участок растительного покрова с одним главным доминантом и относительно выраженными границами по определению соответствует фитоценозу. Множество таких однородных участков с необходимостью следует понимать как растительную ассоциацию. Дж. Симпсон (1948) рассматривал АЗ в эволюционном смысле, однако И.В. Волвенко показал теоретическую и

практическую применимость концепции АЗ для экологических и биогеографических исследований (Волвенко, 2018, 2019; Volvenko, 2022). Экологический и отчасти биогеографический аспекты формирования АЗ будут рассматриваться далее в настоящей работе.

Схему соотношений (рис. 4.1.3) между ареалом, экологической нишей и АЗ (Волвенко, 2018) стоит дополнить следующим соображением. В пределах одного экологического оптимума может обитать некоторое множество видов, но на каждом участке может присутствовать только одна АЗ для единственного наиболее приспособленного вида. Из этого следует, что АЗ всегда формируется в зоне оптимума, но свои АЗ здесь формируют не все виды, а лишь наиболее приспособленные. Кроме того, из этого следует, что внутри широкой зоны оптимума для существования морской растительности должна формироваться и широкая АЗ растительности в понимании Симпсона, представляющая собой систему более узких АЗ высших таксонов или отдельных видов. В нашем случае такая широкая АЗ должна представлять собой весь пояс растительности, т.е. такой участок дна, где обилие макроскопических фотосинтетиков превышает обилие прочих организмов.

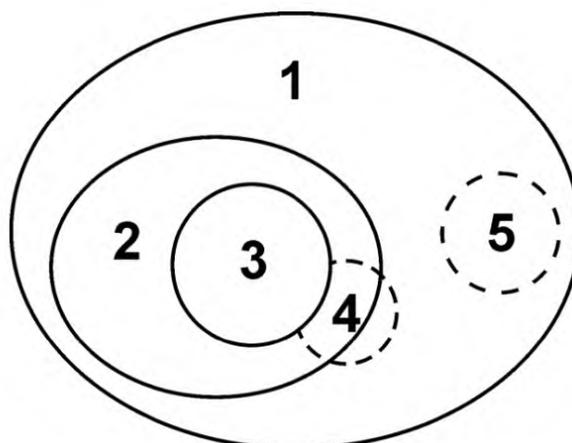


Рисунок 4.1.3 – Соотношения между понятиями, характеризующими распределение биоты. 1 – потенциальная экологическая ниша, 2 – реализованная экологическая ниша / ареал, 3 – АЗ / экологический оптимум, 4, 5 – потенциальные АЗ (из: Волвенко, 2018)

Причины доминирования единственного вида анализировали отечественные геоботаники. А.П. Шенников (1964) использовал понятия физиологического и фитоценотического оптимумов. В пределах первого вид способен жить, в пределах второго наблюдается «полное преобладание – большой процент проективного покрытия». Б.М. Миркин с соавторами (1989) указывал на наличие фитоценотической амплитуды вида, впрочем, без объяснения ее сущности. Подробно процесс захвата видом некоторой площади и формирования сообщества с его доминированием обсуждал С.М. Разумовский (2011): «В генотипе каждого растительного вида ... зафиксирована и та амплитуда внешних условий, в которой он может существовать ... Иначе говоря, вид может поселиться лишь на определённом местообитании...

Однако территория неоднородна в отношении влажности и минерального богатства субстратов, и каждый из этих видов может занять лишь определённую её часть, где значения влажности и богатства лежат в пределах наследственно закреплённой экологической амплитуды этого вида. На участках территории, соответствующих средней, оптимальной части амплитуды, вид может оказаться сразу единственным обладателем площади, однако на многих других участках, соответствующих налегающим друг на друга отрезкам амплитуд двух или более видов, вырастут одновременно эти несколько видов. В каждой точке территории исход конкурентной борьбы между ними предопределён свойствами среды в этой точке и наследственными свойствами видов. В результате каждый из них сможет занять не всю территорию, пригодную ему физиологически, а лишь ту часть её, где он окажется сильнее своих соперников. Из сказанного следует, в частности, что если полная – физиологическая – амплитуда фиксирована генотипом вида, то фитоценотическая определяется свойствами и тех видов, с которыми ему приходится в данном случае вступать в борьбу. Заняв таким образом площадь, каждый из видов – эдификатор той или иной ассоциации – создаёт на этой площади определённую ценотическую среду, характер которой предопределён абиотической средой и свойствами эдификатора».

Легко видеть, что смысл терминов «фитоценотический оптимум», «фитоценотическая амплитуда» и «адаптивная зона» сходен: речь идет о генетически (эволюционно) закреплённой приспособленности вида к определенному комплексу условий, где он благодаря этому способен победить в борьбе за субстрат, обеспечив себе количественное преобладание над другими видами и сформировав таким образом сообщество с собственным доминированием. Однако поскольку термин «адаптивная зона» предложен ранее, именно он используется в настоящей работе.

Ясно, что формирование АЗ обусловлено физиологическими адаптациями покровообразующих видов. В фитоценологических работах связь с физиологией видов не устанавливается (Taniguti, 1962, Калугина-Гутник, 1975, Возжинская, 1984, Mucina et al., 2016 и т.д.). Изучение физиологических причин формирования АЗ находится далеко за пределами задач настоящей работы, однако может быть перспективным направлением работы для профильных научно-исследовательских организаций. Однако физиологические адаптации реализуются в экологии видов. Поэтому в настоящей работе приведены доступные сведения об экологических условиях формирования АЗ.

Отмечено, что на мелководьях развита диффузная конкуренция и виды «толкают» друг друга (Василевич, 1983, по: Миркин, Наумова, 2012). В целом же на распределение водной растительности сильно влияют экологические градиенты и относительно слабо – конкуренция и гетеротрофные организмы (Миркин, Наумова, 2012). Тем не менее, известны механизмы, которые приводят к формированию АЗ. Показано, что формирование полога в сообществах

способствует лучшему выживанию молодых экземпляров водорослей полоогообразующего вида, и этот эффект тем больше, чем больше площадь сообщества (Layton et al., 2019). Далее увеличение площади и плотности их пятен препятствует развитию под их пологом захватывающих субстрат конкурентов: как водорослей, так и животных (Shelamov et al., 2022). Влияние полоогообразующих видов может быть и косвенным: например, они могут создавать условия для развития животных, среди которых хищники выедают сидячих животных, освобождая субстрат, морские ежи выедают водоросли нижних ярусов, снижая конкуренцию в сообществе и т.п. (Miller et al., 2018). Очевидно, эти и подобные им эффекты объясняют формирование АЗ и захват доступных субстратов.

Имеющиеся сведения о зональном характере распределения растительности (Перестенко, 1980; Петров, Поздеев, 1992; Lerving, 1966; Vadas, Steneck, 1988; Gattuso et al., 2006 и др.) с очевидностью показывают, что конфигурации любых сложных АЗ пояса растительности различных районов будут отличаться в зависимости от абиотических условий их формирования. При выраженных абиотических градиентах, наличии географических границ и геоморфологических неоднородностей, они должны представлять собой относительно упорядоченную систему из соподчиненных ячеек, состоящих из поясов АЗ высших таксонов и отдельных видов, разделенных экотонами, приходящимися на участки смены экологических условий (рис. 4.1.3, слева). Если же растительность существует в относительно однородных условиях, следует предполагать либо формирование АЗ единственного вида на всю ширину пояса растительности, либо более или менее хаотичную мозаику адаптивных зон отдельных видов (рис. 4.1.3, справа). Формирование такой мозаики будет обусловлено либо локальными нерегулярными изменениями условий каждого конкретного участка, либо, в некоторых случаях, конкуренцией между видами.

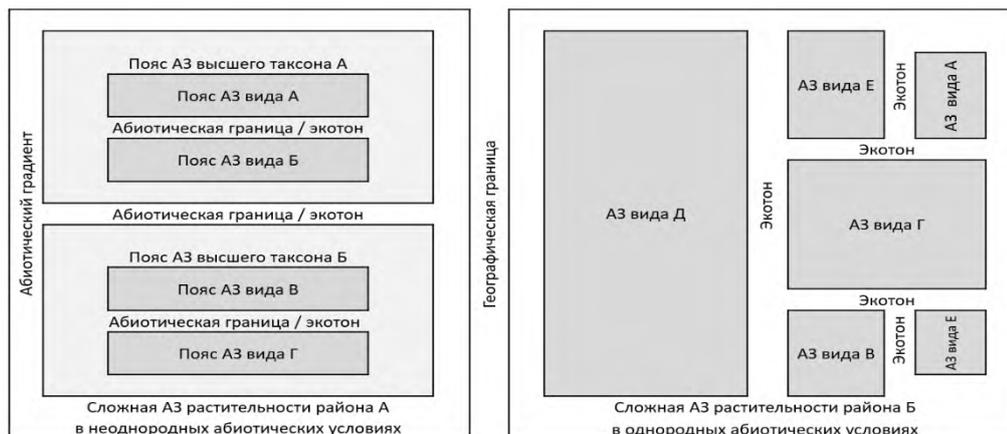


Рисунок 1.4.3 – Схема структуры сложных АЗ. Пояснения см. в тексте

Долгое время существовали два основных взгляда на природу биотического сообщества (Несис, 1977; Волвенко, 2018). В соответствии со воззрениями К. Мёбиуса (Möbius, 1877, по: Волвенко, 2018) в биоценоз входят только виды, связанные друг с другом биотическими связями. Такой точки зрения придерживалось множество отечественных и зарубежных ученых (Беклемишев, 1951; Сукачев, 1965; Clements, 1905; Clements, Shelford, 1939; Emerson, 1939; и др.). Противоположный взгляд был предложен К. Петерсенем (Petersen, 1913, 1915, 1918, 1924, по: Волвенко, 2018). В соответствии с ним сообщество выделяется механически и составляет лишь «регулярно повторяющиеся группы совместно встречающихся видов, опознаваемые и называемые по «бросающимся в глаза» многочисленным и наиболее характерным видам (dominant, principal, characteristic, common and attendant species)». Этот подход также имел множество последователей (Зёрнов, 1913; Броцкая-Зенкевич, 1939; Gleason, 1926, 1939; Curtis, McIntosh, 1951; Whittaker, 1951 и др.). В настоящее время предлагается взгляд на природу растительного сообщества, в соответствии с которым сообщества могут иметь разную степень связи между видами – от случайных сочетаний до сильно связанных комплексов (Миркин, Наумова, 2012). В связи с этим возникает вопрос, насколько выражены связи видов в сублиторальных растительных сообществах, иными словами, насколько виды верны друг другу? Если верность видов доказана, значит участки растительности скорее всего соответствуют мёбиусовскому взгляду на природу сообщества. Если же сочетания видов случайны, значит они представляют собой петерсеновские сообщества. Поскольку сообщества водной растительности отличаются низким уровнем фитоценотичности и в большей степени определяются абиотическими характеристиками среды, чем взаимодействием между видами (Миркин, Наумова, 2012), вероятнее всего их следует относить к петерсеновским.

Если участок растительности опознается только по одному, самому обильному виду, то этот участок можно понимать, как элементарное петерсеновское сообщество (ЭПС). На основании такого заключения И.В. Волвенко (2018) делает вывод от том, что АЗ эквивалентна ЭПС. К его рассуждениям следует добавить, что в отличие от сложного петерсеновского сообщества, представляющего собой лишь механический набор видов, возникновение ЭПС биологически обусловлено, поскольку оно появляется вследствие комплекса адаптаций доминанта к наличным условиям среды, в результате чего он одерживает победу над другими видами в борьбе за субстрат. Тогда ассоциация в условиях доминантной сублиторальной растительности – не абстрактная классификационная единица, а объективно существующая группа фитоценозов с общим ГД, расположенным на дне или ином субстрате на определенной площади в реальных границах своей АЗ. Системы АЗ, образуемые высшими таксонами, в этом случае должны (хотя бы до некоторой степени) соответствовать и высшим синтаксонам в классификации растительности. Сами высшие синтаксоны в этом случае также должны быть не классици-

кационными абстракциями, а реальными сообществами со своим расположением в пространстве. Наблюдаемые участки растительности, где соседствуют сообщества ламинариевых, либо фукусовых, либо красных водорослей, либо морских трав (Скарлато и др., 1967; Дальневосточный, 2004; Евсеева, 2007; Дуленин, 2008 и т.д.) вполне соответствуют такому взгляду.

Итак, соотношение между основными используемыми в настоящей работе понятиями следующие. Каждый фитоценоз может быть охарактеризован как АЗ, отражающая приспособительный аспект сообщества, либо как ЭПС, отражающее его ценотический аспект. Группы фитоценозов объединяются в ассоциации и отражают классификационный аспект сообществ. Фитоценозы, АЗ, ЭПС и ассоциации с одним ГД соответствуют друг другу.

На основании всего сказанного следует сформулировать **основную гипотезу** настоящей работы: пояс сублиторальной растительности представляет собой систему АЗ, сложенных пертерсеновскими сообществами. Эту гипотезу необходимо подтвердить или опровергнуть дальнейшим исследованием.

Следующим необходимым этапом изучения растительного покрова сублиторали видится исследование растительности других регионов на основании концепции АЗ. Это могло бы дать возможность для сравнения состава ее сообществ, как это сделано для флоры (Перестенко, 1994; Клочкова, 1998). Для осуществления такой задачи в обозримой перспективе целесообразно систематическое обобщение всех имеющихся данных о растительном покрове соседних регионов. До выполнения такой работы попытки указанного сравнения преждевременны и поэтому не входят в задачи настоящей работы.

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

2.1. Общая характеристика условий обитания сублиторальной растительности

Из комплекса условий обитания макрофитов складываются абиотические характеристики АЗ как пояса растительности в целом, так и отдельных сообществ. Целесообразно проанализировать эти условия в отношении сублиторальной растительности Дальнего Востока, сформулировав ряд общих гипотез относительно состава и распределения растительности, вытекающих из результатов этого анализа.

Подробные описания физико-географических условий обитания биоты дальневосточных морей России уже приведены в имеющихся обобщениях и сборниках (Охотское ..., 1993; Перестенко, 1994; Шунтов, 2001; Блинова, 2014; Ресурсы ..., 2020). Без привязки к биоте дальневосточных морей эти сведения содержатся в специальных изданиях (Лоция ..., 1984, 2003, 2017; Пищальник, Бобков, 2000а, б и т.д.) и на интернет-ресурсах (ЕСИМО, 2024). В связи с этим, условия обитания дальневосточной сублиторальной растительности здесь описаны кратко, на основании этих источников (рис. 2.1.1). Общие сведения о геоморфологии берегов Дальневосточных морей России приведены по монографии П.А. Каплина с соавторами (1991) и на основании анализа спутниковых карт берегов (Яндекс-Карты, 2024). Геоморфологические характеристики берегов модельных районов выполнены по собственным данным.

Географически (рис. 2.1.1) регион исследования представляет собой северо-восточные побережья Азиатского материка, омываемые водами Тихого океана и его морями – относительно изолированными Японским и Охотским и открытым Беринговым морем. Фитогеографически регион почти полностью охватывает приазиатскую часть бореальной зоны, которая разделяется на низкобореальную и высокобореальную подзоны (Перестенко, 1994). К первой относится вся российская часть Японского и южная часть Охотского моря, включая южный Сахалин и южные Курильские острова. Вторая включает большую часть Охотского моря (все районы к северу от южных Курил), все районы Берингова моря и тихоокеанские побережья восточной Камчатки, северных Курил и Командорских островов.

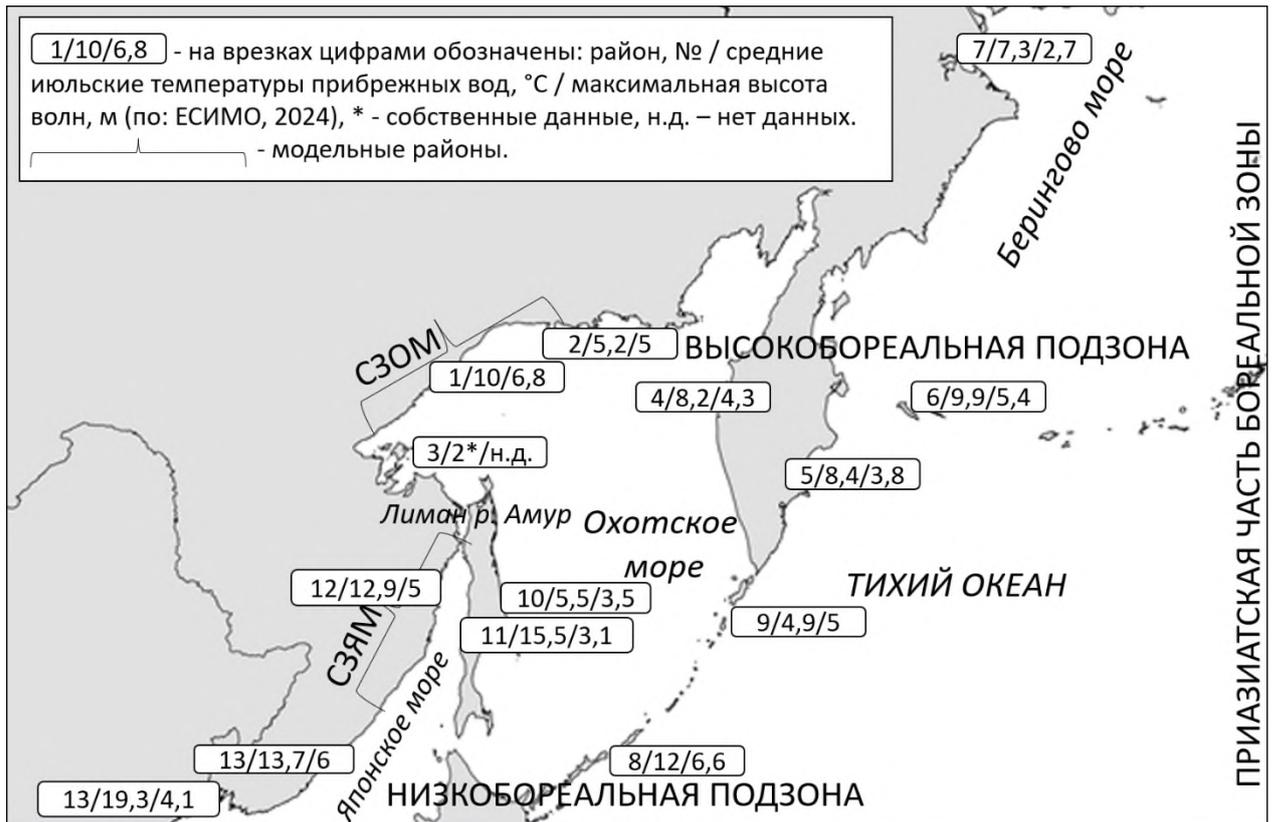


Рисунок 2.1.1 – Фитогеографическое зонирование, районы, температуры и высота волн прибрежных вод морей Дальнего Востока России. Районы: 1 – СЗОМ, 2 – север Охотского моря, 3 – Шантарские острова, 4 – западная Камчатка, 5 – восточная Камчатка, 6 – Командорские острова, 7 – Чукотка, 8 – южные Курильские острова, 9 – северные Курильские острова, 10 – восточный Сахалин, 11 – западный Сахалин, 12 – СЗЯМ, 13 – Приморье

Биогены. Существование макрофитов обеспечивают содержащиеся в воде биогенные минеральные вещества. Из биогенных элементов, которые могут оказываться в дефиците, водорослям необходим прежде всего азот и фосфор (Саут, Уиттик, 1990). В Охотском море в приповерхностном слое перед началом вегетации концентрации нитратов составляли 17-27 мкг-ат/л, фосфатов – 1,3-2,2 мкг-ат/л, а в Беринговом море концентрации этих биогенов были сходны с охотоморскими (Мордасова и др., 1991, по Шунтов, 2001). В приповерхностных водах Тихого океана летом содержание фосфатов составляло около 0,4 мкг-ат/л, а нитратов - около 4 мкг-ат/л (Шунтов, 2001). Японском море содержание нитратов было на уровне 2-10 мкг-ат/л, фосфатов 0,4-1,3 мкг-ат/л, т.е. в два раза ниже, чем в северных морях (Шунтов, 2001, по: Лапшина, Рачков, 1991). Тем не менее, растительность Японского моря в целом развита гораздо сильнее, чем растительность Охотского (Ресурсы ..., 2020). Очевидно, что донная морская растительность Дальневосточных морей в целом не испытывает недостатка биогенов, а особенности ее распределения определяются другими причинами.

Соленость. Фактором, лимитирующим распространение морской растительности, является соленость. Средние значения солености в прибрежной зоне морей Дальнего Востока Рос-

сии, как правило, находятся в пределах 30-34 ‰ и вполне благоприятны для развития сублиторальной растительности. Однако в приустьевых участках крупных рек соленость может снижаться до весьма низких значений. Например, в СЗОМ у пос. Охотск, вследствие впадения в море р. Кухтуй, соленость периодически падает до 7,5 ‰, а в СЗЯМ, в заливе Советская Гавань местами опускается до 0,7 ‰. Вследствие этого, на таких локальных участках морская растительность отсутствует. Единственной большой сильно опресненной акваторией, где не может существовать морская растительность, является лиман р. Амур, где средние значения солености в разные месяцы составляют 4,1-13,3 ‰, временами опускаясь до 0,06 ‰ (по: ЕСИМО, 2024).

Температура. Ведущим фактором комплексного широтного градиента, обуславливающего распределение растительности на Земле, является температура (Вальтер, 1982; Пузаченко, 2004). В июле, в период наибольшего развития растительного покрова в сублиторали, средне-многолетние поверхностные температуры прибрежных в районах низкобореальной подзоны – не менее 12 °С (здесь и далее – по ЕСИМО, 2024), а в районах высокобореальной подзоны – не более 10 °С (рис. 2.1.1). При этом в низкобореальной подзоне с юга на север прослеживаются закономерные отрицательные температурные градиенты от 19,3 °С в южном Приморье до 12,9 °С в СЗЯМ. В высокобореальных районах явных градиентов нет. Здесь температуры могут двукратно отличаться даже в соседних районах (например, 10 °С в СЗОМ и 5,2 °С – в северной части Охотского моря, 4,9 °С у северных Курил и 9,9 °С у Командорских островов).

Примечательно, что температуры в южных районах высокобореальной подзоны ниже, чем в северных ее районах (5,5 °С у восточного Сахалина и 4,9 °С у северных Курил против 8,4 °С у восточной Камчатки и 7,3 °С берегов Чукотки в Беринговом море). Это позволяет предполагать наличие градиентов в структуре растительности (вероятно, прежде всего количестве выявленных ассоциаций) в низкобореальной подзоне, в частности, в районах Японского моря. В то же время, вероятно, что в высокобореальной подзоне такие градиенты вряд ли обнаружатся. Морская растительность низкобореальных районов находится под влиянием центра видообразования, находящегося у Японских островов (Клочкова, 1996). В связи с этим, наиболее флористически богатые районы приходятся на южные, наиболее теплопроводные районы, находящиеся поблизости от этого центра – Приморье, Татарский пролив, южные Курилы (Клочкова, 1998). Это позволяет высказать гипотезу о том, что и ценотическое богатство сублиторальной растительности будет наибольшим в этих районах. Вероятно, оно может снижаться к северу (Кафанов, Кудряшов, 2000). Кроме того, могут наблюдаться некоторые статистические соотношения между флористическим и ценотическим богатством отдельных районов, которые следует попытаться выявить при выполнении настоящей работы.

Течения. Формированию широтных температурных градиентов препятствуют системы течений дальневосточных морей (рис. 2.1.2). Следует предполагать и влияние течений на рас-

пределение и характер растительности. Так, течения Японского моря (Западно-Сахалинское, переходящее у берегов СЗЯМ в течение Шренка, в свою очередь, переходящее у берегов Приморья в Приморское течение) переносят теплые воды южной части моря в Татарский пролив (Юрасов, Яричин, 1991; Пищальник, Бобков, 2000а), благодаря чему формируется температурная инверсия: у западных берегов Сахалина температуры (15,5 °С) оказываются выше, чем у расположенных ниже северных берегов Приморья (13,7 °С). Цусимское течение способствует переносу спор водорослей от центра видообразования у Японских островов во все районы российской части Японского моря (Клочкова, 1996). Следует ожидать, что благодаря географической близости к Японским островам, откуда споры водорослей могут переноситься посредством Цусимского и Южно-Приморского течений, наиболее ценотически богатой будет растительность южного Приморья.

В Охотском море Северо-Охотское течение переносит наиболее холодные воды северной части моря на юг (Дубина и др., 2012). Кроме того, ледовые массы, переносимые Северо-Охотским течением, концентрируются в районе Шантарских островов, благодаря чему здесь даже до июля могут наблюдаться температуры воды около 2 ° (собственные данные). Таким образом, Шантарские острова оказываются районом с наиболее суровыми климатическими условиями на всем Дальнем Востоке. Вследствие этого несмотря на то, что район находится у южной границы высокобореальной подзоны, его растительность, вероятно, должна быть бедной и соответствовать растительности самых северных районов Дальнего Востока. Аналогично, Пенжинское течение переносит холодные воды из северной в северо-восточную часть моря. Вдоль западной Камчатки воды из северной части моря переносит течение Северная ветвь. Вследствие такой системы течений следует полагать, что растительность всех районов северной части Охотского моря в ценотическом отношении будет сходной по составу и относительно бедной из-за суровости климатических условий и удаленности от центров видообразования. Вдоль восточного Сахалина с севера на юг переносит холодные воды Восточно-Сахалинское течение (Дубина и др., 2012). Благодаря этому температуры прибрежных вод восточного Сахалина (5,5 °С) оказываются почти в три раза ниже, чем у западного Сахалина. Вследствие этого, можно ожидать, что восточно-сахалинская сублиторальная растительность будет значительно беднее западно-сахалинской.

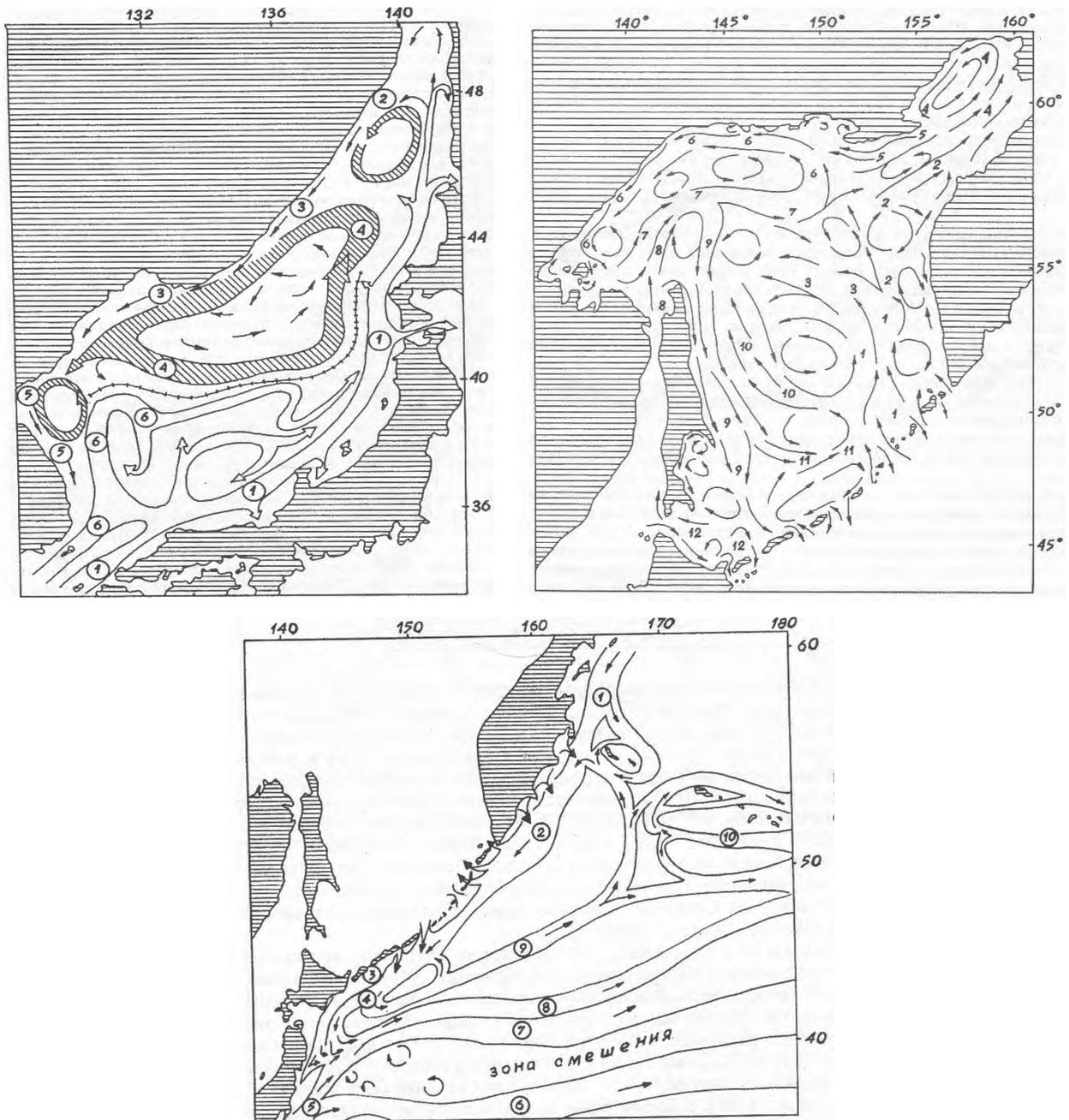


Рисунок 2.1.2 – Схемы течений дальневосточных морей России: Японского (слева сверху: светлые стрелки – теплые течения, стрелки со штриховкой – холодные течения, 1 – Цусимское, 2 – Шренка, 3 – Приморское, 4 – Южно-Приморское, 5 – Северо-Корейское, 6 – Восточно-Корейское (по: Яричин, 1980, из: Шунтов, 2001)), Охотского (справа сверху – Охотское: 1 – Западно-Камчатское, 2 – Северная ветвь, 3 – Срединное, 4 – Пенжинское, 5 – Ямское, 6 – Северо-Охотское, 8 – Амурское, 9 – Восточно-Сахалинское, 10 – Восточно-Сахалинское противотечение, 11 – Северо-Восточное, 12 – Соя (Чернявский и др., 1993, из: Шунтов, 2002)) и северо-западной части Тихого океана, включая юго-западную часть Берингова моря (внизу: 1 – Восточно-Камчатское, 2 – Курило-Камчатское, 3 – Прибрежное Ойясио, 4 – Ойясио, 5 – Куроисио, 6 – Северо-Тихоокеанское, 7 – Западный ветровой дрейф, 8 – Субарктическое, 9 – Противотечение Ойясио, 10 – Аляскинское (Горбанев, Добровольский, 1972, из: Шунтов, 2001))

Что касается Курильских островов, то южные острова оказываются под влиянием течения Соя, переносящего споры от берегов Японии, а северные – под влиянием Западно-

Камчатского течения, несущего воды из холодной части моря. Из этого следует предполагать, что ценотическое богатство Курильских островов должно закономерно отличаться: сублиторальная растительность южных островов должна быть богаче северных.

Что касается Берингова моря и северо-западной части Тихого океана, то здесь Восточно-Камчатское и Курило-Камчатское течения переносит холодные воды Берингова моря на юг, вдоль берегов восточной Камчатки и Курильских островов. Под влиянием Восточно-Камчатского течения оказываются и Командорские острова. Указанные обстоятельства позволяют ожидать и сходства сублиторальной растительности этих районов.

Геоморфология. Следующим фактором, обуславливающим богатство прибрежной биоты, нужно считать степень топического разнообразия прибрежной зоны. Топически разнообразные побережья как правило имеют более богатую биоту за счет увеличения количества экологических ниш, что показано на разных группах организмов (Клочкова, 1996, 1998; Дуленина, 2018). Разнообразие местообитаний формируется прежде всего геоморфологической структурой берегов в широком смысле, включая их находящиеся под водой части (Каплин и др., 1991), на которых и формируется растительный покров. Несмотря на то, что имеющиеся схемы геоморфологической структуры дальневосточных морских берегов (рис. 2.1.3) в силу своего общего характера не дают представления о топическом разнообразии некоторых участков (например, южного Приморья), и содержат некоторые фактические ошибки, они позволяют видеть, что наименьшее топическое разнообразие имеют побережья Охотского моря, и значительно большее – Японского и Берингова морей. В целом донная растительность с доминированием макроводорослей формируется преимущественно у абразионных и денудационных берегов на твердых грунтах от скалистых клифов до галечных равнин, а с доминированием морских трав – у аккумулятивных побережий на песчаных и илистых грунтах (Арзамасцев, Преображенский, 1990; Каплин и др., 1991; Петров, Поздеев, 1992; Петров, 2004).

В российской части Японского моря во всех районах, кроме южного Приморья, преобладают выровненные абразионные берега с обширными отрезками аккумулятивных берегов на относительно ингрессионных участках, т.е. во внутренних частях бухт и заливов. Наибольшим разнообразием геоморфологической структуры побережий: чередованием выровненных и ингрессионных участков с абразионными, денудационными и аккумулятивными типами берегов, отличается южное Приморье, и в частности, залив Петра Великого. Вследствие этого, южное Приморье отличается и наибольшим топическим разнообразием.

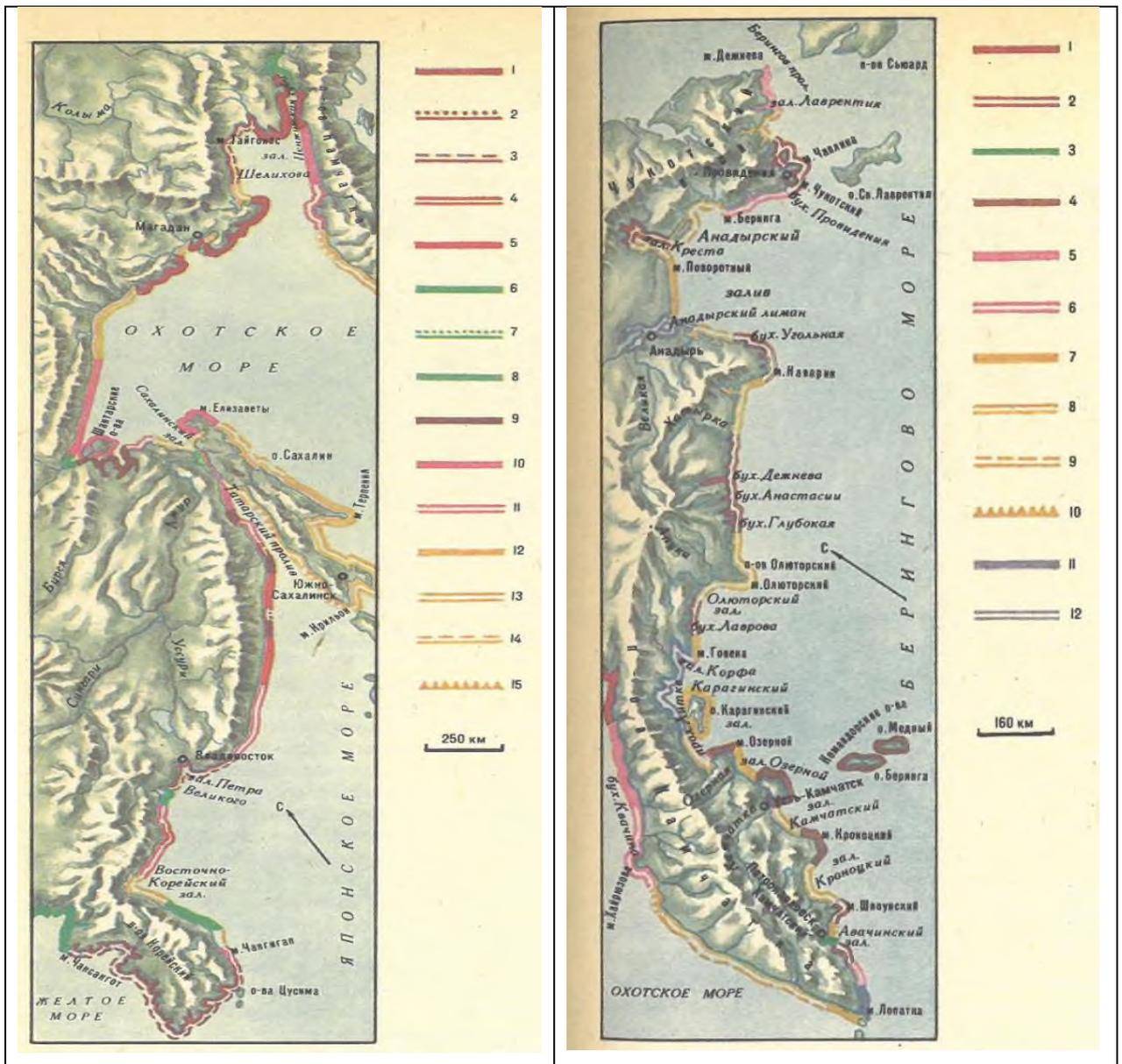


Рис. 2.1.3 – Геоморфологическая структура берегов Охотского и Японского морей, слева, 1 – тектонического расчленения, 2 – эрозионного расчленения, 3 – эрозионно-тектонического расчленения, 4 – складчатые, 5 – сбросовые, 6 – дельтовые, 7 – аллювиальных равнин, 8 – илистые, 9 – абразионно-денудационные потамогенные, 10 – абразионно-бухтовые, 11 – абразионно-аккумулятивные бухтовые, 12 – абразионные, 13 – абразионно-аккумулятивные, 14 – лагунные, 15 – аккумулятивные с отмершим клифом. Геоморфологическая структура берегов Берингова моря и Тихого океана, справа, 1 – тектонического расчленения, 2 – ледниково-тектонического расчленения, 3 – дельтовые, 4 – абразионно-денудационные, 5 – абразионно-бухтовые, 6 – абразионно-аккумулятивные бухтовые, 7 – выровненные абразионные, 8 – выровненные абразионно-аккумулятивные, 9 – лиманные и лиманно-лагунные, 10 – с отмершим клифом, 11 – абразионно-бухтовые вторично-расчлененные, 12 – абразионно-аккумулятивные бухтовые вторично-расчлененные (из: Каплин и др., 1991).

Охотское море отличается протяженными, относительно геоморфологически однородными районами. Берега Шантарских островов абразионные (собственные данные). Материковые побережья Охотского моря преимущественно выровненные. В северной части моря наблю-

дается чередование протяженных участков выровненных и ингрессионных абразионных, денудационных и аккумулятивных берегов (по: Белый, 2011). У западной Камчатки преобладают выровненные аккумулятивные побережья, характер которых хорошо просматривается на общедоступных спутниковых картах (Яндекс-Карты, 2024). Далее на юг, берега Курильских островов имеют преимущественно абразионный и денудационный характер, а Южно-Курильское мелководье состоит из обширных денудационных равнин, представляющих собой идеальный субстрат для развития растительного покрова макроводорослей. Берега восточного Сахалина большей частью выровненные аккумулятивные (Яндекс-Карты, 2024).

Тихоокеанское и берингоморское побережье восточной Камчатки, а также Чукотка характеризуется преобладанием абразионных и денудационных берегов с участками аккумулятивных во внутренних частях бухт и заливов. У восточной Камчатки чередование таких участков создает значительное разнообразие местообитаний. Из этого следует предполагать наличие ценотически богатой донной растительности у восточно-камчатского побережья.

В целом на Дальнем Востоке России наиболее топически разнообразными районами с чередованием открытых участков, мысов, бухт и заливов являются Приморье и восточная Камчатка, в то время, как например, ряд районов Охотского моря – восточный Сахалин, СЗОМ, западная Камчатка – относительно топически однородны и характеризуются преобладанием открытых слабоизрезанных берегов. В связи с этим, справедливо предполагать, что наиболее топически разнообразные районы будут ценотически богатыми, а топически однообразные – ценотически бедными.

Волнение. Максимальная высота волн отражает уровень гидродинамической нагрузки на берега. Наблюдения показывают, что растительный покров макроводорослей способен формироваться у абразионных и денудационных берегов независимо от уровня испытываемой ими гидродинамической нагрузки. Из этого следует, что растительность с доминированием макроводорослей будет формироваться у таких берегов при волновой нагрузке от минимальной в 2,7 м в Анадырском заливе на Чукотке до максимальной в 6,8 м в СЗОМ (рис. 2.1.1). Однако высокая волновая нагрузка у аккумулятивных берегов должна препятствовать возникновению растительного покрова, по крайней мере на мелководьях. Из этого следует предполагать отсутствие или бедность растительного покрова у аккумулятивных выровненных берегов у западной Камчатки, восточного Сахалина и на участках таких берегов в СЗОМ и в северной части Охотского моря.

Границы и градиенты среды. Далее, в структуре биоты могут формироваться как градиентные изменения, так и относительно дискретные, с формированием выраженных биотических границ, которые обычно обусловлены границами и градиентами среды обитания организмов, прежде всего, географическими (Кафанов, 2005; 2006; Жирков, 2010). В дальневосточных

морях России имеются участки как дискретных, так и относительно континуальных изменений условий обитания растительности. Наиболее яркий пример дискретного изменения абиотических условий между районами – СЗЯМ и СЗОМ, разделенные сильно опресненным лиманом Амура, который выступает абсолютным барьером для проникновения морских растений из одного района в другой. Поэтому фитогеографическая граница между низко- и высокобореальной подзонами проведена именно по лиману Амура (Перестенко, 1994). На этом основании необходимо предполагать, что не только флористический состав, но и растительность двух модельных районов должна резко отличаться друг от друга как по составу, так и по богатству. Восточные районы региона, от южных Курил до Чукотки, образуют дугу, протянувшуюся с юга на север более чем на 4 тыс. км с берегами, омываемыми водами Тихого океана. В связи с этим, весьма вероятно, что и растительность восточных районов региона на инфраценотическом уровне будет демонстрировать континуальные элементы своего сложения.

Кратко рассмотрев общие характеристики условий обитания дальневосточной сублиторальной растительности, остановимся более подробно на характеристиках модельных районов.

2.2. Особенности условий обитания растительности в СЗЯМ

Вдоль большей части района проходит горный хребет Сихотэ-Алинь (Люция, 2003), восточные склоны которого формируют преобладающие в районе абразионные берега (рис. 2.2.1). Вдоль большей части таких берегов под прибрежным клиффом располагается бенч. Его мелководная часть представляет собой выположенную валунно-глыбовую отмостку с незаметным уклоном дна. На расстоянии 50-100 м (местами до 2000 м) от берега, отмостка сменяется слабо-наклонными валунными склонами. СЗЯМ для удобства был разбит на 2 больших участка – южный и северный, разделенные мысом Сюркум (50° с.ш.), вдающимся на 15 км в море. В бухтах и заливах, напротив прибрежных озер, лагун и у устьев рек сформированы участки аккумулятивных (песчаных или мелкогравийных) берега. Ширина Татарского пролива на севере района составляет от 30 до 100 км, тогда как на юге – от 100 до 200 км, соответственно. Южная часть района переходит в открытые воды Японского моря. Закономерно изменяется и гидродинамическая нагрузка: в узкой северной части Татарского пролива высота волн достигает 2,5 м (http://www.esimo.ru/atlas/Jap/2_wavesheight_station_95052_1.html), тогда как в широкой южной – уже 6 м (http://www.esimo.ru/atlas/Jap/2_wavesheight_station_95042_1.html). В северную часть района из лимана Амура выносятся большие массы взвешенных аккумулятивных частиц. Вследствие этого на севере склоны абразионных берегов сменяются рыхлыми аккумулятивными грунтами (преимущественно илистыми) на глубинах 10-12 м, а на юге вплоть до 20-40 м

глубины располагаются выположенные денудационные галечно-валунные площади, ниже сменяющиеся песчаными и илистыми равнинами.



Рисунок 2.2.1 – Преобладающие типы берегов (слева, собственные данные) и главные особенности абиотических условий (справа) в СЗЯМ

Теплое Западно-Сахалинское течение в северной части Татарского пролива через систему круговоротов переносит свои воды в западную часть пролива. Благодаря этому здесь формируется течение Шренка (Лочия, 2003), которое движется на юг, постепенно остывая. Из-за такой системы течений, в районе формируется отмеченная ранее (Дуленин, 2008; Дуленин, Гусарова, 2016) инверсия поверхностных температур воды: они растут в северном направлении. Среднегодовые температуры в период гидрологического лета на участке к югу от мыса Сюркум составляют $11,2^{\circ}\text{C}$, тогда как на северном участке – $12,8^{\circ}\text{C}$ (по: Покудов, Власов, 1980; Пищальник, Бобков, 2000). Наши данные показали, что выявленная ранее для района инверсия температур (Дуленин, Гусарова, 2016) с более теплыми водами на севере и более холодными на юге, касается не только поверхностных, но и придонных вод, и летом выражена весьма резко (рис. 2.2.2). Так, в среднем исследованном диапазоне глубин (10–14 м) температура на севере района составила 11°C , тогда как на юге 3°C . Очевидно, что столь резкая выраженность инверсии не может быть постоянной и, скорее всего, вызвана временными местными гидрологическими особенностями. Тем не менее, полученные данные следует принять во внимание.

Потепление вод у южной границы района следует объяснять действием меандров Западно-Сахалинского течения, проникающих к приматериковой части пролива в районе 47° с.ш. (Юрасов, Яричин, 1991). Целесообразно рассмотреть влияние имеющихся градиентов на растительность района.

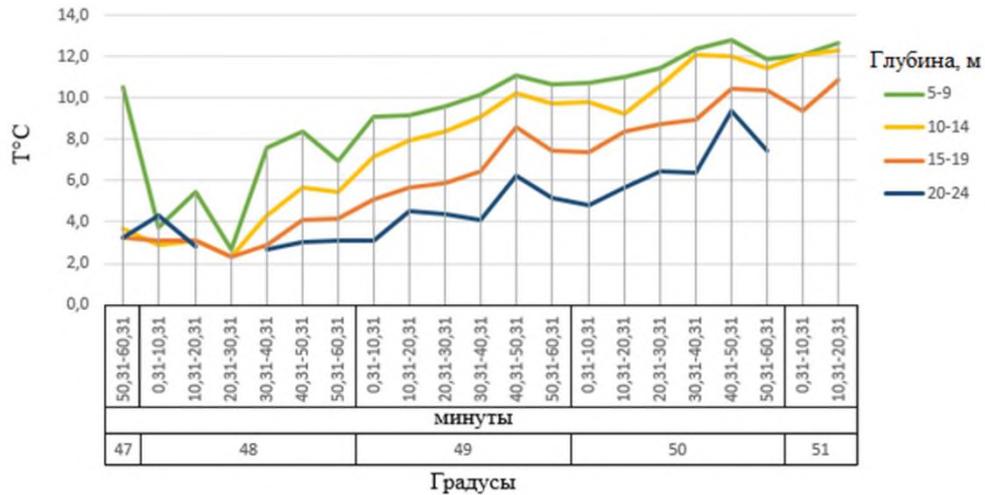


Рисунок 2.2.2 – Придонные температуры СЗЯМ по данным съемки с микро-ТНПА на НИС «Убежденный», июль 2021 г.

В середине района находится географическое препятствие – мыс Сюркум, который вдается в море на 15 км и формирует отвесный клиф, уходящий под воду на глубину до 20 м. Мыс омывается относительно холодными водами открытой части пролива и служит естественным барьером на пути более теплых вод течения Шренка. Благодаря этому, при относительно равномерном годовом ходе температур вдоль побережий с апреля по июнь, т.е. в период начала активного роста водорослей, близ мыса наблюдается отрицательная температурная аномалия: температура воды здесь на 1,2° С ниже, чем на соседних участках, вода прогревается до положительных температур с задержкой в месяц (по: Пищальник, Бобков, 2000а).

Из сказанного следует предполагать, что инверсия температур будет препятствовать формированию фитоценотического широтного градиента в пределах района, растительность будет формировать пояса, соответствующие расположению клифов, отмостки бенча и его склонов, а на участке м. Сюркум будет располагаться фитоценотическая граница.

2.3 Условия обитания растительности в СЗОМ

Условия формирования растительного покрова в СЗОМ значительно отличаются от таковых в СЗЯМ (рис. 2.3.1). Здесь отсутствуют значительные географические препятствия на протяжении 900 км его побережий. Однако у его северо-восточной границы расположен полуостров Лисянского, который вдается в море на 35 км. Берега полуострова имеют преимуще-

ственно абразионный характер и представляют собой отвесные клифы, уходящие в глубину на 20-30 м, где сменяются песками. В районе этого полуострова можно предполагать наличие фитоценотической границы.

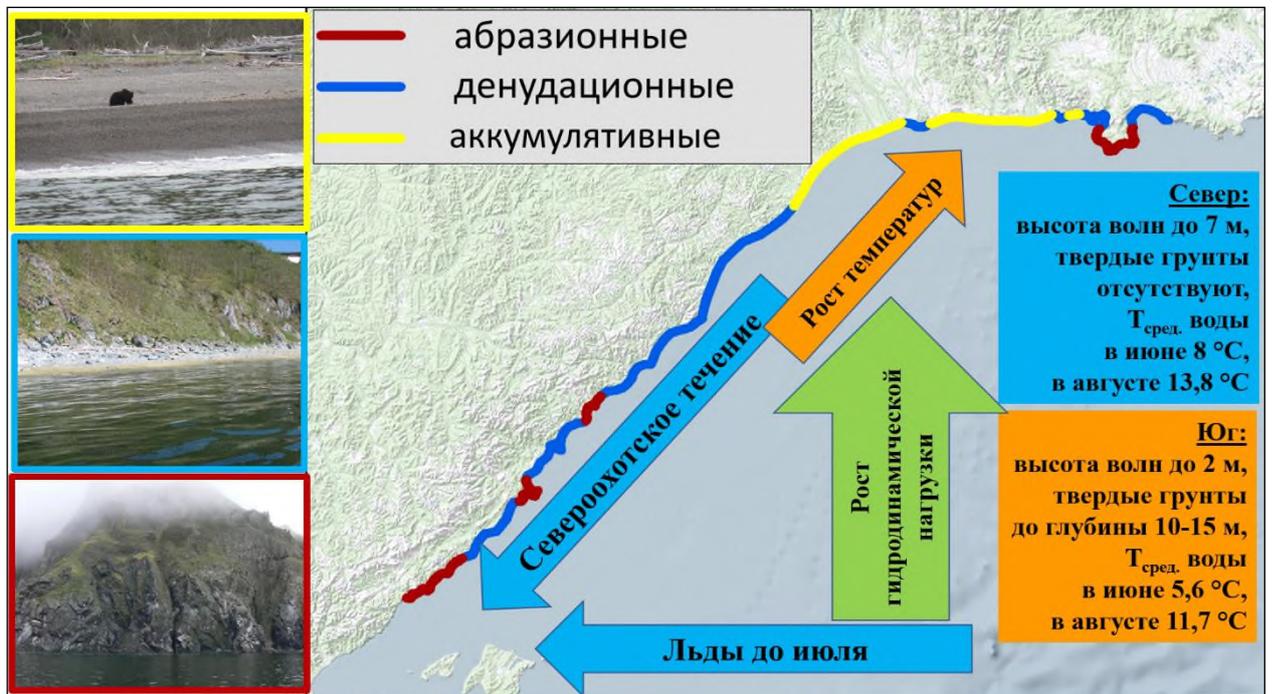


Рисунок 2.3.1 – Преобладающие типы берегов (слева, собственные данные) и главные особенности абиотических условий (справа) в СЗОМ

Далее, у юго-западных границ района, в западной части Удской губы, берега также имеют абразионный характер. Они формируются отвесными клифами. Весьма умеренная волновая нагрузка на этом участке с максимальной высотой волн до 2 м (<http://www.esimo.ru/atlas/Oxot>), способствует оседанию аккумулятивных фракций грунта на дне. Вследствие этого клифы сменяются песчаными равнинами уже на глубине 5-10 м, а ширина пояса твердых грунтов, пригодных для заселения растительностью, нередко не превышает 10 м. Кроме того, Северо-Охотоморским течением в Удскую губу переносятся льды, которые могут встречаться здесь до июля включительно, вследствие чего растительность этого участка подвергается интенсивному истиранию льдами. Льды способствуют выхолаживанию прибрежных вод, поэтому даже летом температуры воды здесь составляют от 0,5 до 4° С, в среднем около 2° С. Низкие температуры воды также препятствуют развитию водорослевого пояса на участке.

Вдоль всего побережья на протяжении около 600 км преобладают денудационные берега, которые образуют под водой относительно однородные склоны, сменяющиеся аккумулятивными фракциями грунта на глубине 10-12 м. Преобладающие выровненные берега испытывают относительно равномерную волновую нагрузку. Из этого следует предполагать, что диапазон глубин формирования растительности будет узким, а отдельные ценоотические пояса внутри растительного покрова не будут выражены. Формирования отдельных ценоотических поясов

растительности можно ожидать вдоль участков абразионных берегов общей протяженностью около 100 км с клифами, уходящими под воду на глубину 20-35 м. Напротив, стоит ожидать отсутствие растительности вдоль участка аккумулятивных берегов протяженностью 300 км, испытывающего максимальную волновую нагрузку с высотой волн до 7 м.

Итак, рассмотрение условий обитания сублиторальной растительности Дальнего Востока России позволяет сформулировать ряд гипотез:

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 ценоотическое 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 у западной Камчатки, восточного Сахалина и на участках таких берегов в СЗОМ и в северной части Охотского моря.
5. У материковых побережий Азии между низкобореальной и высокобореальной подзонами должна формироваться дискретная ценоотическая граница между подзонами по лиману р. Амур, а у островных и полуостровных дуг распределение растительности между районами, вероятно, должно иметь континуальный характер.

Эти гипотезы целесообразно проверить в настоящей работе.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1 Объем материала

Японское море. В СЗЯМ материалы получены в экспедициях ХабаровскНИРО (ранее ХфТИНРО) с 1999 по 2024 гг. Данные собраны в районе от мыса Туманного на юге (47°24' с.ш., 139°03' в.д.) до мыса Южного на севере (51°40' с.ш., 141°06' в.д.), т.е. в пределах Хабаровского края (рис. 3.1.1, табл. 3.1.1). Съёмки выполняли на НИС (научно-исследовательских судах) БИФ ВНИРО (Базы исследовательского флота ВНИРО) «Потанино» и «Убежденный», на теплоходе «Атмосфера», а также с борта МС Yamaha Fish – 22 длиной 6,5 м. С борта маломерных судов исследования проводили сотрудники лаборатории «Совгаванская» ХабаровскНИРО.

Таблица 3.1.1 – Материалы, собранные в СЗЯМ

Год	Суда	Районы	Глубина, м	Протяженность, км	Число станций, методы
2024	Катер Yamaha Fish – 22	м. Бычий – бух. Андрея	1-6	125	50 НП
2021		м. Красный Партизан – бух. Андрея	1-6	50	11 НП
2020		м. Бычий – бух. Андрея	1-6	125	21 НП, 60 БПЛА
2019		м. Бычий – м. Травяной	1-6	130	81 НП
2018		м. Красный Партизан – бух. Андрея	1-6	50	10 НП
2016		м. Сюркум – м. Песчаный	1-6	170	36 НП
2015		бух. Аджима – м. Сюркум	1-22	220	87 (37 НП, 50 ВС)
2012		зал. Советская Гавань – бух. Иннокентия	1-20	40	154 ВС
2011		зал. Советская Гавань	1-26	30	40 ВС
2009		м. Успения – м. Сюркум	0-22	190	122 ВС
2008		зал. Советская Гавань – бух. Нельма	0-26	210	185 ВС
2011		Теплоход «Атмосфера»	зал. Чихачева	0-24	20
2010	НИС «Потанино»	м. Туманный – м. Южный	0-22	600	711 ВС
2021	НИС «Убежденный»	зал. Накатова – м. Аварийный	1-30	430	400 ВС, 409 ТНПА, 33 БПЛА
1999		м. Аукан – м. Успения	1-22	130	353 ВС
Итого:			0-30		3792

Примечания: НП – наблюдений с поверхности, ВС – водолазных станций, БПЛА – полетов беспилотных летательных аппаратов, ТНПА – погружений телеуправляемых необитаемых подводных аппаратов.

Во время НИР выполняли водолазные съемки, подводные наблюдения с ТНПА, наблюдения с поверхности. Кроме того, проводили аэрофотосъемку при помощи БПЛА. Подробно методики выполнения съемок перечисленными средствами описаны ниже. Всего было проведено 14 экспедиций, во время которых выполнено 3792 станции (табл. 3.1.1). Данные получены в июле-сентябре в период гидрологического лета, т.е. по летнему аспекту растительности.

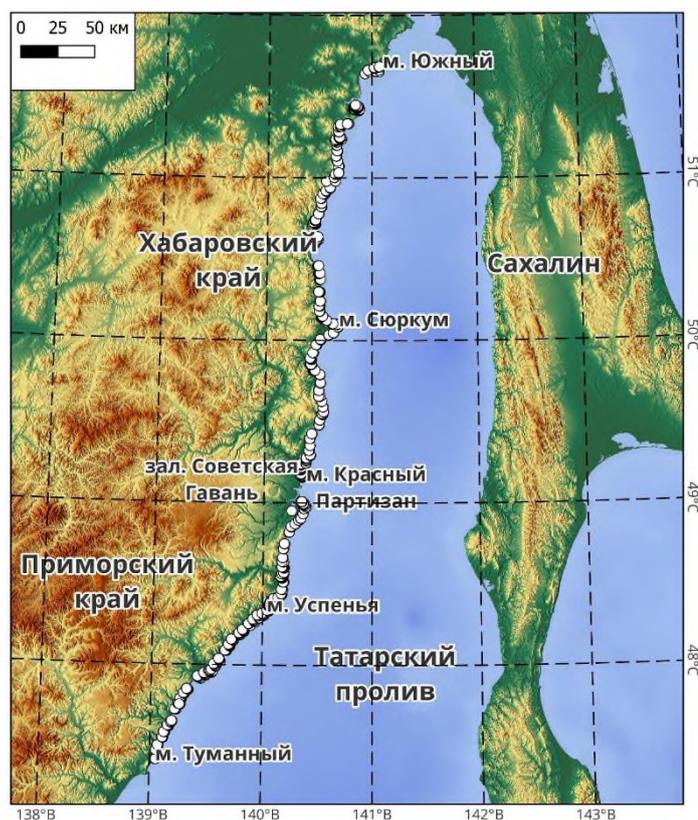


Рисунок 3.1.1 – Район исследований в СЗЯМ, 1999-2024 гг.

Охотское море. По СЗОМ использованы данные икорных съемок на нерестилищах сельди с 2002 по 2022 гг. (табл. 3.1.2, рис. 3.1.2) и некоторые сведения, полученные с 2001 г. Для количественного анализа использованы наиболее репрезентативные данные 2008-2020 гг. Как правило, съемки выполнялись в районах от мыса Борисова ($55^{\circ}54'$ с.ш., $137^{\circ}23'$ в.д. на юго-западе до Ейриной губы ($59^{\circ}20'$ с.ш., $145^{\circ}47'$ в.д. на северо-востоке. В 2009 г. выполнена одна специализированная гидробиологическая съемка после выклева икры на нерестилищах сельди. Данные собраны сотрудниками ХабаровскНИРО Р.К. Фархутдиновым, С.Д. Пономаревым, А.С. Пономаревым и автором. Автор принимал непосредственное участие в шести икорных и гидробиологической съемках, самостоятельно выполнив не менее 300 водолазных погружений. Все водолазные съемки выполнены с борта среднетоннажных судов (НИС, принадлежащие БИФ ВНИРО «Потанино» и «Убежденный», а также ПТР «Иней»). Всего использованы данные 7298 наблюдений.

Таблица 3.1.2 – Материалы, собранные в СЗОМ

Год	Суда	Районы	Глубина, м	Протяженность, км	Число наблюдений и методы
2021	МС	бух. Круглая, Тунгусская	0–12	10	46 ТНПА, 60 БПЛА
2022	НИС «Убежденный»	зал. Аян – Ейринойская губа	3–13	650	439 ВС, 429 ТНПА, 101 БПЛА
2020			2–16	650	492 ВС
2019		Удская губа – зал. Ушки	2–14	1000	486 ВС
2018		м. Лантарь – Ейринойская губа	2–11	750	506 ВС
2017		зал. Аян – зал. Ушки	2–13	800	522 ВС
2014	НИС «Потанино»	зал. Аян – Ейринойская губа	1–23	650	412 ВС
2015			2–16	750	580 ВС
2013			2–13	750	592 ВС
2012		м. Борисова – Ейринойская губа	2–21	750	509 ВС
2011			2–13	750	425 ВС
2010			2–12	750	390 ВС
2009		м. Борисова – зал. Ушки	2–15	850	395 ВС
2009		Удская губа – зал. Ушки	2–24	1000	200 ВС
2008	ПТР «Иней»	м. Борисова – Ейринойская губа	2–20	750	286 ВС
2005		зал. Аян – Ейринойская губа	2-20	650	88 ВС
2002		зал. Аян – м. Нонгдан	2-26	370	145 ВС
2003	МС	Зал. Феодота – м. Мирмолан	2-35	42	100 ВС
Итого:			0–35		7203



Рисунок 3.1.2 – Район исследований в СЗОМ, 2002-2022 гг.

Данные собраны с середины мая по середину июня, в период гидрологической весны, т.е. по весеннему аспекту растительности. В 2009 г., кроме того, выполнена съемка с середины июня по середину июля, в период гидрологического лета, по летнему аспекту растительности.

Весь дальневосточный регион был разделен на 13 районов: 1 – 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 – СЗЯМ, 13 – Приморье. Районы выделены условно, по принципу относительной географической обособленности, с учетом сходства абиотических условий формирования растительности: геоморфологических характеристик, температурных условий и степени гидродинамической нагрузки на берега, выраженной в максимальной высоте волн. Районы сопоставимы по протяженности (порядка тысячи километров). Расположение и характеристики районов показаны в Главе 2 (рис. 2.1.1.-2.1.3).

3.2. Методика водолазных съемок

ВС проводили как с использованием специализированных водолазных НИС, так и с борта МС. Во время гидробиологических съемок среднетоннажные НИС выступали в роли материнского судна обеспечения, на котором находилась водолазная станция и лаборатория. Экипаж, как правило, состоял из 24-26 человек, включая 4 членов научной группы и 2-4 водолазов. Максимальная скорость НИС составляла 8 узлов (15 км/ч), время выхода на полный ход от начала подъема якоря – до 1,5 часов. Глубина на якорных стоянках была не менее 10 м на удалении не менее 0,5 мили от берега, глубина на стоянках в дрейфе – не менее 20 м на удалении не менее 1 мили от берега. Непосредственно съемку, как правило, осуществляли с водолазного бота длиной 6 м со скоростью хода до 5,5 узлов (10 км/ч) и рабочей мореходностью до 3 баллов (высота волны до 0,6 м) по шкале Бофорта. В условиях прибоя и выраженных перепадов рельефа дна в прибрежной полосе при волнении 3 балла глубина съемки по соображениям безопасности была не менее 5 м, при волнении 1-2 балла – не менее 3 м. Время выполнения каждого разреза составляло в среднем 0,5 часа, время перехода между разрезами – от 0,5 до 1,5 часов, в зависимости от их расположения и погоды. НИС вставал на якорь для выполнения 3-4 разрезов. Бот спускали на воду в месте выполнения первого разреза, после чего НИС снимался с якоря и переходил к заранее запланированному месту стоянки близ последнего разреза, где дожидался бота.

Использовали легководолазное снаряжение. Во время водолазных съемок вдоль побере-

жья выполняли гидробиологические разрезы, ориентированные перпендикулярно береговой черте. Расстояние между разрезами составляло от 0,5 до 10 км, в зависимости от типов побережий и однородности биоты. На каждом разрезе в зависимости от рельефа дна на расстоянии от 10 до 500 м располагали от 2 до 10 станций. В Охотском море во время икорных водолазных съемок на нерестилищах сельди расстояние между станциями составляло от 50 до 100 м. Регулярный отбор данных выполняли, как правило, на глубинах от 2 до 20 м в Японском море и от 2 до 12-14, т.е. до нижней границы пояса растительности в Охотском море. При необходимости, делали поправки глубины, ориентируясь по таблицам приливов и расположению поясов литоральной и сублиторальной растительности. В отдельных случаях обследованы глубины до 22-26 м в Японском море и до 35 м в Охотском море.

Для рекогносцировки использовали эхолоты и средства подводного видеонаблюдения. Количественный учет вели по большей части с «квадратного локтя», т.е. с квадратной учетной площадки площадью приблизительно 0,25 м², сторона которой равна длине локтя водолаза (около 0,5 м). Кроме того, использовали рамки площадью 0,25 м² и 1 м² и полурамки площадью 0,5 м² (Дуленин, 2017б). При низкой плотности крупных растений, их обилие на каждой станции оценивали вдоль трансект длиной от 10 до 100 м в полосе шириной 2 м. Использовали мерные фалы длиной до 20 м, утяжеленные свинцовой нитью. Отбор проб выполняли в одной либо в трех повторностях. Водолазы применяли средства подводной фото- и видеосъемки (цифровые фотоаппараты в подводных боксах, экшен-камеры).

Удельную биомассу (УБМ, кг/м²) учитывали путем отбора с площадок в 1 м² для относительно редко расположенных растений и в 0,25 м² с последующим пересчетом на 1 м² – для плотно расположенных. В сборах икорных съемок в Охотском море присутствовали обыкновенные водоросли. Для них УБМ вычисляли, как разность УБМ обыкновенного субстрата и икры. Водоросли из поднятых на борт проб (включая попавшие в пробы краснокнижные виды) после очистки от икры, определения видового состава и взвешивания возвращали в естественную среду обитания.

Проективное покрытие (ПП) определяли глазомерным способом без использования инструментальных методов (Василевич, 1969; Денисов, 1972) путем осмотра 10-100 м² дна, в зависимости от характера поселений и видимости и для удобства указывали в долях от единицы (Миркин, 1989). При ПП от 0,1 до 1 использована равномерная шкала ПП (Миркин и др., 1989) с шагом в 0,1. При меньшем ПП, его указывали с точностью до 0,01. В условиях плохой видимости ПП не учитывали. Обработка данных о ПП выполнена с применением непараметрических статистических тестов (Резник, 2008). В качестве показателей, характеризующих выборки, использованы медианы, моды и максимумы. В качестве характеристики общего развития рас-

тительного покрова использовали показатель общего проективного покрытия дна растительностью (ОПП).

Уклон дна в 1-4° указывали как незаметный, в 5-19° – как слабый, в 20-59° – как крутой, в 60-90° – как отвесный (по: Арзамасцев, Преображенский, 1990).

Виды определяли по Перестенко (1994), Клочковой (1996), Клочковой с соавторами (2009а, б). Названия таксонов приведены по Guiry, Guiry, 2024. Данные по корковым известковым водорослям (КИВ) СЗЯМ приведены без разделения по видам в связи со сложностью отбора и определения их проб в полевых условиях. Аналогично, в СЗОМ из-за невозможности количественного видового учета обычных водорослей нижних ярусов, обилие красных водорослей, собранных во время икорных съемок, указывали без разделения по видам. Макрофиты литорали и сублиторальной каймы исключены из рассмотрения, исходя из специфики сбора материалов.

3.3 Методика съемок с ТНПА

Съемки выполняли, используя выработанные методические приемы (Дуленин, Кудревский, 2019; Дуленин и др., 2022а, Приложение 1). Обследовали глубины от 1 до 30 м на удалении от 1 до 2000 м от берега. Дно осматривали в отдельных точках, на трансектах, ориентированных параллельно берегу и на разрезах, расположенных перпендикулярно берегу. Во время каждого погружения обследовали по 50-500 м² поверхности дна. Осмотры проводили как стационарно, так и в движении. Кроме того, ТНПА применяли как инструмент рекогносцировки при водолазных съемках.

Использовали микро-ТНПА Chasing M2 и Qysea Fifish V6 (вес 4,5 и 4,0 кг, соответственно, погружение до 100 м, скорость до 3 узлов, фото 12 Мп, видео 4К, подсветка 2*2000 лм, внутренний сменный аккумулятор на первом и встроенный на втором аппарате) (рис. 3.3.1). Для количественного учета камеру ориентировали в надир, т.е. вниз перпендикулярно дну, насколько это было возможно в условиях волнения и течений. Для улучшения детализации снимали при 100 % яркости осветителей. Активное перемещение при помощи движителей применяли для осмотров отдельных объектов. При регулярной съемке движители блокировали, перемещая аппарат посредством кабеля в пассивном режиме, как правило, в дрейфе. Для сообщения аппарату отрицательной плавучести, к его носовой части на расстоянии 0,5 м от камеры крепили свинцовый груз весом 2 кг, благодаря чему ТНПА стабилизировался перпендикулярно дну, сохраняя относительную неподвижность, фиксированное расстояние до грунта (0,5 м) и площадь снимаемого пространства (1,4 м²) при посадке груза на дно.

Подводным роботом, как правило, управляли 2 человека – операторы контроллера (пульта управления) и кабель-троса. Контроллер соединялся с аппаратом кабелем длиной 100 м и прочностью на разрыв 100 кг. Изображения (рис. 3.3.2) передавались на смартфон оператора через Wi-Fi в мобильном приложении с данными телеметрии (курс, глубина, наклон, температура воды, работа двигателей, удержание глубины, остаточный заряд батареи, состояние связи со смартфоном, состояние памяти, разрешение съемки и продолжительность текущего записываемого ролика). На каждой станции делали по несколько (3-20, в зависимости от задач, однородности растительности и условий съемки) скриншотов (снимков экрана), сохраняя их в память смартфона, или фотографий. Для работы при солнечном свете устанавливали максимальную яркость экрана смартфона. Параллельно снимали видеоролики осматриваемых участков дна, которые сохранялись в памяти ТНПА. Видео снимали в максимальном разрешении. Встроенный термодатчик ТНПА позволял выполнять измерения придонной температуры при каждом погружении.

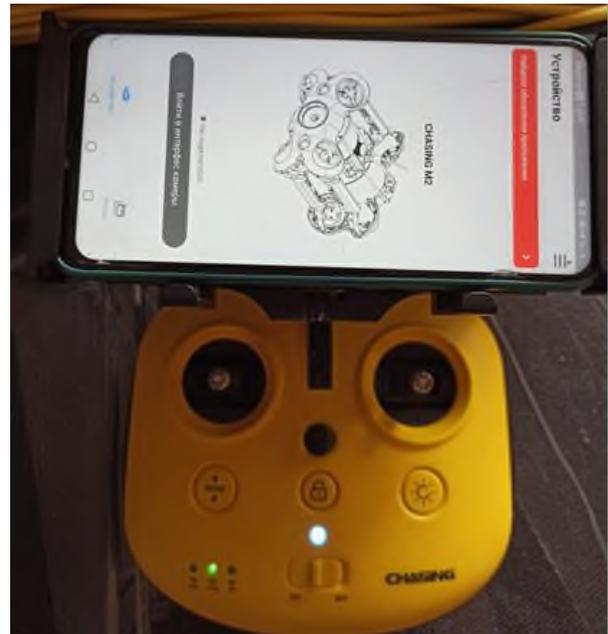


Рисунок 3.3.1 – Микро-ТНПА Chasing M2 (слева) и его контроллер с закрепленным на нем смартфоном и готовым к работе мобильным приложением Chasing GO 1 (справа)



Рисунок 3.3.2. – Скриншот интерфейса мобильного приложения Chasing Go1, использовавшегося для фото- и видеосъемки дна с борта ТНПА Chasing M2

3.4 Методика съемок с БПЛА

При проведении исследований использовано следующее оборудование и программное обеспечение: БПЛА производства DJI (Phantom 4 Pro v2, Mavic 2, Mini 2); высокопроизводительные ноутбуки (ОЗУ 16-32 Гб, процессор 6-8 физических ядер, видеокарта 8 Гб) – для подготовки и обработки картографических данных, фотограмметрической обработки снимков; полетное ПО Map Pilot Pro для iPad и iPhone, Litchi для Android для построения полетных миссий и выполнения автоматизированной аэрофотосъемки; ПО Agisoft Metashape Professional для Windows – для фотограмметрической обработки данных аэрофотосъемки (сборки ортофотопланов); ПО для обобщения и анализа картографических данных – настольная ГИС Global Mapper для Windows.

Полеты выполняли как в режиме ручного управления, так и по спланированным до старта маршрутам (полетным миссиям) с заданными характеристиками (рис. 3.4.1). Фотосъемку выполняли в надир (камера наклонена под углом -90° , перпендикулярно поверхности). Высота полетов составляла от 4 до 500 м, протяженность от 100 м до 10 км, удаление от оператора от нескольких метров до 4 км. Продолжительность полетов была от 1 до 25 минут. Во время каждого полета расходовалось от 5 до 95 % заряда батареи. На одном заряде батареи выполняли от 1 до 5 полетов. В течение дня делали от 2 до 24 полетов. Полеты выполняли с борта судна либо с берега.

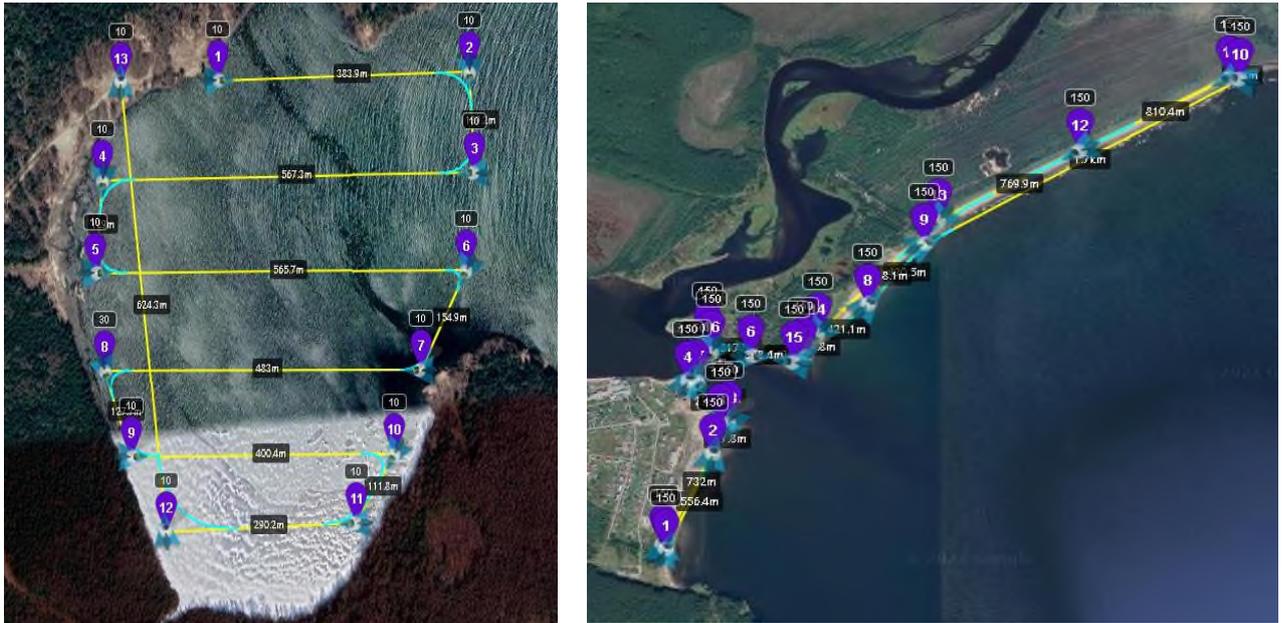


Рисунок 3.4.1 – Примеры планирования автономных миссий для выборочной фотосъемки (слева) и тотальной фотосъемки (справа) некоторых бухт СЗЯМ в сентябре 2020 г. Числа обозначают номер путевой точки (в сиреновом значке), высоту полета на данном участке миссии (в черном значке) и длину сегмента между смежными путевыми точками (в черном значке с окончанием «m») в метрах

Для тотальной аэрофотосъемки отдельных бухт либо протяженных участков прибрежной зоны выполняли протяженные полеты (0,5-10 км) на высоте от 150 до 500 м. Во время таких полетов вели интервальную фотосъемку. Интервал устанавливали по времени (2-20 секунд) или по расстоянию (через каждые 30-100 м), в зависимости от высоты и скорости движения. Для последующей фотограмметрической обработки фотоснимков и построения ортофотопланов обследованных участков побережий, интервалы планировали таким образом, чтобы обеспечить необходимое для этого 80 % перекрытие смежных снимков. Фотосъемку выполняли так, чтобы в каждом кадре была видна часть берега.

Для выборочной фотосъемки выполняли протяженные полеты (3-5 км) на высоте 10 м с интервалом в 20 м. В отдельных случаях интервал был сокращен до 2 м. Для точечной рекогносцировочной съемки БПЛА поднимали над оператором на высоту от 10 до 500 м, выполняя несколько дублирующих снимков.

В солнечную погоду скорость при съемке выставляли в 40 км/ч, в пасмурную, для уменьшения смазывания снимков – 15-20 км/ч, а при низкой облачности – 7 км/ч. Отдельно задавали параметры съемки: разрешение (максимальное 12-20 Мп), формат кадра (для обеспечения наибольшего охвата прибрежной полосы – широкий, 16*9). Продольное перекрытие снимков, чувствительность, выдержка, диафрагма, приблизительное время миссии, в большинстве случаев регулировались автоматически. Параметры миссий при необходимости корректировались непосредственно перед началом полетов на месте, с мобильного устройства.

После старта автономной миссии БПЛА самостоятельно осуществлял выход на начальную точку маршрута и после ее окончания возвращался в домашнюю точку либо оставался в режиме ожидания в конечной точке миссии. Полеты выполняли как на участках с сотовым интернет-покрытием, так и в местах, где оно отсутствовало. Миссии выполнялись как при наличии связи с пультом управления, так и при ее отсутствии. После выполнения полетов, полученные фотоматериалы загружали с карты памяти БПЛА на ПК для дальнейшей обработки.. Разрешение снимков на местности составляло от 1 до 20 см/пикс. Выходными данными беспилотной фотосъемки были ортофотопланы и ортофотоснимки. По суше доставку БПЛА к обследуемым участкам выполняли пешком и на автомобиле. В качестве средства доставки по морю использовали МС и среднетоннажные НИС. По необходимости, частные методические особенности отдельных обследований приводятся в разделе Приложения 1, посвященном результатам использования БПЛА для изучения донной растительности.

3.5 Методы использования программного обеспечения

Использование мобильной ГИС в полевых условиях. Для ориентирования на местности и записи текущих атрибутивных данных съемки использовали мобильные ГИС NextGIS Mobile (<https://nextgis.ru/nextgis-mobile>) и AlpineQuest (<https://alpinequest.net>) для Android, установленные на мобильное устройство (рис. 3.5.1).

Для удобства работы, мобильную ГИС устанавливали на отдельное мобильное устройство, не задействованное в управлении микро-ТНПА и БПЛА. Треки передвижений, координаты и характеристики станций записывали при помощи мобильной ГИС. Полученные данные экспортировали в настольную ГИС. Данные съемки непосредственно во время ее выполнения вносили в векторные слои с атрибутивными таблицами в мобильной ГИС. Таблицы NextGIS Mobile редактировали под текущие задачи съемки непосредственно в NextGIS Mobile, задавая количество, название и свойства каждого столбца в атрибутивной таблице. У нас они включали автоматически заполняемые строки с географическими координатами, датой и временем. Со смартфона записывали номер станции, глубину, тип грунта, данные об обилии регулярно встречающихся растений и животных.

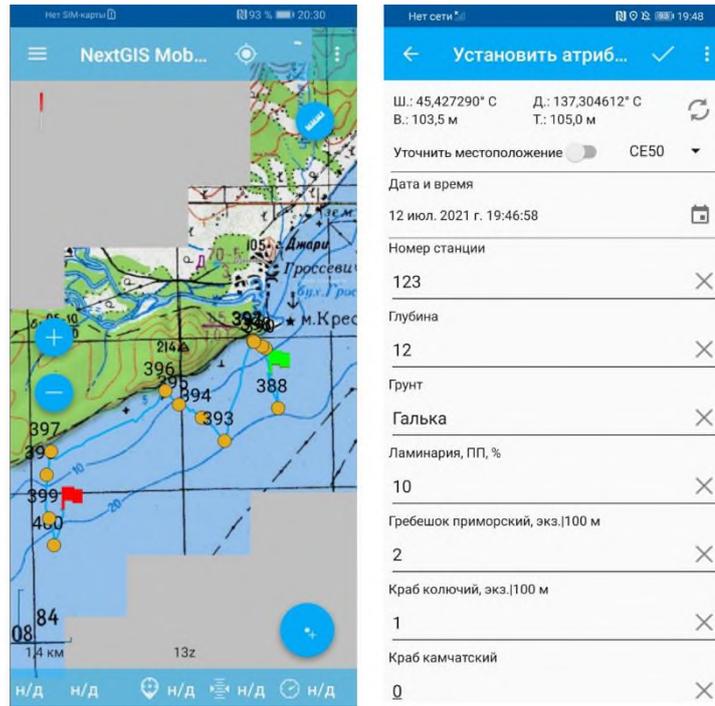


Рисунок 3.5.1 – Скриншоты интерфейсов мобильной ГИС NextGIS Mobile. Слева – карта участка съемки с обозначенными на ней пронумерованными станциями (желтые кружки) и треком перемещений бота (синяя линия между зеленым и красным флажками). Справа – пример оформления таблицы для забивки данных съемки

Геореферирование фотоматериалов с микро-ТНПА. Поскольку используемые модификации микро-ТНПА не были оснащены системой подводного позиционирования, координатные привязки получаемых материалов выполняли при помощи NextGIS Mobile и специализированной свободно распространяемой программы Geosetter (рис. 2.5.2) для Windows (<https://geosetter.de/en/main-en>). Для этого в Geosetter в виде файлов GPX экспортировали треки передвижений, записанные в мобильной, ГИС. Туда же экспортировали отснятые фотографии. Далее время съемки фотографий автоматически, при помощи программных средств, сопоставлялось со временем прохождения соответствующей точки трека, а ее координаты автоматически прописывались в метаданных (EXIF-заголовке) каждой фотографии. Обработку фотографий выполняли пакетно, одновременно для всех фотографий, снятых в течение дня.

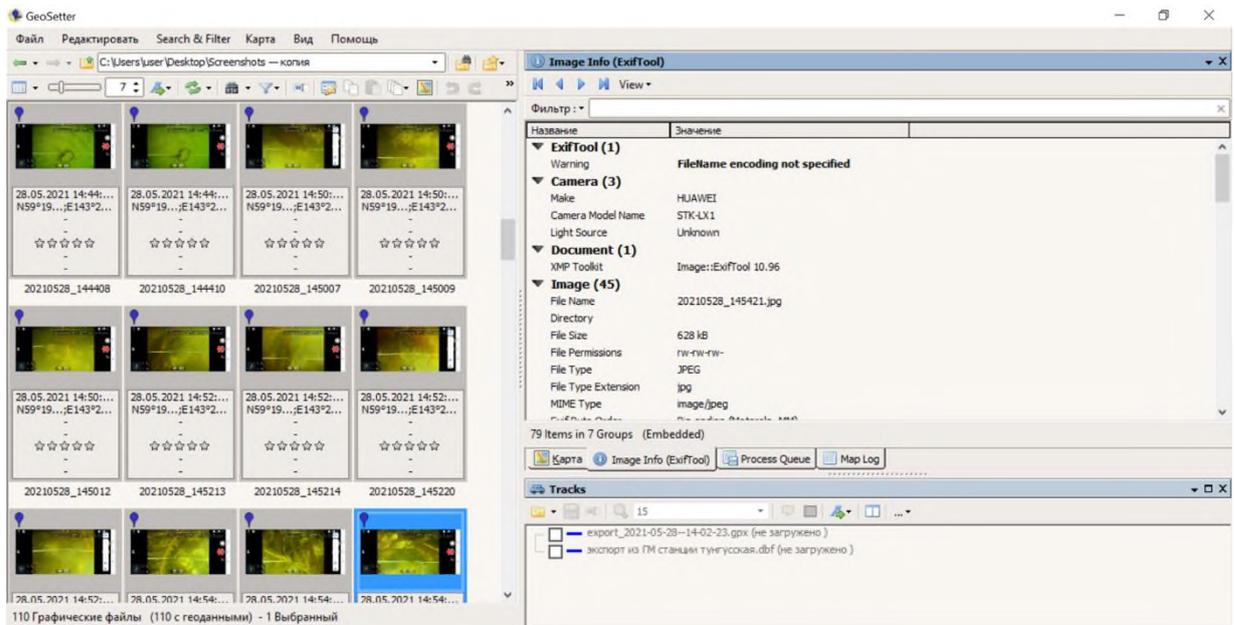


Рисунок 3.5.2 – Интерфейс программы для пакетного геогеографирования фотоснимков GeoSetter

Использование настольной ГИС. При подготовке к съемке, в настольную ГИС Global Mapper были загружены растровые топографические карты и космоснимки с прибрежной полосой района исследований, находящиеся в свободном доступе. После этого создавался векторный слой, в котором была автоматически, посредством инструментов геообработки, была выполнена цифровая разметка в виде параллельных и перпендикулярных берегу линий с заданным шагом. По этой сетке, с учетом ранее выполненных станций, данных спутниковых снимков и аэрофотосъемки, выполняли текущее планирование работ и оконтуривание пояса макрофитов и его отдельных участков путем создания полигональных векторных объектов (рис. 3.5.3). Во время съемки треки и пронумерованные точки станций с заполненными атрибутивными таблицами экспортировали из мобильной ГИС в настольную. Таким же образом выгружали предварительно геогеографированные снимки, полученные при погружениях ТНПА и ортофотопланы. Фото в настольной ГИС были представлены как точки векторного слоя, открывающиеся в графическом редакторе при щелчке на них. По ним корректировали описания станций.

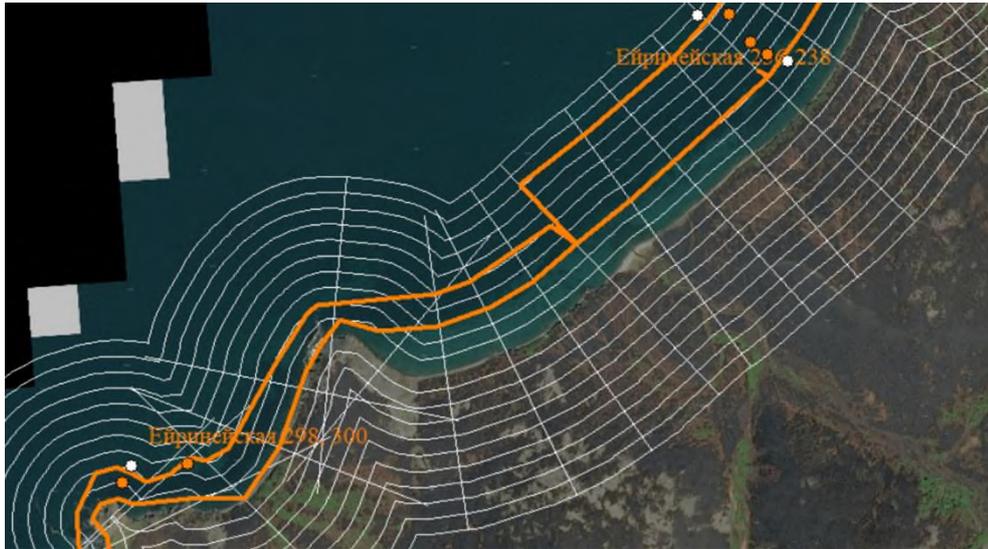


Рисунок 3.5.3 – Спутниковые карты побережья, его разметка (белые линии), водолазные станции (белые и оранжевые кружки), оконтуренные участки растительности (оранжевые многоугольники)

3.6 Методика оценки промысловых запасов макрофитов

Оценка запасов по данным водолазных съемок. Для расчета запаса использовали данные об УБМ ($\text{кг}/\text{м}^2$) растений, полученные на пробных площадках. Запас рассчитывали, суммируя произведения площади и УБМ учитываемого вида на промысловых участках. В качестве промысловых учтены поселения промысловых видов в пределах своих АЗ (Дуленин, 2023, 2024а). Не создающие растительного покрова разреженные поселения не учитывались.

Оценка запасов по ЧВ промысловых видов. С 2015 г. объем запаса промысловых и потенциально-промысловых видов водорослей в СЗОМ рассчитывается по ЧВ (Дуленин, 2016а). Выбор способа расчета запаса был обусловлен спецификой икорных водолазных съемок. Съемки проводятся на основных нерестилищах сельди, в то время как значительная часть пояса растительности, где регулярного нереста сельди не наблюдается, оказывается не охваченной учетными работами. Между тем, в сложении водорослевого пояса района исследований показаны элементы постоянства (Дуленин, 2015). Стабильность качественных и количественных характеристик водорослевого пояса позволяет применять расчет запаса по ЧВ не только к площадям, непосредственно охваченным учетными съемками, но и к общей известной площади поселений водорослей. Такой подход оправдан для неэксплуатируемых или малоэксплуатируемых единиц запаса, какими являются промысловые водоросли района исследований. Кроме того, данный способ позволяет избавиться от влияния субъективности при расчете запаса вручную, когда при анализе данных водолазных съемок границы биотических поясов, в силу высокой дискретности биоты прибрежной зоны, устанавливаются либо корректируются исследователем.

Для оценки общей площади поселений макрофитов привлечены данные паспортизации естественных нерестилищ сельди, выполненные по результатам икорных и аэрофотосъемок 1966-1995 гг. в районах от Удской до Тауйской губы (Фархутдинов, 2005). Расчет запаса по ЧВ основан на допущениях, что общая площадь водорослевого пояса относительно постоянна, а доля площади поселений вида от общей площади водорослевого пояса соответствует его ЧВ его АЗ. В этом случае площадь (промысловых) поселений вида рассчитывали, умножая площадь съемки на ЧВ, а запас – умножая полученную площадь поселений на УБМ. Количественные показатели разных лет сравнивали при помощи критерия Колмогорова-Смирнова для одной или двух выборок, пригодного для анализа малых выборок с произвольным характером распределения.

Оценка промысловых запасов по данным наблюдений с поверхности в СЗЯМ.

Наблюдения проводили с борта маломерных судов с 2015 по 2024 гг. Протяженность обследованных участков составляла от 50 до 250 км, количество станций визуального наблюдения – от 10 до 81 (см. табл. 3.1.1). Осмотр растительности на каждой станции, в зависимости от ширины и степени однородности растительного пояса, занимал 3–10 минут, переход между станциями с учетом маневров – 5–7 минут. Участки, на которых из-за неподходящих грунтов или опреснения поселения сахарины японской заведомо отсутствовали, не обследовались. Осмотры выполняли с поверхности, как при помощи водяного фонаря, так и без него. Для этого на каждой станции выполняли трансекты от глубин 1,5-2,0 м до границы видимости (около 6 м). Для удобства осмотра трансекты выполняли как перпендикулярно, так и под углом к берегу. На станциях с мозаичным сложением растительности или грунтов выполняли несколько галсов. Протяженность трансект составляла, в зависимости от ширины доступного для наблюдения пояса растительности, от 30 до 150 м. Средняя ширина пояса растительности района исследований на указанных глубинах – 70 м. На трансектах оценивали общее проективное покрытие дна растительностью (ОПП, доля) и ПП сахарины японской. Поскольку 70 % ее поселений в северо-западной части Татарского пролива сосредоточено в осматриваемом диапазоне глубин (Дуленин, 2016б), оценивали среднее значение ОПП и ПП на этих глубинах на каждой трансекте.

Начиная с 2019 г., для обеспечения верифицируемости и фальсифицируемости оценок (Porrer, 2002), их выполняли одновременно и независимо 2 наблюдателя с разных бортов катера. Ширина зоны уверенного осмотра с каждого борта составляла около 3 м. Зоны осмотра не пересекались. Данные, полученные наблюдателями, осредняли, при этом из расчетов были исключены станции, где видимость отсутствовала из-за высокой мутности воды, или где хотя бы одному из наблюдателей не удалось получить оценку ПП. С учетом того, что визуальные субъективные оценки ПП грубы, их округляли до 0,1, а покрытия величиной менее 0,05 не учитывали. При разности оценок наблюдателей, равной 0 или 0,1, они учитывались как высоко согласо-

ванные, 0,2 или 0,3 – умеренно согласованные, 0,4-0,5 – плохо согласованные. При разности оценок более 0,5 их было условлено считать несогласованными и отбраковывать, исключив из дальнейшего анализа.

Для оценки согласованности показаний наблюдателей вычисляли коэффициент конкордации Кендалла τ (тау), применяющийся для сравнения экспертных данных. Для оценки отличий в показаниях наблюдателей построены частотные диаграммы разностей оценок покрытия. Сравнение данных выполнено при помощи параметрических (Стьюдента и Фишера) и непараметрических (Колмогорова-Смирнова и Эппса-Синклона) критериев. Градиентные изменения обилия растительности выявлены средствами регрессионного анализа. Угловые коэффициенты линий регрессии α вычислены для зависимости ПП и ОПП от широты. Для выявления связи изменений ОПП и ПП использован анализ сопряженности. Статистическую значимость сопряженности оценивали при помощи критерия χ^2 .

Для сравнения результатов разных способов наблюдений, были сопоставлены результаты оценок ОПП и ПП, полученные с поверхности и водолазным способом (по данным ВС 2010 г.). Показатели УБМ сахарины японской рассчитаны из величин ПП на каждой станции по уравнению линейной зависимости УБМ от ПП по данным ВС 2010 г. Полученную величину УБМ принимали за среднюю на каждом обследованном участке. Запас рассчитывали, как произведение средней УБМ на площадь участка, аналогично расчету по данным водолазных съемок (см. выше). Исходя из относительной топической однородности обследованных районов, площадь каждого обследованного участка принималась равной произведению расстояния между станциями на среднюю ширину обследованной зоны. В качестве промыслового принимали запас на участках с осредненным ПП не менее 0,5. Чтобы избежать ложной точности оценок, величины УБМ при расчетах округляли до килограммов на квадратном метре, величины запаса на отдельных участках – до сотен тонн, величины общего и промыслового запаса на обследованной части побережья – до тысяч тонн. Поскольку съемки разных лет охватывали разные участки побережья, для получения сравнимых данных о динамике запаса использовали показатель удельного промыслового запаса (УПЗ), выраженный в тоннах на километр протяженности побережья (Дуленин, 2016б, 2020а).

3.7 Определение оптимальных способов выделения доминантов

Работа по определению оптимальных способов выделения доминантов выполнена на материалах, полученных в СЗЯМ, где в связи с богатством его растительности, результаты выделения доминантов различными способами могут быть неоднозначны. Масштабы района соответствуют региональному инфраценоотическому уровню (Мазинг, 1988, по: Миркин и др., 2001).

Это позволяет использовать район в качестве модельного и получить достаточно длинные списки видов для сравнения и анализа. Под доминантами понимали виды, обилие которых выше прочих на обследуемых участках (Волвенко, 2018, 2019), а также в отдельных ярусах растительности. Автор следует взглядам А.И. Баканова (2005), в соответствии с которыми способы выявления доминантов зависят от задач исследования и отражают разные аспекты структуры живого покрова. Для определения оптимальных использованы следующие способы выявления доминантов:

1) Визуально, по физиономии растительности доминирования. Физиономия понимается как «общий внешний облик растительных сообществ» (Taniguti, 1962).

2) По УБМ, утя в качестве доминантов виды, у которых она систематически превышает граничное значение, условно принятое на уровне 1 кг/м^2 . При средних УБМ пояса растительности разных участков района исследований от 3,62 до 6,78 кг/м^2 (по: Дуленин, Гусарова, 2016), превышение такого граничного значения соответствует различным уровням доминирования (главный доминант (ГД) ассоциации, доминант отдельного яруса, субдоминант).

3) Аналогично п. 2, по ПП, с граничным значением 0,2, по шкале ПП Б.А. Быкова (из: Баканов, 2005).

4) По ранжированию средних значений УБМ видов.

5) Аналогично, по средним значениям ПП.

6) По ранжированию значений коэффициента Броцкой-Зенкевича (Броцкая, Зенкевич, 1939) \sqrt{BN} , где B – УБМ, N – ЧВ.

7) Аналогично п. 6, модифицировав коэффициент: \sqrt{CN} , где C – доля ПП (Дуленин, 2019).

Для способов 3-7 доминантами считали верхнюю половину списка с ненулевыми показателями обилия. Предложено деление доминантов на две категории в зависимости от универсальности способов выделения: безусловные, выделяемые любыми применяемыми способами и условные, выделяемые только некоторыми либо единственным способом. Ранее (Дуленин, 2019) автор обозначил эколого-ценотический комплекс, содержащий типичные элементы растительности, в качестве ее ядра. Здесь предпринята попытка выделить ядро растительности по составу доминантов. В качестве ядра принят список видов, доминирование которых выявляется всеми способами. На практике для выделения доминантов в модельных районах использовали одновременно 2 способа: по превышению порогов ПП и УБМ.

Уровень сходства состава доминантов показан через индексы Жаккара $I_j=c/(a+b-c)$, где a – число видов в одном списке, b – число видов в другом списке, c – число видов, общих для двух списков (Миркин и др., 1989) и Брея-Кертиса (Bray, Curtis, 1957): $I_{BC}=(2\sum \min(y_{ij},$

$y_{ik})/(\sum(y_{ij}+y_{ik}))*100\%$, где y_{ij} – присутствие вида i в районе или диапазоне j ; y_{ik} – присутствие вида i в районе или диапазоне k . Кластерный анализ степени сходства выполнен широко используемыми методами одиночной связи и парных групп. Верификация результатов кластерного анализа основана на предположении, что они объективны, если разные применяемые методы дают сходные результаты. Статистическую значимость различий списков доминантов выявляли, сравнивая их попарно с помощью тестов Фишера и Андерсона. Для этого доминантам присваивали порядковые номера, соответствующие их положению в систематическом списке. Тесты для сравнения выборок использовали с учетом условий их применимости в соответствии с характером анализируемых данных.

Объективными способами выделения доминантов считали способы, независимые от мнения исследователя, субъективными – построенные на его мнении. Степень объективности выделения доминантов оценивали суммированием баллов, набранных за объективность количественных оценок (нет – 0, субъективные – 1, инструментальные – 2) и критериев доминирования (нет – 0, условные, по порогу обилия – 1, ранговые – 2, расчетные – 3).

Что касается СЗОМ, где ценотическая структура растительности бедна, там в целом очевидным образом выделяются 4 доминирующих вида бурых и многовидовые группировки красных водорослей (см. ниже). Поэтому данные из этого района для анализа оптимальных способов выделения доминантов не использовались.

3.8 Выделение ассоциаций и синтаксономическая классификация растительности

Растительные ассоциации выделены на основе концепции АЗ (Волвенко, 2018; Volvenko, 2022). При выделении ассоциаций автор руководствовался прагматическим подходом, исходя из принципа редукционизма (Миркин и др., 1989), в соответствии с которым выполнялся минимум классификационных построений, необходимый для однозначного опознания ассоциаций и синтаксонов высшего порядка. Одна гидробиологическая станция соответствовала одному гидрботаническому описанию.

Поскольку фитоценозы отдельных ассоциаций опознаются визуально как при непосредственном наблюдении, так и по фото- и видеоматериалам, для выделения ассоциаций оценки ПП считались приоритетными (Дуленин, 2021), УБМ – дополнительными. Для каждой ассоциации приводили суммарные данные о ПП и УБМ всех ярусов. Для каждой ассоциации выделяли 3 категории видов по степени доминирования – доминанты, субдоминанты и сопутствующие. Ассоциации опознавали по ГД, принадлежащему к доминирующему ярусу наибольшей высоты, т.е. наиболее простым и логичным для их визуального выявления способом. В качестве доминанта каждого яруса указывали наиболее обильный в этом ярусе вид при условии дости-

жения порогов доминирования (Баканов, 2005), условно принятых ранее для растительности района (Дуленин, 2020б), см. выше, раздел 3.7. Пороги доминирования были использованы, чтобы избежать артефактов описания растительности разреженных поселений, когда в качестве доминантов могут быть указаны заведомо малообильные виды, не формирующие растительного покрова. Виды, максимальное обилие которых было меньше, чем у доминантов, однако не ниже пороговых, обозначены в качестве субдоминантов. Виды с максимальными показателями обилия ниже пороговых описаны в качестве сопутствующих. Поскольку на отдельных станциях ценотическая роль видов могла меняться, указывали максимальную ценотическую роль каждого вида в пределах ассоциации. В каждую ассоциацию объединяли множества (не менее трех) гидрботанических описаний с одним и тем же ГД. Данные, полученные на 1-2 станциях исключены из анализа. Основой для выделения ассоциаций служили стандартизированные электронные таблицы с описаниями гидробиологических станций (табл. 3.8.1), содержащие сведения об отмеченных на станции видах и показателях их обилия, непосредственные визуальные наблюдения, фотографии и видеозаписи.

Необходимым условием выделения и описания сообществ, обеспечивающим проверяемость и воспроизводимость результатов, является стандартизированная система записи первичных данных. Имеются случаи, когда несоблюдение этого условия затрудняло анализ результатов съемок или делало полученные данные непригодными для использования. Система табличной записи первичных данных, которая позволяла бы удовлетворительным образом их обрабатывать, не является самоочевидной. В связи с этим, таблицы нужно сопровождать необходимыми пояснениями. Первичные данные о растительности, оформленные в виде стандартизированных электронных таблиц, позволяют встроенными средствами фильтров, сводных таблиц, и внешними средствами статистической обработки данных рассортировать и обобщить качественные и количественные сведения о растительном покрове. Важно, чтобы описание каждой станции содержало столько строк, сколько на ней обнаружено видов. Общие описательные данные (глубина, грунт и т.п.) каждой станции являются постоянными и повторяются в каждой строке, а данные о видах и их обилии – переменными, для них в каждой строке вносятся собственные данные. Такие таблицы позволяют выделять и описывать отдельные растительные ассоциации и синтаксоны более высокого порядка, анализировать особенности их состава, структуры и распространения. Таблицы можно модифицировать и дополнять новыми данными. После выделения синтаксонов, их названия можно указать в отдельных столбцах (табл. 3.8.1, серая заливка).

Таблица 3.8.1 – Фрагмент электронной таблицы с основными данными первичных гидрботанических описаний. Отфильтрованы станции с доминированием *Ulva fenestrata*. Некоторые столбцы (дата, номер разреза, удаление от берега, способ отбора проб, биомасса вида на учетной площади, примечания) исключены из фрагмента для экономии места

№ ст	Широта	Долгота	Грунт	Район	Глубина м	Д1	Д2	Д3	Д4	ОП П	Вид	ПП	УБМ	Ярус	Ассоциация
230	50,4594	140,484	Валуны	м. Мед-	10	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,5	<i>Agarum clathratum</i>	0,03	0,4	1	Ulvetum
230	50,4594	140,484	Валуны	м. Мед-	10	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,5	<i>Desmarestia viridis</i>	0,07	0,6	1	Ulvetum
230	50,4594	140,484	Валу-	м. Мед-	10	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,5	<i>Ulva fenestrata</i>	0,4	0,8	2	Ulvetum
230	50,4594	140,484	Валуны	м. Мед-	10	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,5	ККВ	0,1		4	Ulvetum
250	50,2419	140,507	Валу-	м. Голо-	10	-	<i>Ulva</i>	-	КИ		<i>Ulva fenestrata</i>	0,5	0,4	2	Ulvetum
250	50,2419	140,507	Валуны	м. Голода	10	-	<i>Ulva</i>	-	КИВ		<i>Codium fragile</i>	0,1	2	2	Ulvetum
250	50,2419	140,507	Валуны	м. Голода	10	-	<i>Ulva</i>	-	КИВ		<i>Bossiella compressa</i>	0,2	0,6	3	Ulvetum
250	50,2419	140,507	Валуны	м. Голода	10	-	<i>Ulva</i>	-	КИВ		КИВ	0,4		4	Ulvetum
271	50,0992	140,672	Глыбы	м. Сюр-	9	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,45	<i>Phyllospadix iwatensis</i>		0,15	1	Ulvetum
271	50,0992	140,672	Глыбы	м. Сюр-	9	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,45	<i>Agarum clathratum</i>		0,05	1	Ulvetum
271	50,0992	140,672	Глыбы	м. Сюр-	9	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,45	<i>Stephanocystis</i>	0,02	0,6	1	Ulvetum
271	50,0992	140,672	Глыбы	м. Сюр-	9	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,45	<i>Neohypophyllum</i>		0,1	2	Ulvetum
271	50,0992	140,672	Глыбы	м. Сюр-	9	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,45	<i>Ulva fenestrata</i>	0,4	0,3	2	Ulvetum
271	50,0992	140,672	Глыбы	м. Сюр-	9	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,45	<i>Tichocarpus crinitus</i>		0,05	2	Ulvetum
272	50,0988	140,672	Валуны	м. Сюр-	5	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,55	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	0,03	0,2	1	Ulvetum
272	50,0988	140,672	Валуны	м. Сюр-	5	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,55	<i>Stephanocystis</i>	0,1	1	1	Ulvetum
272	50,0988	140,672	Валуны	м. Сюр-	5	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,55	<i>Desmarestia viridis</i>	0,1	0,1	1	Ulvetum
272	50,0988	140,672	Валу-	м. Сюр-	5	-	<i>Ulva</i>	-	-	0,55	<i>Ulva fenestrata</i>	0,3	0,2	2	Ulvetum

Примечание: столбцы Д1, Д4, Д3, Д4 – доминант яруса с первого по четвертый, соответственно, КИВ – корковые известковые водоросли, жирным выделены строки с характеристиками обилия главного доминанта, жирными линиями отделены описания отдельных станций

Процедура описания ассоциаций была следующей. Для выделения ассоциаций в таблицы были добавлены столбцы (Д1–Д4), в которые для каждой станции вписывали доминант каждого яруса, начиная с первого (верхнего) по четвертый (нижний). Кроме того, в таблицу был добавлен столбец «Ярус» с указанием яруса, к которому относится каждый вид (первый – крупные бурые водоросли и морские травы с высотой растительного покрова от 0,4 до 4,0 м, второй – пластинчатые и кустистые водоросли высотой от 5 до 40 см, третий – кустистые водоросли высотой до 5 см, и четвертый – корковые водоросли). Сначала из электронной таблицы с общим описанием съемки отфильтровывали станции, на которых доминировали растения первого яруса. Каждый такой малый массив с доминированием одного вида первого яруса вырезали из общей электронной таблицы и помещали на отдельный лист. Такие массивы служили основой для описания отдельных ассоциаций и статистической обработки количественных данных. Для этого строили сводную таблицу, где в названиях строк приводили номера станций, в названиях столбцов – виды, а в массиве данных таблицы – показатели обилия (ПП и УБМ) видов сообщества на каждой станции. Эту таблицу использовали для дальнейшей статистической обработки.

Виды выделенных ассоциаций ранжировали по убыванию средних значений обилия, начиная с верхнего яруса до нижнего, указывая сначала доминанта, потом субдоминанты, и наконец, сопутствующие виды. В первую очередь виды ранжировали по ПП, во вторую – по УБМ. Для каждого вида приводили количество описаний (т.е. гидробиологических станций), на которых этот вид встречался в пределах ассоциации, а также минимальное, максимальное, среднее и медианное значения обилия отдельно для ПП и УБМ, и частоту встречаемости вида в ассоциации (П). Ниже списка видов каждого яруса приводили суммарные данные по его обилию. Ниже списка всех видов ассоциации указывали суммарные показатели обилия этой ассоциации. Результаты обработки представляли в виде итоговых таблиц с характеристиками ассоциаций. Исключив из таблицы первичных данных съемки все записи об ассоциациях первого яруса, всю последовательность действий выполняли для ассоциаций, опознаваемых по главному доминанту более низко расположенных ярусов – последовательно, второго, третьего и четвертого.

Для каждой ассоциации вычисляли максимальное число ярусов. Самостоятельные ярусы в каждой ассоциации выделяли только в том случае, если суммарное максимальное обилие его видов формировало выраженный растительный покров с $ПП > 0,2$ и $УБМ > 1 \text{ кг/м}^2$. Если суммарное обилие растений, принадлежащих к определенному ярусу, не достигало порогового, ограничивались перечислением видов с указанием их обилия без выделения самостоятельного яруса. Для всех ассоциаций были определены предельные глубины, широты и участки распространения, ЧВ (% от всех станций съемки, на которых были отмечены растения). Поскольку оконтуривания границ отдельных фитоценозов не проводилось, ЧВ показывало относительную до-

лю площади каждой ассоциации от общей площади растительности. Для каждой ассоциации указывали видовое богатство в форме Σ , $m(\text{min-max})$, где Σ – видовое богатство ценофлоры ассоциации, а $m(\text{min-max})$ – среднее, минимальное и максимальное видовое богатство на отдельных гидробиологических станциях.

Для синтаксономической классификации использован подход Е.И. Вейсберга (2010), совмещающего использование доминантного и флористического методов классификации, при котором доминанты ассоциаций обозначаются в качестве их диагностических видов. Названия ассоциаций образовывали из видового названия доминантов, используя рекомендации Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (МКСН) (Терийа и др., 2022). При их наименовании было принято, что в названии будут указываться только доминанты либо субдоминанты нижних ярусов с относительно высокой степенью постоянства, т.е. превышающие порог доминирования в большей части гидрботанических описаний (>50 %). В иных случаях субдоминанты и доминанты нижних ярусов было принято указывать в качестве таковых только в описательной таблице сообщества.

Ассоциации с главными доминантами, принадлежащими к одному роду или семейству, объединяли в союзы. В синтаксоны ранга порядка объединяли союзы с главными доминантами своих ассоциаций, таксономически принадлежащими к одному порядку, жизненной форме или ярусу, в синтаксоны ранга класса – порядки с главными доминантами, таксономически принадлежащими к одному классу или отделу. Результаты обобщения данных сводили в итоговые таблицы, содержащие качественные и количественные характеристики каждой ассоциации. Описанные ранее разреженные поселения (Дуленин, 2008, 2019), не образующие выраженного растительного покрова, где растения не формируют между собой структурных связей, а суммарное обилие не достигает порогов доминирования, не рассматривались.

Поскольку первичные гидрботанические описания представляют собой данные для служебного пользования, представляющие коммерческую ценность, их опубликование в соответствии с рекомендациями МКСН (Терийа и др., 2022) невозможно. В связи с этим, таблицы с характеристиками ассоциаций содержат обобщенные статистические данные вместо первичных описаний. В соответствии с требованиями МКСН, в качестве номенклатурного типа каждой ассоциаций приведено ее первичное описание. Для этого использованы соответствующие фрагмент электронных таблицы с первичными данными.

3.9 Анализ пространственного распределения растительности

Для установления градиентных закономерностей изменения количественного обилия доминантов использовали процедуру регрессионного анализа. Чтобы получить сравнимые результаты, зависимости сводили к линейной регрессии. Статистическую значимость отличий углового коэффициента регрессии от нуля проверяли при помощи *t*-критерия. Для выделения этажей вертикального распределения растительности СЗЯМ выполнен кластерный анализ распределения доминантов растительности по глубинам. Анализ выполнен методом средней связи с использованием коэффициента Брея-Кёртиса (Bray, Curtis, 1957) в качестве меры сходства. Для анализа широтных изменений в составе и структуре растительного покрова, в соответствии со сделанными ранее указаниями (Гусарова и др., 2002; Дуленин, 2008), СЗЯМ была разделена на два участка (южный и северный) по мысу Сюркум.

Что касается СЗОМ, то в связи с обедненным составом доминантов, относительно равномерным распределением большинства их них по глубинам и общим мелководным расположением пояса растительности (Дуленин, 2015; 2020в), кластерный анализ распределения растительности по глубине для этого района не проводили.

Количественные характеристики растительности дискретных участков сравнивали с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Выбор критерия обусловлен его пригодностью для анализа ранговых данных с повторяющимися значениями и произвольным характером распределения в небольших выборках (Резник, 2008). Статистическая обработка данных выполнена с использованием свободно распространяемого статистического пакета PAST 3 (Hammer, 2023).

ГЛАВА 4. СРАВНЕНИЕ СПИСКОВ ДОМИНАНТОВ ПОДВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ СЗЯМ

В северных и умеренных водах морей России, как показано в Главе 1, выражено количественное преобладание отдельных видов донной растительности, поэтому для ее описания удобен доминантный подход. Таким образом, выделение доминирующих видов оказывается первоочередной задачей экологических исследований макрофитобентоса. Однако эта задача не проста. Например, на Белом море донная растительность весьма подробно описана В.Б. Возжинской (1986). Она указывает, что доминанты там были выделены «по численности и биомассе, занимаемой ими площади дна, их развитию в сезонах, продукции...», но конкретных количественных критериев их выделения не приводит. Т.А. Михайлова (2019), описывая растительность пояса красных водорослей Белого моря, использует показатель плотности макрофитов, однако он неоптимален, поскольку масса одного таллома в зависимости от возраста может отличаться на 2-3 порядка. Наиболее богат растительный пояс дальневосточных морей России (Блинова, 2014). В ряде работ приводятся сведения о доминирующих видах макрофитов этих морей (Гусарова, 1975; Перестенко, 1980, 1994; Ключкова, 1996; Дальневосточный..., 2004; Дуленин, 2008; Ключкова и др., 2009а, б; Дуленин и др., 2010; Белый, 2011 и др.). Однако количественных критериев их выделения в этих работах не указывается. Из текста обычно следует, что доминанты выделены по физиономическому облику растительности, с указанием УБМ и иногда ПП. Это вызывает вопросы о возможности сравнения данных разных авторов и о принципиальной верифицируемости их результатов (Porrer, 2002).

Выделение доминантов растительного пояса, понимаемого как сложная АЗ, помимо описания сообществ, решает более общие задачи экологического исследования – выявление закономерностей пространственного распределения живого покрова на инфраценотическом уровне (Миркин и др., 2001). Такой подход подразумевает изучение растительности больших районов (Мазинг, 1988, по: Миркин и др., 2001) на основе изучения распределения небольшого набора таких видов, которые в наибольшей степени определяют общие свойства растительного покрова. Помимо экологических исследований, выделение доминантов в пределах обширных районов необходимо для прикладных целей (рыбохозяйственные характеристики, оценка промысловых ресурсов и т.п.). Общие закономерности распределения растительности сублиторали северо-западной части Татарского пролива на основе такого подхода уже рассматривались автором (Дуленин, Гусарова, 2016; Дуленин, 2019).

Вероятно, наиболее полный обзор вопросов, связанных с оценками доминирования, дан А.И. Бакановым (2005). Он констатировал, что имеется множество определений и классификаций доминантов, приводит примеры разнообразных подходов к их выделению и указывает, что

любые количественные оценки доминирования недостаточны и не характеризуют в полной мере роль вида в экосистеме. Целый ряд подходов к оценке доминирования субъективен. Сколь-нибудь общепринятых методов выделения доминантов нет. Методов оценки доминирования донных морских растений А.И. Баканов не касался. Вообще, подходы к изучению живого покрова морского дна до настоящего времени недостаточно разработаны (Жирков, 2010). Невозможно найти какой-либо один способ выделения доминантов, пригодный для решения всех практических и теоретических задач. Лучше всего доминирование вида характеризуется его ролью в трофике и энергетике сообщества (Песенко, 1982). Вместе с тем, в полевых условиях легче получить количественные показатели обилия, поэтому они остаются актуальными. Как правило, доминанты выделяют при описании и классификации отдельных растительных сообществ (Калугина-Гутник, 1975; Гусарова, 1984; Петров, Поздеев, 1992 и др.). Использование разных показателей обилия может приводить к разным результатам исследования (Volvenko, 2022). Поэтому необходимо решить, какими критериями доминирования и практическими способами выделения доминантов следует пользоваться.

Для оценок доминирования обычно используют такие показатели обилия, как относительная численность (плотность), УБМ, ПП (Баканов, 2005). Учет плотности для оценок доминирования макрофитов часто неудобен на практике (например, для морских трав и кустистых красных водорослей) либо лишен смысла (для корковых водорослей). Далее, распространенные балльные шкалы обилия видов по Друде, Браун-Бланке и подобные, сочетающие субъективные данные о численности и ПП (Миркин и др., 1989), хотя и пригодны для описания физиономического облика сообществ, но не позволяют получить однозначные количественные оценки и поэтому не могут быть рекомендованы для количественного анализа обилия макрофитов.

В экологических исследованиях для выявления количественных характеристик живого покрова широко используют биомассы (Шитиков, Розенберг, 2005). И.В. Волвенко (2018) предлагает считать биомассы основным показателем обилия, который следует использовать для учета бентоса. Однако распределение макрофитобентоса имеет свою специфику. Главное отличие донной растительности от большинства сообществ зообентоса заключается в том, что структура растительного покрова доступна для непосредственного наблюдения. Поскольку среди донных морских растений обострена конкуренция за субстрат (Набивайло, Титлянов, 2006), легко видимая относительная доля площади, занятая видом, показывает его успешность в освоении общего с другими видами жизненного пространства. Поэтому важнейшим показателем геометрической структуры растительного покрова оказывается ПП (Миркин и др., 1989). Показатели покрытия широко используются при изучении поселений морских водорослей и являются альтернативой оценке биомасс (Juanes et al., 2008; Ar Gall, Le Duff, 2014).

Для количественных оценок доминирования в сообществах макрофитов южного Приморья успешно использовали преобразованную для биомасс шкалу Е.Л. Любарского (Калита, Скрипцова, 2014, 2018; Скрипцова и др., 2018 и т.д.). Доминирование по ПП легко выявить, используя оригинальную шкалу (Любарский, 1974, по: Баканов, 2005). Однако для сравнительных оценок доминирования эти пятибалльные неравномерные шкалы могут быть слишком грубы. Кроме того, в определении степени доминирования с помощью таких шкал, показывающих долю вида в обилии сообщества, возможны артефакты: например, в сообществах с относительно малыми показателями обилия степени доминирования могут быть завышены: виды из разреженных поселений по таким шкалам могут быть описаны как доминанты.

Разработаны многопараметрические индексы доминирования, при помощи которых возможен учет одновременно УБМ, ПП и ЧВ. Однако они сложны и не имеют широкого распространения (Баканов, 2005). Кроме того, возможно использование УБМ в качестве основного показателя доминирования с применением доли ПП в качестве понижающего коэффициента. Однако такой подход ведет к занижению доминантной роли видов, образующих ограниченные по площади группировки (*Phyllospadix iwatensis*, разнообразные Rhodophyta) и не позволяет оценить доминирование корковых водорослей, для которых сложно определить УБМ в экспедиционных условиях.

Существуют подходы, когда доминирование выявляется по превышению заранее установленных порогов обилия, либо ранжированием списков по абсолютным показателям обилия, либо ранжированием индексов доминирования (Баканов, 2005). Эти способы легко применимы на практике. Исследуя растительность дальневосточных морей России, разные авторы применяли различные способы описания доминантного состава (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980; Огородников, 2003; Евсеева, 2007 и т.д.). Однако до сих пор, по-видимому, не был решен вопрос о том, какие именно способы выделения доминантов донной морской растительности будут наиболее удобными на практике и обеспечат возможность сравнения и проверки получаемых данных. Автору не известны работы, в которых бы обсуждались указанные проблемы. В связи с этим, настоящая глава посвящена сравнению списков доминантов, выявленных разными способами. Для этого использовали 7 списков доминантов, полученных в соответствии с описанными выше подходами: 2 по превышению порогов ПП и УБМ, 2 по их ранжированию, 2 по индексам доминирования, вычисленным на их основе и 1 по физиономическому облику растительности.

4.1. Количество доминирующих видов

Из 189 видов макрофитов СЗЯМ, в его сублиторали отмечено 153 вида (Гусарова и др., 2002; Дуленин, 2008). Данные о частоте встречаемости и обилии получены для 44 сублиторальных видов и многовидовых групп (корковые известковые водоросли, КИВ) (табл. 4.1.1). Остальные виды имели крайне малые показатели обилия ($УБМ < 0,1 \text{ кг/м}^2$, $ПП < 0,01$), либо встречались единично, либо не выявлены в пробах, и таким образом, заведомо не были доминантами пояса растительности.

Наименьшее количество доминантов выделено по физиономическому облику растительности (19 видов, 12 % видового состава макрофитов сублиторали), наибольшее – по превышению порога ПП (25 видов, 16 % видового состава). Среднее количество доминантов (по 21 виду, 14 %) выделено по пороговому значению УБМ и ранжированию ее средних значений, а также по обоим коэффициентам доминирования (рис. 4.1.1, табл. 4.1.1).

Минимальное количество доминантов, выделяемое по физиономии нетрудно объяснить, поскольку в этом случае описывается общий внешний облик растительности, который определяется, прежде всего, крупными бурыми водорослями (*Laminariales*, *Fucales*) и морскими травами (*Zosteraceae*), образующими ее верхние ярусы. Закономерно, что водоросли меньших размеров, формирующие средний ярус (например, представители *Codiales*, *Ulvales*, *Chordariales*, *Cryptonemiales*, *Ceramiales*), а также корковые водоросли (*Corallinales*, *Ralfsiales*, *Hildenbrandiales*), образующие нижний ярус, при развитом растительном покрове могут ускользать от наблюдения. Максимальное количество доминантов, выделенное по превышению порога ПП, тоже легко объяснимо, поскольку при целенаправленном сборе данных о ПП отдельных видов, наблюдениями охватываются представители растительности каждого отдельного яруса. В частности, это касается корковых и кустистых известковых водорослей, занимающих значительные площади дна, определение УБМ которых целесообразно при стационарных исследованиях (Дальневосточный..., 2004; Афанасьев и др., 2017), однако затруднено в экспедиционных условиях. Таким образом, учет ПП позволяет оценить доминирование таких водорослей, а оценки по УБМ приведут к занижению их роли. Получение более длинных списков доминантов по порогу ПП в сравнении с выделением по порогу УБМ уже было отмечено (Дуленин, 2019).

Таблица 4.1.1 – Доминирование макрофитов сублиторальной растительности СЗЯМ при выделении их разными способами

№	Виды	По физио- номич. облику	По порогу		По ран- жир. средних		По ранжир. индекса		Число спо- собов
			УБМ	ПП	УБМ	ПП	\sqrt{BN}	\sqrt{CN}	
1	<i>Acrosiphonia duriuscula</i> (Ruprecht) Yendo	—	—	—	—	*	—	—	1
2	<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot	—	*	*	*	—	*	—	4
3	<i>Ulva fenestrata</i> Postels et Ruprecht	—	*	*	—	—	*	*	4
4	<i>Analipus japonicus</i> (Harvey) M.J.Wynne	—	—	—	—	*	—	—	1
5	<i>Ralfsia fungiformis</i> (Gunnerus) Setchell et N.L. Gardner	—	—	—	—	*	—	—	1
6	<i>Petalonia fascia</i> (O.F.Müller) Kuntze	—	—	—	—	—	—	—	0
7	<i>Desmarestia viridis</i> (O.F. Muller) J.V. Lamouroux	*	*	*	*	—	*	*	6
8	<i>Chorda asiatica</i> (Linnaeus) Stackhouse	—	—	—	*	—	—	—	1
9	<i>Chordaria flagelliformis</i> (O.F.Müller) C.Agardh	—	—	—	—	—	—	—	0
10	<i>Saccharina japonica</i> (Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders	*	*	*	*	*	*	*	7
11	<i>S. cichorioides</i> (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders	*	*	*	*	*	*	*	7
12	<i>S. angustata</i> (Kjellman) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders	*	—	—	—	—	—	—	1
13	<i>Kjellmaniella crassifolia</i> Miyabe	*	*	*	—	—	*	*	5
14	<i>Alaria</i> sp.	*	*	*	—	—	*	—	4
15	<i>Costaria costata</i> (C. Agardh) De A. Saunders	—	*	*	*	—	*	*	6
16	<i>Agarum clathratum</i> Dumortier	*	*	*	*	*	*	*	7
17	<i>Sargassum miyabei</i> Yendo	*	*	*	*	*	*	*	7
18	<i>S. pallidum</i> (Turner) C. Agardh	*	*	*	*	*	*	*	7
19	<i>Stephanocystis crassipes</i> (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau Thibant	*	*	*	*	*	*	*	7
20	<i>Porphyra</i> spp. C. Agardh	—	—	—	—	—	—	—	0
21	<i>Callophyllis rhynchocarpa</i> Ruprecht	—	—	—	—	—	—	—	0
22	<i>Tichocarpus crinitus</i> (S.G. Gmelin) Ruprecht	*	*	*	*	*	*	*	7
23	<i>Bossiella compressa</i> Kloczcova	*	—	*	—	*	—	*	4
24	<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus	—	—	*	—	*	—	*	3
25	<i>C. pilulifera</i> Postels et Ruprecht	—	—	*	—	*	—	*	3
26	КИВ	*	—	*	—	*	—	*	4

Продолжение таблицы 4.1.1

№	Виды	По физио- номич. облику	По порогу		По ран- жир. средних		По ранжир. индекса		Число спо- собов
						*			
27	<i>Devaleraea stenogona</i> (Perestenko) Skriptsova et Kalita	—	—	—	—	*	—	—	1
28	<i>Mazzaella laminarioides</i> (Bory) Fredericq	—	—	—	—	—	—	—	0
29	<i>Chondrus pinnulatus</i> (Harvey) Okamura	*	—	—	*	—	—	—	2
30	<i>Chondrus armatus</i> (Harvey) Okamura	—	—	—	—	—	—	—	0
31	<i>Sparlingia pertusa</i> (Postels et Ruprecht) G.W. Saunders, I.M. Strachan et Kraft	—	—	—	—	—	—	—	0
32	<i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) Fries	—	—	—	—	—	—	—	0
33	<i>Ptilota filicina</i> J. Agardh	*	*	*	*	*	*	*	7
34	<i>Ptilota asplenioides</i> (Esper) C. Agardh	—	*	*	*	*	*	—	5
35	<i>Neohypophyllum middendorffii</i> (Ruprecht) M.J. Wynne	—	—	—	—	—	*	—	1
36	<i>Congregatocarpus kurilensis</i> (Ruprecht) M.J. Wynne	—	—	—	—	—	—	—	0
37	<i>Neorhodomela larix</i> (Turner) Masuda	—	*	*	*	—	*	*	5
38	<i>Laurencia nipponica</i> Yamada	—	—	—	—	*	—	—	1
39	<i>Odonthalia corymbifera</i> (S.G. Gmelin) Greville	*	*	*	*	—	*	*	6
40	<i>Odonthalia setacea</i> (Ruprecht) Perestenko	—	—	—	—	—	—	—	0
41	<i>Odonthalia ochotensis</i> (Ruprecht) J. Agardh	—	—	—	*	—	—	—	1
42	<i>Phyllospadix iwatensis</i> Miki	*	*	*	*	*	*	*	7
43	<i>Zostera asiatica</i> Makino	*	*	*	*	*	*	*	7
44	<i>Z. marina</i> Linnaeus	*	*	*	*	*	—	—	5
Количество доминантов, выделенных разными способами		19	21	25	21	22	21	21	

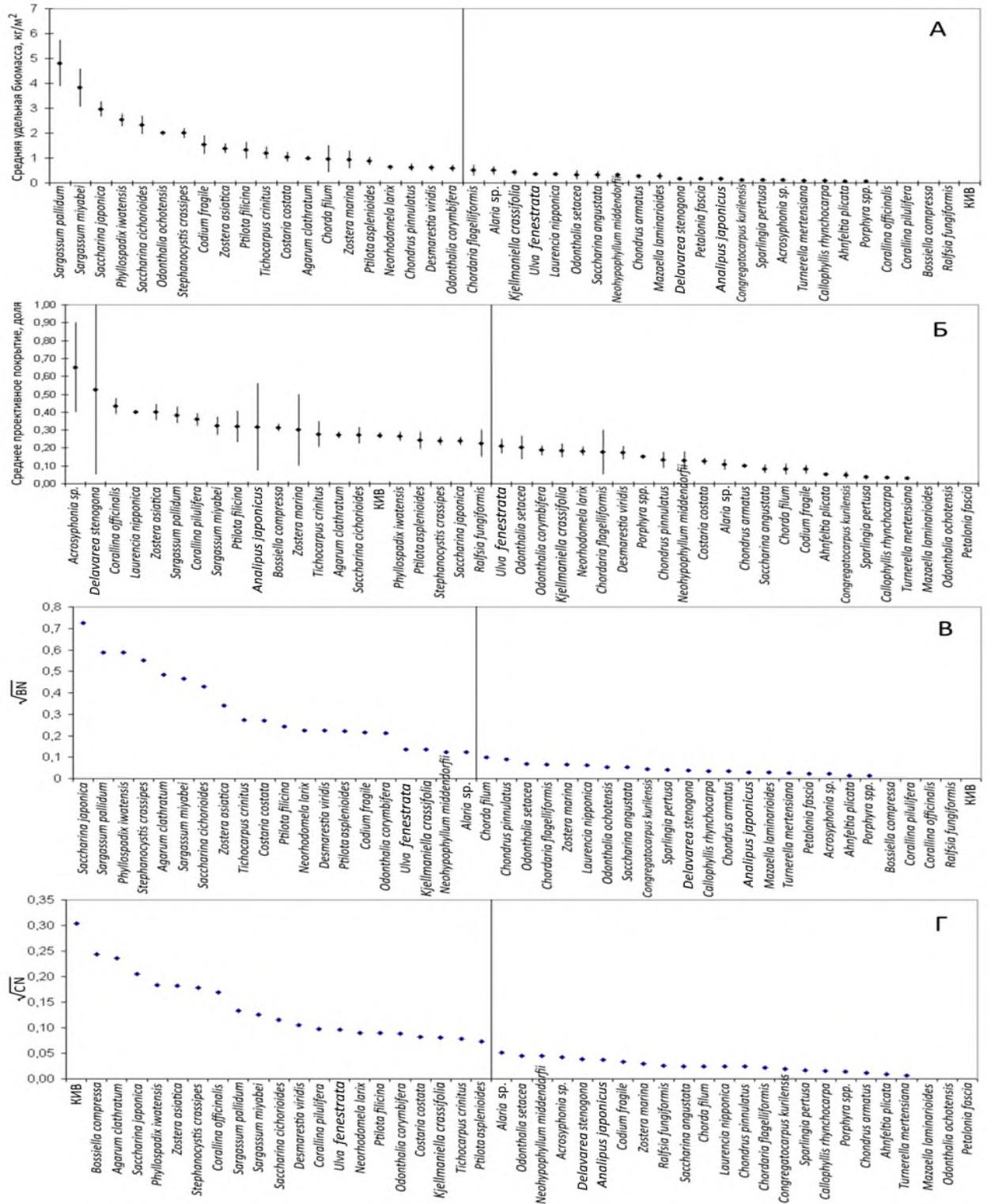


Рисунок 4.1.1 – Кривые доминирования с использованием различных показателей обилия в сублиторали СЗЯМ по данным водолазной съемки 2010 г., полученные ранжированием: А – средней УБМ видов; Б – среднего ПП; В – значений коэффициента Броккой-Зенкевича; Г – коэффициента Броккой-Зенкевича, модифицированного для ПП. Доминанты – левее вертикальной центральной линии. Линиями, пересекающими точки показаны стандартные ошибки УБМ и ПП

Близкое к среднему количество доминантов при ранжировании видов объясняется способом выделения доминантной части списка: при пологом характере кривых доминирования (рис. 4.1.1) и небольшой длине видовых списков, проще всего в качестве доминантов выделить ровно половину (левую часть) ранжированного списка с ненулевыми значениями показателей обилия, отбросив правую их половину. При всем том, списки доминантов сходны по размеру, их длина отличается не более, чем на четверть. Сходство числа доминантов можно рассматривать, как один из признаков адекватности каждого из примененных способов их выделения.

4.2. Статистическое сравнение списков

Все списки при попарном сравнении оказались статистически неразличимы (табл. 4.2.1): по обоим использованным критериям вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы p составила от 0,55 до 1,00, в среднем 0,78 для критерия Фишера и 0,92 для критерия Андерсона. Этот факт нужно рассматривать как еще один признак адекватности каждого из примененных способов выделения доминантов.

Таблица 4.2.1 – Уровни статистических различий списков доминантов сублиторальной растительности СЗЯМ, выделенных различными способами

Способ выделения доминантов (№)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
По физиономии (1)	*	0,67	0,95	0,77	0,62	0,82	0,93
По порогу УБМ (2)	1	*	0,67	0,89	0,95	0,84	0,61
По порогу ПП (3)	1	0,95	*	0,78	0,61	0,83	0,91
По ранжированию средней УБМ (4)	0,87	0,8	0,85	*	0,84	0,95	0,7
По ранжированию среднего ПП (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	*

Примечания: выше диагонали – вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы p по критерию Фишера, ниже – по критерию Андерсона

Результаты кластерного анализа с применением двух разных алгоритмов кластеризации и двух разных коэффициентов сходства (рис. 4.2.1) выявили одну общую картину. Использование коэффициента Брэя-Кертиса показало высокие уровни сходства списков (от 0,69 до 0,95) – значительно выше, чем при использовании коэффициента Жаккара (0,46-0,86). Очевидно, это обусловлено спецификой коэффициентов – первый учитывает обилие видов, а второй – только их присутствие в списке. Применение разных алгоритмов кластеризации с одним и тем же коэффициентом сходства показало близкие результаты, отличающиеся не более, чем на 10 %. Наибольший уровень

сходства показан при использовании метода одиночной связи. В этом случае, например, сходство списков, выделенных по порогу УБМ и по коэффициенту Бродской-Зенкевича (№№ 2 и 6), составило 95 %. Действительно, разница между двумя списками была обусловлена только отсутствием в списке № 6 *Zostera marina* – вида с малой ЧВ.

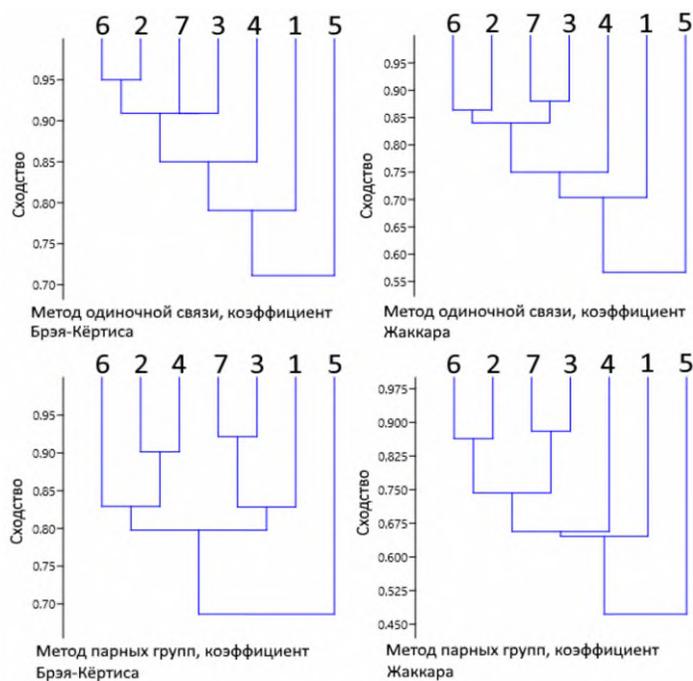


Рисунок 4.2.1 – Уровень сходства состава доминантов сублиторальной растительности СЗЯМ, выделенных различными способами. Цифровые обозначения см. в табл. 4.2.1

В наименьшей степени (на 0,46-0,71) сходен с другими список доминантов по ранжированию среднего ПП (№ 5). Действительно, в нем есть ряд видов, отсутствующих в других списках: *Acrosiphonia* sp., *Devaleraea stenogona*, *Analipus japonicus*, *Ralfsia fungiformis* и *Laurencia nipponica*. Это объясняется завышением уровня доминирования при выделении доминантов таким способом на значительных площадях. Несколько поселений с большим ПП дадут высокий уровень доминирования вида при том, что на деле он может играть весьма малую роль в сложении растительности. Первые 3 из перечисленных видов – хорошие тому примеры, что подтверждается очень высокими величинами стандартных ошибок ПП (см. рис. 4.1.1Б). Кроме того, в этом списке нет ряда видов, имеющих в других: *Ulva fenestrata*, *Codium fragile*, *Kjellmaniella crassifolia*, *Chondrus pinnulatus*, *Neorhodomela larix*, *Odonthalia corymbifera* (табл. 4.2.1).

Интересно, что список, выделенный по физиономическому облику (№ 1), имеет высокий уровень сходства с большинством других (№№ 2-4, 6). Он сходен с другими на уровне от 0,65 до

0,80 и находится в одном кластере с другими списками (кроме № 5). Разница в сходстве со списками, входящими в гроздь следующего порядка, составляет лишь от 1 до 10 %. Ряд видов, выделяемых в качестве доминантов другими способами, отсутствуют в этом списке. Некоторые из них (*Ulva fenestrata*, *Analipus japonicus*, *Costaria costata*, *Corallina officinalis*, *C. pilulifera*, *Ptilota asplenioides*) могут образовывать ценотически самостоятельные группировки, в то время как другие (*Codium fragile*, *Acrosyphonia* sp., *Ralfsia fungiformis*, *Devaleraea stenogona*, *Neorhodomela larix*) выступают в роли доминантов и субдоминантов нижних ярусов растительности под пологом более крупных растений, и как указано выше, ускользают от наблюдений. В обсуждаемом списке есть только один вид, отсутствующий в остальных – *Saccharina angustata*. Это естественно – он образует поселения на единственном ограниченном участке, где легко описывается в качестве доминанта физиономически. Однако масштаб района не позволяет выделить его другими способами.

Итак, 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. Поскольку оба примененных алгоритма кластеризации при использовании одного и того же коэффициента сходства дают близкие результаты, их следует считать объективными. Для сравнения списков предпочтительно использовать коэффициент Брея-Кертиса, поскольку он пригоден для сравнения как количественных, так качественных данных. Однако поскольку коэффициент Жаккара широко используется в альгологических исследованиях, его можно применять при необходимости сравнения качественных данных с результатами, полученными ранее с его использованием.

Высокие уровни сходства списков, выделенных по ПП и УБМ, вполне объяснимы. Уровни доминирования могут хорошо соответствовать друг другу при высокой степени связи ПП и УБМ (например, для *Saccharina japonica* и *Zostera asiatica* коэффициенты детерминации $R^2 \approx 0,8$, для представителей *Sargassacea* $R^2 \approx 0,6-0,7$) (Дуленин, 2016б). Такие виды одновременно создают значительные биомассы и занимают большую долю площади дна. Если же коэффициенты детерминации низки, поиск соответствий лишен смысла, а сопоставить данные по УБМ и ПП невозможно: ряд видов (*Ulva fenestrata*, *Desmarestia viridis*, *Ralfsia* spp. и т.п.), могут покрывать значительную площадь субстрата, но иметь малую УБМ. Впрочем, таких видов меньшинство.

При хорошей выраженности клинальных изменений растительности выделение доминантов по ПП может способствовать более точному выявлению закономерностей пространственного распределения растительного покрова, чем при учете УБМ: например, если по УБМ статистически значимые изменения обилия с глубиной в обсуждаемом районе оказалось возможным выявить для

трети доминантов, то по ПП – для половины (Дуленин, 2019). Лучшие результаты, полученные с использованием этого показателя, объясняются тем, что при его визуальной оценке наблюдатель осматривает значительные площади дна (см. «Материалы и методы»), сопоставимые с площадью выявления фитоценозов донной растительности (Быков, 1978). Поэтому визуально определяемое ПП пригодно для выделения доминантов. Кроме того, его можно использовать и для других задач: выявления ценоотических поясов растительности, выделения АЗ отдельных видов, учета площади растительного покрова, оценки промысловых ресурсов макрофитов (Дуленин, 2016а, 2019, 2020а).

4.3. Группы видов

Чтобы избежать однобокости в оценке доминирования при использовании какого-либо одного способа выделения доминантов, сравним списки доминирования, полученные всеми примененными способами. Ядро растительности района по составу доминантов 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. Реализуя жизненную стратегию виолентов, виды ядра растительности в наибольшей мере определяют общие закономерности распределения растительного покрова района (Дуленин, Гусарова, 2016; Дуленин, 2019). Они одновременно образуют большие биомассы и занимают обширные площади дна. Поэтому их ведущая роль в формировании растительного покрова объективна и будет выявляться независимо от способов наблюдений. Виды этой группы названы безусловными доминантами. На практике сокращение общего списка при выделении безусловных доминантов очень удобно. Введение такой категории позволяет определить список видов, необходимый и достаточный для анализа при проведении большинства хозяйственных исследований. Все они, кроме *A. Clathratum*, могут представлять промысловую ценность.

Далее, 9 видов: *Codium fragile*, *Ulva fenestrata*, *Kjellmaniella crassifolia*, *Desmarestia viridis*, *Ptilota asplenoides*, *Neorhodomela larix*, *Odonthalia corymbifera*, *Zostera marina* и КИВ определяются в качестве доминантов большинством способов (от 4 до 6). Всего условных доминантов насчитывается 24 вида (16 % видового состава макрофитов сублиторали). Они играют различные роли в формировании растительности: могут быть главными доминантами ассоциаций, доминантами подчиненных ярусов растительности либо субдоминантами. Они выявляются при фокусировании исследования на отдельных аспектах структуры растительности, либо в зависимости от масштаба

исследования. Так, корковые известковые водоросли занимают относительно большие площади дна, а *Z. marina*, несмотря на небольшие площади поселений в районе исследований, создает в пределах своих поселений высокие биомассы. В некоторых случаях исследование таких видов может иметь практическое значение. Суммарное количество видов, которые, так или иначе, могут быть выделены в качестве доминантов (условных и безусловных), составило 34 (22 % видового состава макрофитов сублиторали).

Ни одним способом в качестве доминантов не выделяются 10 видов (см. табл. 4.1.1), редких в районе исследований (*Petalonia fascia*, *Ahnfeltia plicata*, *Mazzaella parksii*, *Callophyllis rhynchocarpa*, *Odonthalia setacea*), либо имеющих малые показатели обилия в сублиторали района (*Chordaria flagelliformis*, *Porphyra* spp., *Chondrus armatus*). Эти виды следует охарактеризовать как второстепенные. Они, как и остальные макрофиты, входящие в видовой список растительности района, не имеют практического значения и могут быть предметом только флористических исследований.

4.4. Степень объективности оценок доминирования

А.И. Баканов (2005) отмечает, что изучение доминирования всегда имеет элементы субъективности, обусловленные используемыми концепциями, признаками и методами. Сравним степени объективности использованных способов оценки доминирования (табл. 4.4.1).

Таблица 4.4.1 – Ранжирование способов выделения доминантов по уровню объективности

Способ выделения доминантов	Количественные оценки / балл	Критерии доминирования / балл	Сумма баллов
По физиономии (1)	нет / 0	нет / 0	0
По порогу ПП (3)	субъективные / 1	условные / 1	2
По порогу УБМ (2)	инструментальные / 2	условные / 1	3
По превышению среднего ПП (5)	субъективные / 1	ранговые / 2	3
По превышению средней УБМ (4)	инструментальные / 2	ранговые / 2	4
По превышению среднего \sqrt{CN} (7)	субъективные / 1	расчетные / 3	4
По превышению среднего \sqrt{BN} (6)	инструментальные / 2	расчетные / 3	5

Выделение доминантов по физиономии субъективно полностью (0 баллов). Несколько большей степенью объективности отличается их выделение по условно назначаемым порогам обилия (2-3 балла). Более объективны процедуры ранжирования (3-4 балла), особенно при использо-

вании показателей обилия, полученных инструментальными методами с применением расчетных критериев доминирования (4-5 баллов). Визуальные оценки ПП (№№ 3, 5, 7) позволяют получить ранговые оценки обилия, которые могут быть статистически обработаны (Резник, 2008). Примечательно, что даже оценки доминирования, полученные с применением инструментальных методов и расчетных критериев доминирования, несут в себе элементы субъективности, поскольку интерпретация кривых доминирования зависит от точки зрения исследователя (Шитиков, Розенберг, 2005). Выделение доминантов по таким кривым объективно при условии резкого, статистически значимого повышения уровня доминирования для видов верхней части списка. Такая картина наблюдается в районах, где основа растительного покрова слагается малым числом видов. Например, в Охотском море зарегистрировано 299 видов макрофитов (по: Гусарова и др., 1993), однако в сублиторали северных и западных побережий Охотского моря явно доминируют лишь 5-6 видов и многовидовых групп, а обилие прочих растений мало (Белый, 2011; Дуленин, 2015). Однако очевидно, что в регионах Дальнего Востока с богатой донной растительностью, таких, как Курилы (Гусарова, 1975), Сахалин (Петров, Поздеев, 1992), Камчатка (Клочкова и др., 2009), Приморье (Гусарова и др., 2000) и СЗЯМ, при анализе больших участков растительности полностью исключить субъективизм исследователя при выделении доминантов не удастся. Он будет неизбежно проявляться при установлении пороговых значений обилия либо при делении ранжированных списков на «доминантную» и «недоминантную» части. При пологом характере кривой доминирования вряд ли можно предложить строгий количественный способ выделения доминантов, который будет биологически обоснован. В таких случаях представляется уместным упрощенный подход с выделением в качестве доминантов видов, обилие которых систематически превышает некий заранее установленный порог (Баканов, 2005). Определенная сложность заключается в назначении такого порога. Как правило, в районе исследования выраженный растительный покров развивается при УБМ отдельных доминирующих видов более 1 кг/м^2 и ПП более 0,2. Существенно меньшие показатели обилия разреженных поселений показывают, что выбранные пороги обилия для выделения доминантов приблизительно соответствуют естественному характеру распределения растительности.

4.5. Выбор оптимальных способов оценки доминирования

Очевидно, что 7 способов выделения доминантов для практики избыточны. Действительно, 16 % состава сублиторальной флоры, входящие в самый длинный список доминантов (25 видов по порогу ПП, № 3), занимают 81 % площади дна и формируют 85 % биомассы в пределах АЗ пояса растительности СЗЯМ. Ясно, что остальными видами в большинстве практических исследований можно пренебречь. В то же время для экономически значимых исследований (подготовки рыбохозяйственных характеристик, оценок промыслового запаса, различных прогнозов) недостаточно единственного показателя доминирования, т.к. для них используются показатели как биомассы, так и площади, занимаемой видами. Поэтому оценки доминирования донной морской растительности на основе УБМ и ПП целесообразно получать и использовать параллельно. При этом, учитывая, что оценки ПП могут давать более подробные результаты по сравнению с УБМ, методически просты и не требуют физического отбора проб со дна (Дуленин, 2019, 2020д), их следует считать приоритетными, а на основе УБМ – дополнительными. Ограничиваться сбором данных по какому-либо одному показателю следует только в случаях, когда невозможен сбор данных одновременно и по ПП (при высокой мутности воды) и по УБМ (например, из-за технической невозможности отбора проб со дна).

Применение использующих количественные оценки ПП и УБМ способов позволяет выделять безусловные доминанты и ядро растительности, оценивать различные аспекты доминирования и выполнять перекрестную верификацию списков. Необходимо выбрать одну из трех перечисленных пар способов, которые позволяют давать количественные оценки обилия. Использование пары способов с ранжированием средних УБМ и ПП (№№ 4 и 5) можно отбраковать. Оно нецелесообразно из-за завышения ценотической роли доминантов микрогруппировок при ранжировании УБМ и наименьшего сходства с другими списками доминантов при ранжировании по ПП. Выделение доминантов по физиономии (№ 1) стоит особняком. В качестве основного для выделения доминантов этот способ не пригоден, т.к. не предусматривает количественных оценок доминирования. Однако он успешно используется во вспомогательных целях – для первичного выделения АЗ, ценотических поясов и их границ и т.п. (Аверинцев и др., 1982).

Предлагается следующий общий алгоритм выбора способов оценок доминирования, в зависимости от масштабов и задач исследования (Дуленин, 2020б):

- 1) Первичную стратификацию растительности во время съемки в масштабе станции, трансекты или разреза выполняют по физиономии (№ 1).

2) Если анализируются участки растительности ценотического или ландшафтного уровня (Мазинг, 1988, по: Миркин и др., 2001), доступные непосредственному осмотру – микрогруппировки, фитоценозы в их естественных границах, гидрботанические профили и т.п., в качестве доминантов выделяют виды, обилие которых превышает установленные пороги ПП и УБМ (№№ 2 и 3). Такой подход позволяет непосредственно во время съемки описать доминантный состав локальных участков растительности. Он подходит для большинства исследований и был использован в настоящей работе.

3) Если обрабатываются данные регионального инфраценотического уровня или сравниваются отдельные большие участки растительности, может оказаться целесообразным выделение доминантов ранжированием индексов доминирования (№№ 6 и 7). Учет ЧВ, предусмотренный индексом Брочкой-Зенкевича и его модификацией для ПП позволяет оценить истинный вклад каждого вида в формирование растительного покрова на участках растительности большого масштаба, недоступных для непосредственного наблюдения.

Списки доминантов, полученные на основании избранного методического подхода, целесообразно использовать для градиентного анализа распределения сложных АЗ растительности модельных районов. Кроме того, следует предполагать, что доминанты, выявляемые на инфраценотическом уровне, имеют свои АЗ в районах их выявления и формируют собственные сообщества. И наконец, наиболее существенный результат, следующий из сравнения списков доминантов одного района, полученных разными способами заключается в том, что они статистически неразличимы, близки по длине и, как правило, имеют высокий уровень сходства. Это позволяет считать принципиально сравнимыми списки доминантов, полученные прежними исследователями по различным методикам в разных районах и дает основание для сравнения списков доминантов по литературным данным.

4.6. Применимость визуального определения ПП для количественных оценок обилия макрофитов

По К. Попперу (Popper, 2002), критериями, позволяющими считать исследование в собственном смысле научным, являются верифицируемость и фальсифицируемость, т.е. проверяемость и опровергаемость его результатов. Это тем более актуально в отношении глазомерных оценок ПП, поскольку известно, что они могут давать существенные ошибки (Барашков, 1965; Шмаков, Шулипенко, 1981; Кулепанов, Жильцова, 2004). Зарубежные специалисты считают, что субъ-

ективные визуальные оценки обилия пригодны для первоначальных рекогносцировочных обследований зарослей (Madsen, Wersal, 2017), могут использоваться для полуколичественных оценок, основанных на определении наличия либо отсутствия видов (Carpenter et al., 2012), либо полагают, что визуальные оценки основаны на личном мнении, которое «не может быть твердым основанием для принятия управленческих решений» (Madsen, Bloomfield, 1993). Тем не менее, субъективные оценки обилия используются для описания растительного покрова морского дна (Афанасьев, Абдуллин, 2014; Sales, 2010). Очевидно, сомнения в применимости таких оценок могли быть сняты, если бы они предусматривали возможность проверки полученных результатов статистическими методами. Такая работа выполнена в СЗЯМ.

Ядро растительности района располагается на глубинах до 6 м. К этим же глубинам приурочены и большинство поселений промысловых видов. Растительность на этих глубинах хорошо доступна для наблюдений с поверхности. Фактически, визуальные осмотры – это наиболее реалистичный способ промысловой разведки, которым пользуются промысловики в повседневной практике (Дуленин, 2020в). Очевидно, что практическое использование данных о ПП возможно только при условии, если их можно удовлетворительно пересчитать в УБМ. Это не всегда возможно по естественным причинам. При одном и том же ПП макрофиты могут образовывать разные УБМ. Это зависит от плотности, агрегированности, характера расположения растений, рельефа местности. Так, на пологом дне лежащие слоевища могут формировать значительное ПП при малой УБМ, тогда как на глыбовых навалах куртины в несколько десятков талломов, расположенных вертикально, нередко образуют значительные УБМ даже при относительно малых ПП.

Определим, насколько связаны ПП и УБМ для сахарины японской – вида, в наибольшей степени определяющего облик растительности мелководий района (рис. 4.6.1), и проанализируем статистические данные. Как и для других видов, образующих растительный покров на мелководьях (табл. 4.6.1), угол наклона линии регрессии для зависимости ее ПП от УБМ статистически значимо отличается от нуля. Вероятность ошибки ($p < 0,0001$) ничтожно мала, т.е. зависимость объективно существует. Величина коэффициента детерминации высока, она означает, что выраженность растительного покрова на 81% зависит от фитомассы. Угловой коэффициент равен 0,11 с доверительными границами 0,10 и 0,13.

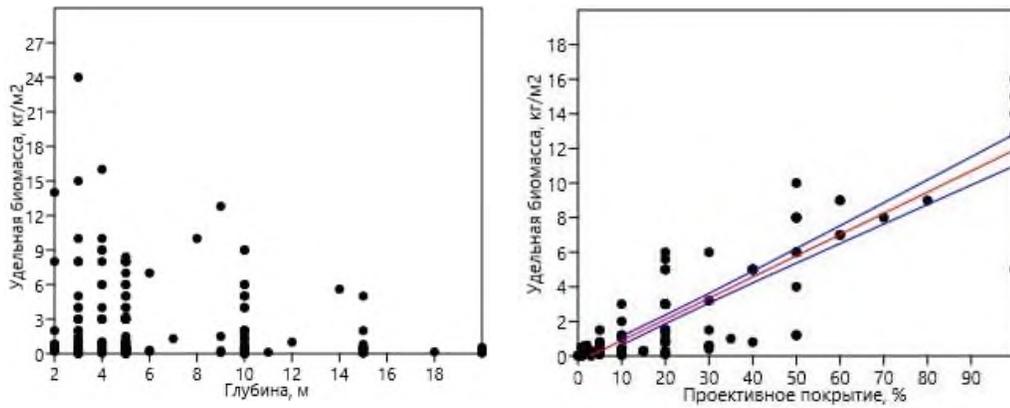


Рисунок 4.6.1 – Распределение УБМ сахарины японской по глубинам (слева) и в зависимости от ПП, с линией регрессии и 95 % доверительными границами (справа) по данным водолазной съемки 2010 г. в СЗЯМ

Исходя из этого, при 100% ПП расчетная величина средней УБМ равна 11 кг/м^2 , а истинная средняя с 95 % вероятностью находится в пределах от 10 до 13 кг/м^2 . Очевидно, что такой точности определения УБМ вполне достаточно для практических целей. В Приморье В.Н. Кулепановым и Л.В. Жильцовой (2010) получены сопоставимые результаты. Это позволяет использовать данные о ПП, полученные во время визуальных осмотров, для расчета величины промышленных запасов сахарины японской.

Обсудим, насколько метод пригоден для определения фитомассы других массовых видов, перечисленных в таблице 4.6.1. Коэффициенты детерминации зависимости УБМ от ПП наиболее высоки для морских трав (*Zostera asiatica* и *Phyllospadix iwatensis*), при этом доверительные интервалы регрессии узки. Это вполне естественно. Стебли и листья морских трав обычно располагаются вертикально, травы образуют компактные луга или дерновины с относительно однородным сложением. Это обуславливает тесную связь показателей обилия морских трав – данные об их ПП вполне можно использовать для расчета фитомассы. Фукусовые водоросли (*Stephanocystis crassipes*, *Sargassum pallidum*) и *Saccharina cichorioides* имеют более низкие коэффициенты детерминации зависимости показателей обилия с относительно широкими доверительными интервалами. Для фукусовых это обусловлено сложной размерно-возрастной структурой поселений многолетних растений. У этих видов слоевища разного возраста при одном и том же ПП могут формировать УБМ, различающиеся на порядок. Что касается *Saccharina cichorioides*, то ее относительно мягкие слоевища могут занимать любое положение в пространстве, размывая зависимость между мощностью покрова и фитомассой. Использовать данные визуальных наблюдений можно только для грубого определения фитомассы этих видов. Наконец, ПП и УБМ *Odonthalia corimbifera* до-

вольно слабо связаны, доверительные интервалы широки, что лишает смысла количественные пересчеты.

Таблица 4.6.1 – Описательные статистики и показатели зависимости* УБМ и ПП для макрофитов СЗЯМ по данным водолазной съемки 2010 г.

Вид	Н проб	УБМ, М±SE кг/м ²	ПП, медиана	Угловой коэффициент <i>a</i>	95% доверит. границы	Коэфф. 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>Odonthalia corymbifera</i>	35	0,6±0,2	0,1	0,05±0,008	0,01-0,08	0,53
<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

* для перечисленных видов зависимость характеризуется высоким уровнем статистической значимости (<0,0001)

Визуальные осмотры можно использовать не только для оценки запасов, но также при выполнении рыбохозяйственных характеристик отдельных акваторий, для оценки ущербов от хозяйственной деятельности и т.п. Поскольку характеристики пояса макрофитов в разных регионах могут существенно различаться, целесообразно получать свои данные о связи показателей их обилия для каждого региона. Например, в СЗОМ зависимость ПП от УБМ покровообразующих видов слабее, чем в СЗЯМ (Дуленин, 2015), а данные по ПП непригодны для пересчета в УБМ. Это связано с тем, что в соответствии со спецификой съемок, в Охотском море сборы выполняли после нереста сельди, когда макрофиты покрыты ее икрой. В это время обикрение макрофитов скрадывает имеющиеся зависимости, а взвешенные в воде массы икры мешают наблюдениям. Таким образом, при планировании работ следует учитывать биологические особенности пояса макрофитов изучаемого района. Вполне очевидно, что достаточная прозрачность воды – необходимое условие успешного проведения исследований.

Итак, данные визуальных наблюдений пояса растительности можно использовать для оценки биомасс при условии хорошо выраженной связи УБМ и ПП, с учетом ограничений применимости метода.

Независимая оценка ПП двумя наблюдателями. В настоящее время разработаны методы статистического анализа субъективных данных, а основанные на них экспертные оценки широко применяют в различных областях современной науки и практики: психологии, социологии, экономике и т.п. (Сидоренко, 2003; Резник, 2008). Основной способ обеспечения верифицируемости

экспертных данных в таких исследованиях – выполнение независимых оценок одного ряда явлений несколькими экспертами. Решения на основании таких оценок принимаются в случае, если оценки достаточно согласованы (Рупосов, 2015; Экспертные..., 2020). Очевидно, такой подход позволяет использовать экспертные субъективные оценки и в промыслово-биологических исследованиях. Пояс морской подводной растительности, в частности, виды, образующие промысловые ресурсы, легко доступны для наблюдений и потому весьма удобны для таких исследований. Большой коллектив экспертов при проведении учетных съемок привлечь невозможно. Однако поскольку любые полевые исследования по нормам техники безопасности проводятся силами не менее двух человек, их целесообразно задействовать в качестве экспертов-наблюдателей. В связи с изложенным, была поставлена цель определить практическую применимость субъективных оценок покрытия дна растительностью, выполненных параллельно и независимо двумя наблюдателями. Такая работа выполнена в 2019 г. в СЗЯМ (Дуленин, 2020).

Возможность и качество визуальных оценок покрытия дна растительностью с поверхности в полевых условиях зависит от ряда факторов – прозрачности воды, общего уровня освещенности, положения солнца по отношению к наблюдателю, наличия бликов, состояния поверхности моря (рябь, волнение) и т.п. Прежде чем анализировать полученные данные, оценим, какова доля станций, на которых результаты не были получены из-за помех при наблюдении. На 2 станциях (2,5%) наблюдения не были проведены из-за высокой мутности воды и отсутствия видимости, при этом одна станция была расположена близ устья реки, где видимость отсутствовала из-за высокого содержания взвеси в воде, а вторая – с наветренной стороны пологого мелководного участка, где из-за повышенного ветрового перемешивания прозрачность оказалась низкой. При организации наблюдений такие участки целесообразно пропускать. Работы невозможны и непосредственно после штормов (в первые сутки), что показывали и ранее выполненные съемки. Далее, на 5 станциях (6,2%) одному из наблюдателей из-за недостаточно острого зрения не удалось оценить ОПП, а на 3 станциях (3,7%) – ПП сахарины японской. Максимальная доля отбракованных станций не превысила 8,7 %. Очевидно, что эта величина довольно мала и не может существенно повлиять на последующие расчеты. Поэтому в первом приближении качество собранного материала было признано пригодным для дальнейшего анализа.

При работе следует избегать точечных наблюдений. Наиболее целесообразно выполнение трансект. Площадь, осмотренная наблюдателем на каждой станции, оценивается величиной $\sim 0,1-0,5$ тыс. м^2 , в среднем $\sim 0,2$ тыс. м^2 . Соответственно, 2 наблюдателя осматривают $\sim 0,2-1$ тыс. м^2 , в среднем $\sim 0,4$ тыс. м^2 . Эти оценки приблизительны, поскольку площадь осмотра сильно зависит от

условий наблюдения и индивидуальных особенностей наблюдателя. Однако ясно, что выполнение трансект позволяет осмотреть на порядок большие площади, чем при точечных наблюдениях. Площади в сотни квадратных метров приблизительно соответствуют площади выявления фитоценозов (Быков, 1978) на дне в районе исследования. Очевидно, что в этом случае наблюдатель имеет возможность описать общие черты сложения растительности осматриваемого участка или его отдельных ценологических поясов. В то же время, при точечных осмотрах увеличивается вероятность ошибочных оценок состава и обилия донной растительности, поскольку характеристики случайных мозаичных элементов сложения растительности в точке наблюдений легко принять за ее общие черты.

Непосредственные наблюдения с поверхности иногда невозможны (например, при сильной ряби). В этом случае следует применять водяной фонарь-бентовизор (Изучение ..., 2005) или микро-ТНПА (Дуленин и др., 2022б), см. ниже. Однако при этом улучшение видимости оборачивается значительным уменьшением площади обзора. Поэтому, используя указанные инструменты, при необходимости нужно увеличивать протяженность трансект для осмотра площади не менее сотен квадратных метров. Необходимую длину трансект следует определять на месте. Нужно учитывать, что при использовании бентовизора или ТНПА при параллельной работе двух наблюдателей, требуется третий человек для управления судном, в то время как при наблюдениях с поверхности вполне достаточно двоих, один из которых управляет судном.

Сравнение данных двух наблюдателей. Прежде чем анализировать полученные результаты, выясним, какова вероятность случайного совпадения независимых показаний. При визуальной оценке ПП с точностью до 0,1 мы имеем дело с ранговой шкалой из 10 рангов обилия от 0,1 до 1. В этом случае вероятность случайного совпадения оценок в одной точке наблюдений составляет $0,1 \cdot 0,1 = 0,01$. Иными словами, в 99 % случаев совпадения показаний неслучайны, и отражают объективно существующие закономерности. Известны схемы расчета необходимого количества экспертов. Теоретически, двух экспертов достаточно для получения согласованных оценок с 75 % вероятностью и допустимой ошибкой на уровне 20 % (Рупосов, 2015), что вполне приемлемо на практике. Сравним показания наблюдателей в нашем исследовании (рис. 4.6.2, табл. 4.6.2).

В целом они были хорошо согласованы: коэффициент конкордации τ оценок ОПП составил 0,73, а ПП сахарины японской – 0,78, соответственно. Вероятность случайного совпадения показаний в обоих случаях была чрезвычайно мала ($p < 0,0001$). Таким образом, показаниям наблюдателей можно доверять, они вполне пригодны для практического применения.

Таблица 4.6.2 – Описательные статистики оценок покрытия дна растительностью на обследованном участке СЗЯМ в 2019 г.

Оценка	Н стан-ций	Максимум*	M±SE	Медиана
Наблюдатель А, ОПП	72	1	0,6±0,028	0,65
Наблюдатель Б, ОПП	79	1	0,596±0,027	0,6
Наблюдатель А, ПП	75	1	0,38±0,032	0,4
Наблюдатель Б, ПП	79	0,9	0,377±0,029	0,3
ОПП, разность между А и Б	72	0,5	0,083±0,012	0,1
ПП, разность А и Б	72	0,5	0,09±0,012	0,1
Осредненные ОПП, южный участок	38	1	0,588±0,043	0,625
Осредненные ОПП, северный участок	43	0,9	0,53±0,035	0,55
Осредненные ПП, южный участок	38	0,95	0,488±0,041	0,5
Осредненные ПП, северный участок	43	0,75	0,247±0,032	0,2

* все минимальные значения равны нулю

Доли оценок с высокой степенью согласованности составили 81 % для ОПП и 82 % для ПП сахарины японской, а доли умеренно согласованных оценок – 16 и 15 %, соответственно. Плохо согласованные оценки были редки и составляли около 3 % для обоих показателей (рис. 4.6.3). Несогласованных оценок, которые требовали бы отбраковки данных, не оказалось. Даже если подход к отбраковке предельно ужесточить, оставляя только высоко согласованные показания, более 80 % совместных оценок будут пригодны для дальнейшего использования. Впоследствии для практической работы целесообразно заранее определять условия, при которых качество наблюдений считается достаточным для использования в расчетах: например, количество высоко согласованных показаний должно быть не менее 70 %.

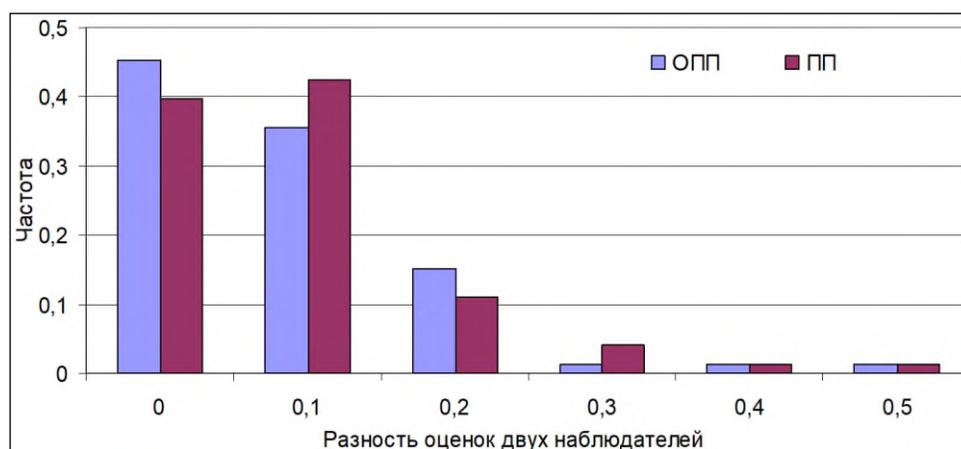


Рисунок 4.6.3 – Распределение разностей визуальных оценок покрытия дна растительностью наблюдателями А и Б в СЗЯМ, 2019 г.

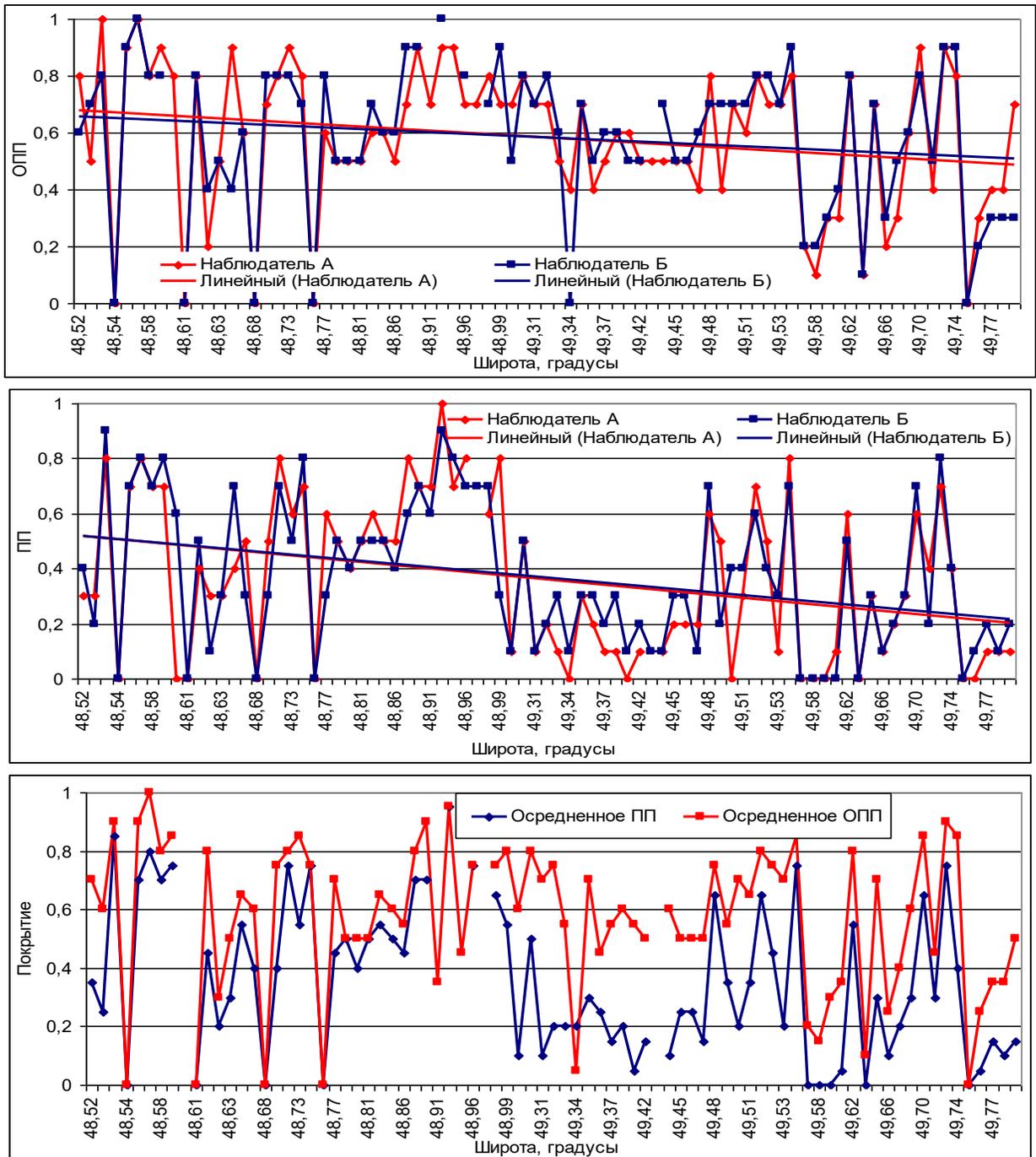


Рисунок 4.6.2 – Визуальные оценки покрытия дна растительностью по широте в СЗЯМ в 2019 г.
Пояснения см. в тексте

Средние значения разности в оценках обоих показателей весьма близки: для ОПП $0,08 \pm 0,01$, а для ПП $0,09 \pm 0,0$ и вполне ожидаемо статистически незначимы (табл. 4.6.3). Следовательно, оба показателя оценивались наблюдателями с сопоставимой точностью, а их наблюдения отражали объективную картину покрытия дна растительностью.

Таблица 4.6.3 – Вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы (p) при сравнении покрытия дна растительностью на обследованном участке СЗЯМ в 2019 г.

Критерий оценки	Стьюдента	Фишера	Колмогорова-Смирнова	Эппса-Синклтона
ОПП наблюдателями А и Б	0,92	0,84	1	0,96
ПП наблюдателями А и Б	0,94	0,55	0,99	0,77
Разностей ОПП и ПП	0,68	0,89	0,99	0,86
Осредненного ОПП северного и южного участков	0,3	0,35	0,61	0,05
Осредненного ПП северного и южного участков	<0,0001	0,24	<0,0001	<0,0001

Итак, использование параллельных независимых визуальных наблюдений покрытия дна растительностью дает положительные результаты, показывая высокую степень согласованности полученных оценок. Дальнейшая работа показала, что приобретенный опыт и необходимая тренировка наблюдателей повышает степень согласованности данных.

Анализ распределения растительности. На южном участке (см. рис. 4.6.2) осредненное значение ОПП составило в среднем $0,59 \pm 0,04$, а в северном – несколько меньше: $0,53 \pm 0,04$. Различия ОПП удалось показать только по одному из критериев на относительно низком уровне статистической значимости (критерий Эппса-Синклтона, $p=0,05$). Разница средних значений ПП сахарины японской была более выражена: на южном участке его величина составила $0,49 \pm 0,04$, а на северном – в 2 раза меньше: $0,25 \pm 0,03$, соответственно (см. табл. 4.6.2). Доля сахарины японской в общем покрытии дна растительностью снижалась с юга на север с 83 до 47 %. Статистически различия ПП в обоих районах выявлялись тремя из четырех примененных критериев на весьма высоком уровне значимости ($p < 0,0001$).

Констатировав неравномерность распределения растительности в широтном направлении, выявим наличие градиентных изменений ее обилия. Линии трендов, построенные по данным обоих наблюдателей и по обоим использовавшимся показателям, практически совпали (см. рис. 4.6.2), параметры их линейной регрессии оказались весьма близки, а значения стандартных ошибок почти всегда одинаковы (табл. 4.6.2). Это означает, что параллельные визуальные оценки покрытия хорошо подходят для выявления и анализа градиентных изменений растительного покрова.

Градиентные изменения ОПП, вопреки первым ожиданиям, были статистически значимы, хотя слабо выражены (табл. 4.6.2): угловые коэффициенты линии регрессии составили $-0,10$ и $-0,13$, т.е. ОПП в обсуждаемых районах уменьшалось на 10-13 % с каждым градусом географической широты. Однако ранее (Дуленин, Гусарова, 2016) было показано, что общие УБМ донной растительности СЗЯМ, наоборот, статистически значимо росли с юга на север. Для того, чтобы выяснить, чем обусловлено такое несоответствие, обратимся к анализу регрессии ПП сахарины

японской в зависимости от широты. ПП падал статистически значимо – на 23-25 % с каждым градусом широты (табл. 4.6.4), хотя ранее было показано увеличение обилия вида с юга на север (Дуленин, Гусарова, 2016). Снижение ПП в 2019 г., очевидно, носило локальный, временный характер и было обусловлено естественной ежегодной сменой генераций сахарины японской на разных участках. В самом деле, в районе к югу от Советской Гавани (южнее 48,99° с.ш.) не было отмечено плотных непромысловых поселений сахарины японской первого года вегетации, в то время, как к северу от м. Датта (севернее 49,31° с.ш.) такие поселения были обширными, что закономерно привело к снижению общей площади дна, занятой второгодними слоевищами. Кроме того, тренды изменения ОПП и ПП по широте были однонаправлены и показывали как общее снижение покрытия дна растительностью, так и уменьшение ПП сахарины японской по направлению к северу. ОПП и ПП северного и южного районов косвенно сопряжены (результаты теста сопряженности – $\chi^2=0,12$, $p=0,73$). Это обусловлено вполне естественной причиной: сахарина японская, будучи доминантным видом макрофитов Татарского пролива (Клочкова, 1996; Дуленин, Гусарова, 2016), формирует в осмотренных биотопах наибольшую долю растительного покрова. Поэтому локальные снижения ее ПП привели и к градиентному уменьшению ОПП в широтном направлении.

Таблица 4.6.4 – Параметры линейной регрессии оценок покрытия дна растительностью двумя наблюдателями в зависимости от широты на обследованном участке СЗЯМ в 2019 г.

Показатель	$\alpha \pm SE$	R^2	p
ОПП, наблюдатель А	-0,13±0,07	0,05	0,05
ОПП, наблюдатель Б	-0,10±0,07	0,03	0,17
ПП, наблюдатель А	-0,25±0,07	0,14	0,0005
ПП, наблюдатель Б	-0,23±0,06	0,13	0,0005

Максимальные ОПП и ПП сахарины японской достигали 1. Нулевые значения ОПП (отсутствие видимой с поверхности растительности) наблюдались на 6 % станций. Такие участки, как правило, приурочены к мелководным валунным участкам пологого дна. Здесь отсутствие крупных форм растительности очевидно связано с истирающим воздействием льдов зимой и валунов во время шторма, которые уничтожают крупные слоевища.

Итак, субъективные визуальные оценки проективного покрытия позволяют выявить как общий характер и локальные особенности пространственного распределения донной растительности в целом, так и отдельного учитываемого вида, в частности, и могут быть использованы для выявления и описания как общей АЗ пояса растительности, так и АЗ отдельных видов.

ГЛАВА 5. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОДЕЛЬНЫХ РАЙОНОВ

Весь пояс растительности каждого модельного района целесообразно рассматривать как систему АЗ в понимании Дж. Симпсона (1948): общую зону растительности, внутри которой имеются АЗ отдельных систематических и экологических групп макрофитов. Целесообразно показать характеристики их распределения в пространстве. Кроме того, найдя оптимальные способы выделения доминантов растительности, следует охарактеризовать их распределение в пространстве на инфраценоотическом уровне. В современной науке о растительности весьма распространены взгляды на растительный покров как на континуум, выделение границ внутри которого определяется не столько объективной реальностью, сколько задачами исследователя (Миркин и др., 2001; Шитиков и др., 2003; Миркин, Наумова, 2012). В то же время, классической для геоботаники и, в определенной степени, для гидробиологии является концепция дискретной структуры живого покрова (Работнов, 1978; Разумовский, 2011; Жирков, 2010, 2017); обсуждаются также проблемы соотношения дискретности и континуальности, границ и градиентов (Кафанов, 2005, Миркин, 2005; Семкин и др., 2010а, б, в). Преобладание границ или градиентов в наблюдаемой картине живого покрова зависит от рассматриваемого масштаба (Кафанов, 2006). Практическая значимость таких исследований велика, поскольку биотические границы и градиенты определяют специфику распределения промысловых организмов, в частности, формирующих наибольшие ресурсы макрофитов (Гусарова и др., 1993; Блинова, 2007, 2014; Дуленин, 2012 и др.). Поэтому целесообразно выявление границ и градиентов растительного покрова в пределах протяженных и относительно хорошо изученных районов. В районах большой протяженности с юга на север может быть значим комплексный широтный градиент (Вальтер, 1982; Миркин и др., 2001). В то же время, характер растительного покрова меняется и под влиянием местных гидрометеорологических и геоморфологических особенностей. Целесообразно выяснить, какие факторы – общий широтный градиент или локальные особенности, определяют структуру растительности модельных районов. Кроме того, анализ распределения растительности на инфраценоотическом уровне позволяет предположить районы и глубины формирования АЗ отдельных видов.

5.1. Распределение растительности СЗЯМ

Ранее были отмечены неоднородность флоры и наличие флористических градиентов в пределах Татарского пролива в целом, выделены его конкретные флоры (Клочкова, 1996), высказаны соображения о наличии флористической и фитоценотической границ в северо-западной части пролива (Гусарова и др., 2002; Дуленин, 2008). Однако последующий анализ показал, что состав флоры района статистически однороден, а различия конкретных флор отдельных участков района по ЧВ видов, видовому и фитогеографическому составу не достигают критических значений и должны быть признаны случайными (Дуленин, Гусарова, 2016). Таким образом, в настоящее время отсутствуют факты, позволяющие показать наличие объективно существующих дискретных флористических границ в районе. Тем не менее, имеющиеся материалы показывают, что делать выводы об однородности растительности в широтном направлении только на основании анализа состава флоры преждевременно. Было указано на возможности изменений донной биоты района во времени (Dulenin, Dulenina, 2017). Однако статистические материалы, позволяющие проследить такие изменения в структуре растительности отсутствуют. В связи с этим здесь рассмотрены только широтные и глубинные характеристики изменения растительности.

Закономерности регионального уровня в распределении растительности СЗЯМ по широте. Из 190 видов морских макрофитов района (по: Гусарова и др., 2002, Дуленин, 2008) в сублиторали по регулярному превышению порогов ПП и УБМ (см. выше) выделено 24 доминанта, данные по двадцати двум из которых проанализированы. УБМ 10 доминантов, как и суммарная УБМ на станциях статистически значимо возрастают в направлении с юга на север (табл. 5.1.1, рис. 5.1.1). На разных отрезках побережья отмечено изменение состава доминантов (рис. 5.1.1). Так, к югу от 48° с.ш. исчезают *Ptilota filicina* и *Ulva fenestrata*. На южном участке преобладает *Saccharina japonica*, которая образует мощные пояса с высокой УБМ (до 15-24 кг/м²) и определяет общий облик растительности. Однако на двухкилометровом участке 50° с.ш. у мыса Сюркум отмечена смена общего облика растительности: севернее мыса *S. japonica* исчезает. Здесь проходит северная граница её ареала, положение стабильно в течение всей истории исследований. Картину дополняет исчезновение *Kjellmaniella crassifolia*. Практически перестает встречаться севернее 50° с.ш. и *Corallina pilulifera*. Исчезнувшие доминанты замещаются поселениями других водорослей, УБМ которых статистически значимо возрастает к северу от мыса: *S. cichorioides* (от 0,41±0,12 до 2,74±0,96 кг/м² при $p=0,03$), *Costaria costata* (от 0,21±0,10 до 2,05±0,37 кг/м² при $p=0,04$) и *Agarum clathratum* (от 1,10±0,17 до 1,88±0,50 кг/м² при $p=0,04$).

Таблица 5.1.1 – Показатели обилия доминантов растительности и параметры их линейных регрессий для зависимости от географической широты в СЗЯМ на региональном инфраценоотическом уровне. Здесь и далее в разделе: N – количество проб, m – среднее, SE – стандартная ошибка, R² – коэффициент детерминации, p – вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы. Угловые коэффициенты значимы при p<0,05

Вид	УБМ, кг/м ²					ПП, доля				
	N	m±SE	α±SE	R ²	p	N	m±SE	α±SE	R ²	p
<i>Agarum clathratum</i>	138	1,2±0,1	0,33±0,08	0,11	<0,01	120	0,32±0,02	0,06±0,02	0,08	<0,01
<i>Bossiella compressa</i>	131	1,0±0,1	0,16±0,06	0,05	0,01	131	0,33±0,02	0,05±0,02	0,05	<0,01
<i>Saccharina japonica</i>	120	3,6±0,4	1,31±0,49	0,06	<0,01	120	0,28±0,02	-0,0007±0,03	<0,0001	0,98
<i>Stephanocystis crassipes</i>	105	2,1±0,2	0,76±0,16	0,17	<0,01	92	0,25±0,02	0,03±0,02	0,03	0,09
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	91	2,7±0,3	0,44±0,21	0,05	0,04	85	0,28±0,03	0,0004±0,02	0,0004	0,86
<i>Saccharina cichorioides</i>	55	2,5±0,4	1,20±0,36	0,17	<0,01	35	0,30±0,06	0,15±0,07	0,12	0,04
<i>Desmarestia viridis</i>	54	0,6±0,1	-0,26±0,10	0,13	<0,01	41	0,19±0,04	0,06±0,03	0,08	0,06
<i>Zostera asiatica</i>	54	1,5±0,2	0,03±0,17	0,0004	0,89	54	0,43±0,04	0,01±0,04	0,001	0,79
<i>Neorhodomela larix</i>	53	0,7±0,1	0,13±0,09	0,04	0,16	32	0,19±0,03	-0,02±0,03	0,01	0,57
<i>Sargassum pallidum</i>	51	4,2±0,6	0,67±0,48	0,04	0,17	33	0,38±0,05	0,04±0,03	0,05	0,23
<i>Odonthalia corymbifera</i>	50	0,6±0,1	0,03±0,13	0,0008	0,85	29	0,19±0,03	-0,03±0,03	0,03	0,4
<i>Costaria costata</i>	42	1,2±0,2	0,64±0,14	0,34	<0,01	31	0,14±0,02	0,05±0,01	0,3	<0,01
<i>Sargassum miyabei</i>	39	3,9±0,8	1,68±0,66	0,15	0,015	34	0,23±0,05	0,09±0,04	0,13	0,04
<i>Tichocarpus crinitus</i>	38	1,4±0,3	-0,16±0,20	0,02	0,43	13	0,33±0,08	-0,003±0,06	0,0001	0,97
<i>Corallina officinalis</i>	34	1,2±0,2	-0,07±0,13	0,09	0,59	77	0,35±0,03	-0,002±0,02	0,01	0,37
<i>Ptilota asplenioides</i>	33	1,0±0,2	0,27±0,14	0,11	0,06	15	0,25±0,05	0,05±0,03	0,16	0,14
<i>Ulva fenestrata</i>	32	0,4±0,1	0,18±0,09	0,11	0,06	27	0,25±0,05	0,03±0,09	0,003	0,77
<i>Ptilota filicina</i>	30	1,5±0,3	-0,18±0,25	0,02	0,48	17	0,38±0,1	0,1±0,06	0,16	0,1
<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	22	0,6±0,1	0,40±0,27	0,01	0,6	18	0,24±0,05	0,16±0,08	0,2	0,06
<i>Codium fragile</i>	20	1,6±0,4	0,52±0,33	0,12	0,13	10	0,08±0,02	0,003±0,02	0,2	0,15
<i>Corallina pilulifera</i>	19	1,1±0,1	-0,23±0,08	0,32	0,01	19	0,36±0,03	-0,08±0,02	0,32	0,01
КИБ	нд	нд	нд	нд	нд	221	0,28±0,02	0,009±0,002	0,001	0,59
Σ, по станциям	437	4,8±0,	0,93±0,20	0,05	<0,0001	440	0,84±0,02	0,002±0,02	0,001	0,09

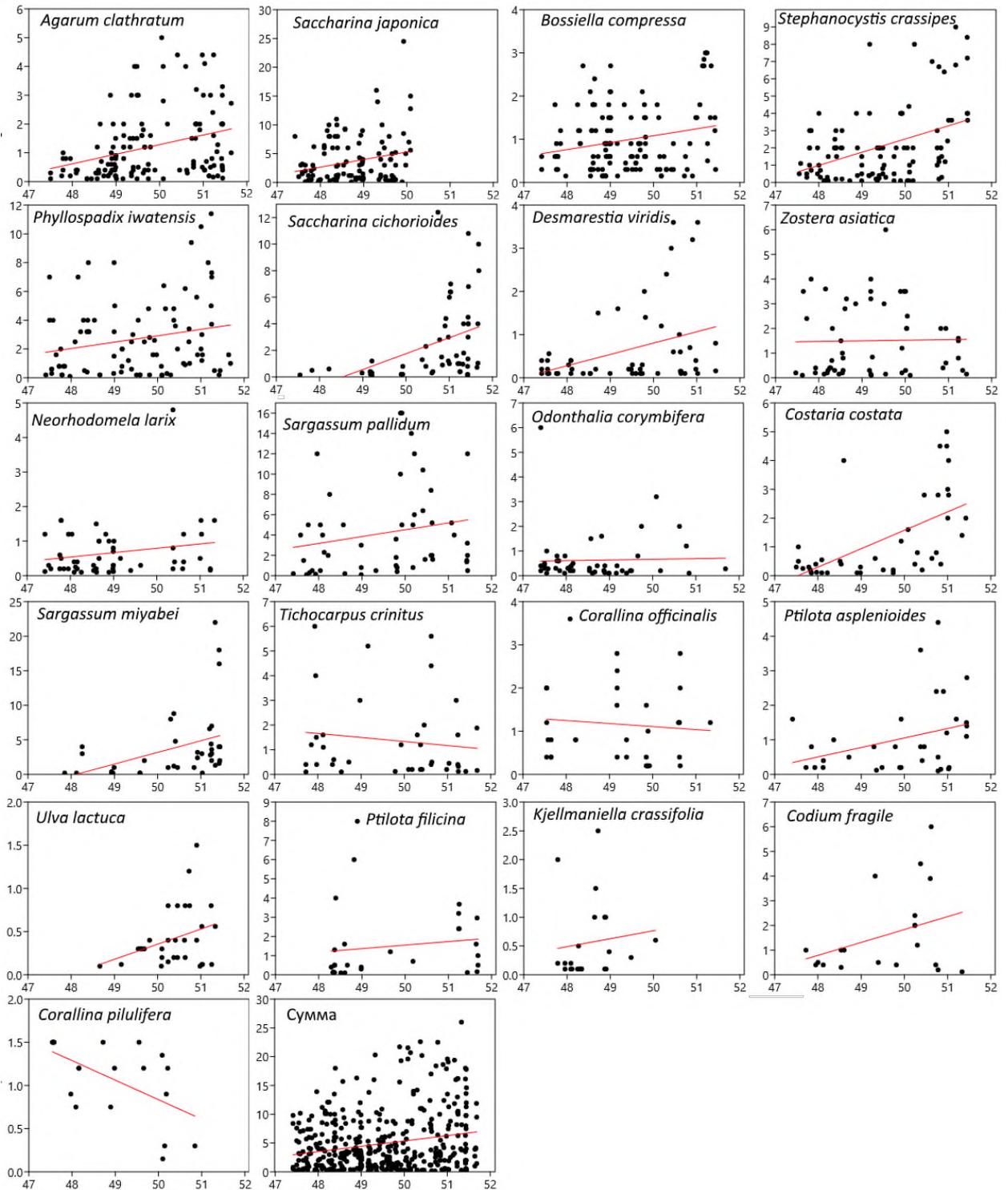


Рисунок 5.1.1 – Распределение УБМ доминантов растительности СЗЯМ по широте. По оси абсцисс – широта, градусы, по оси ординат – УБМ, кг/м². Показаны линии регрессии

Исчезновение *S. japonica* в районе мыса Сюркум формирует выраженную ценотическую границу. Возможно, смена доминантов обусловлена изменениями условий среды вместе с межвидовой конкуренцией. Наиболее ярко она проявляется у двух близких массовых в районе исследования видов *S. japonica* и *S. cichorioides*: вид-виолент *S. japonica* на участке с благоприятными для него условиями снижает роль конкурента *S. cichorioides*. Ценотический потенциал *S.*

cichorioides реализуется только с исчезновением *S. japonica* на севере вследствие отрицательной температурной аномалии у далеко вдающегося в море м. Сюркум (см. Главу 2). Поэтому физиономический облик подводной растительности по разные стороны мыса зримо различается.

Таким образом, в отличие от флористического состава, широтные изменения растительности существенны и статистически значимы. Они сочетают в себе элементы дискретного и континуального характера. Формирование дискретной фитоценотической границы связано с наличием географического препятствия – мыса Сюркум. Широтные градиенты обилия доминантов и пояса растительности образуют континуальные элементы структуры растительности и соответствуют местным особенностям района: постепенному уменьшению ширины пояса твердых грунтов с юга на север, обусловленному снижением гидродинамической нагрузки по мере сужения Татарского пролива к северу.

Закономерности регионального уровня в распределении растительности СЗЯМ по глубине. Выявив особенности формирования растительного покрова вдоль побережий, целесообразно охарактеризовать распределение растительности по глубине. Ранее автор (Дуленин, 2008; Дуленин, Гусарова, 2009) касался этой проблематики, сопоставив изменения видового состава и освещенности с глубиной по образцу прежних исследований (Гусарова, 1975; Перестенко, 1980). Вертикальная стратификация фитали (табл. 5.1.2) в других регионах Дальнего Востока выполнена на основе фотического принципа (Perez, 1959, 1961; Molinier, 1960, по: Перестенко, 1980), по изменению флористического состава и батиметрического распределения растительных группировок (Перестенко, 1969; Гусарова, 1975; Дуленин, 2008) по мере снижения освещенности и обеднения спектрального состава света (Петров, 1960; Lerving, 1966, по: Перестенко, 1980).

Таблица 5.1.2 – Вертикальная стратификация сублиторальной растительности в разных районах морей Дальнего Востока, м

Горизонты	Этажи	Залив Петра Великого (Перестенко, 1969)	Курильские острова (Гусарова, 1975)	СЗЯМ (Дуленин, 2008)	СЗОМ (Дуленин, 2015)
Верхний («фотофильной растительности»)	I	3–5	6–8	5–6	5–6
	II	10–12	16–20	10–11	10–15
	III	30–32	40	20–21	20–25
Нижний («сциафильной растительности»)	–	> 30–32	> 40	> 20–21	> 25

Однако распределение растительности автором было описано умозрительно, только по ее физиономическому облику. Поэтому, выполнив зонирование распределения флоры, целесообразно зонировать растительный покров на основании статистических закономерностей распределения растительности. Для этого было необходимо дать характеристику вертикальной

структуры донной растительности на основании количественного анализа распределения ее доминантов (рис. 5.1.3, табл. 5.1.3).

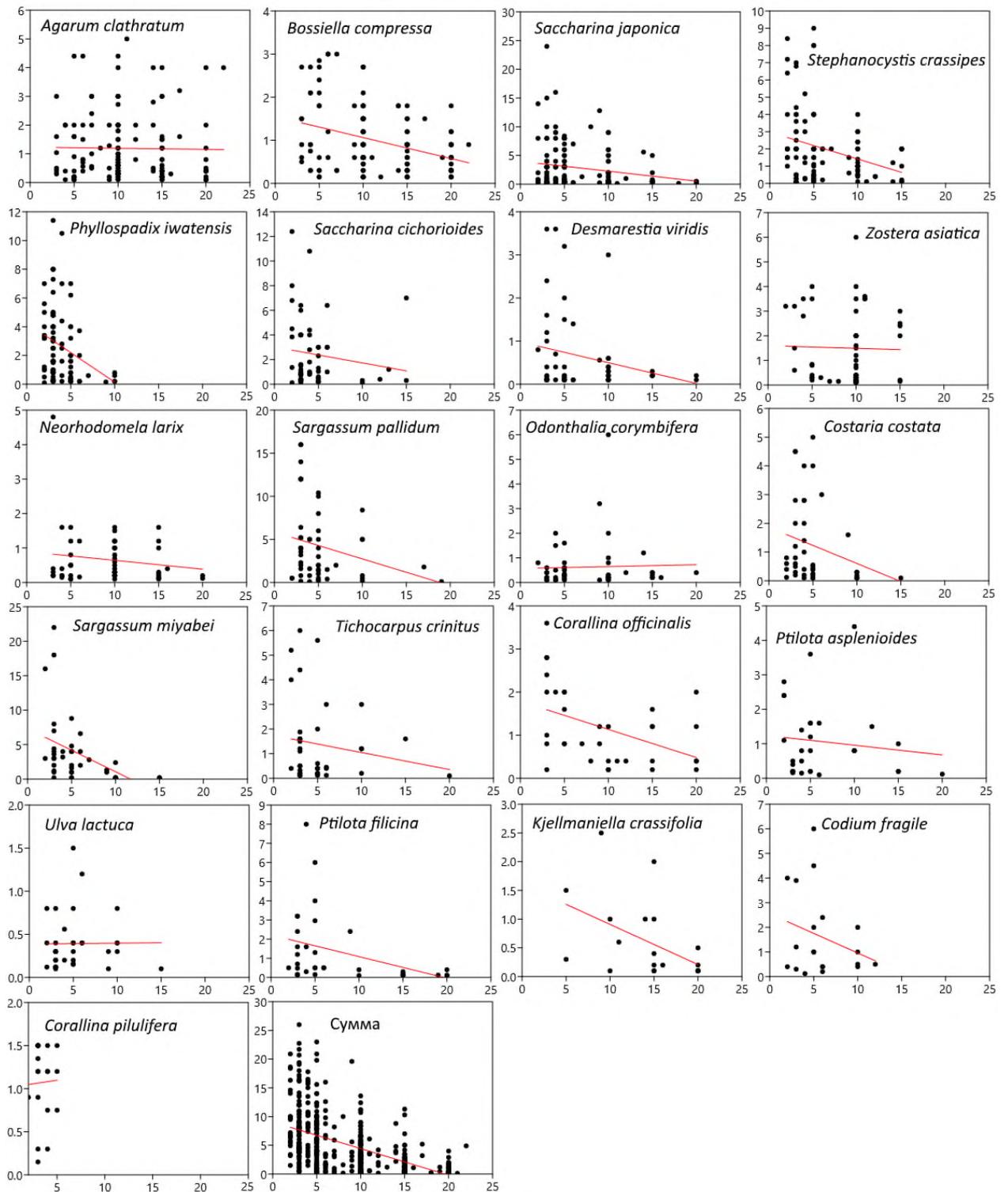


Рисунок 5.1.3 – Распределение УБМ доминантов растительности СЗЯМ по глубине.
По оси абсцисс - глубина, м, по оси ординат – УБМ, кг/м²

Исключительно на мелководьях (0-2 м, местами до 4 м) распространены поселения *Alaria sp.* (УБМ 0,5-2,0 кг/м², ПП 0,1-0,6), не включенных в анализ из-за сложности систематического обследования мелководий водолажным способом и *Zostera marina* (УБМ 2-4 кг/м², ПП 0,5-1). Распределение включенных в анализ доминантов показывает, что 2/3 из них наиболее часто встречаются на глубинах менее 6 м. Для 13 видов не выявлено статистического значимого снижения УБМ с глубиной, а для четырех (*Ulva fenestrata*, *Agarum clathratum*, *Odonthalia corymbifera*, *Zostera asiatica*) они, независимо от глубины, остаются на одном уровне. Статистически значимое снижение УБМ с глубиной отмечено для 8 (38 %) проанализированных доминантов (табл. 5.1.3).

Таблица 5.1.3 – Показатели обилия доминантов растительности и параметры их линейных регрессий для зависимости от глубины в СЗЯМ

Вид	УБМ, кг/м ²				ПП, доля			
	m±SE	α±SE	R ²	p	m±SE	α±SE	R ²	p
<i>Agarum clathratum</i>	1,2±0,1	-0,01±0,02	<0,01	0,53	0,3±0,02	-0,03±0,01	0,05	<0,01
<i>Bossiella compressa</i>	1±0,1	-0,05±0,01	0,13	<0,01	0,3±0,02	-0,04±0,009	0,12	<0,01
<i>Saccharina japonica</i>	2,9±0,3	-0,08±0,03	0,06	<0,01	0,2±0,02	-0,08±0,01	0,15	<0,01
<i>Stephanocystis crassipes</i>	2±0,2	-0,09±0,03	0,07	<0,01	0,2±0,02	-0,04±0,02	0,08	<0,01
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	2,6±0,3	-0,26±0,07	0,15	<0,01	0,3±0,02	-0,11±0,004	0,09	0,09
<i>S. cichorioides</i>	2,4±0,4	-0,08±0,06	0,03	0,17	0,3±0,04	-0,05±0,04	0,04	0,21
<i>Desmarestia viridis</i>	0,6±0,1	-0,05±0,04	0,03	0,19	0,2±0,03	-0,09±0,04	0,12	<0,01
<i>Zostera asiatica</i>	1,5±0,2	0,02±0,05	0,03	0,7	0,4±0,04	0,0001±0,03	<0,01	1
<i>Neorhodomela larix</i>	0,7±0,1	-0,006±0,04	<0,01	0,88	0,2±0,02	0,002±0,01	<0,01	0,88
<i>Sargassum pallidum</i>	4,8±0,9	-0,1±0,06	0,06	0,08	0,4±0,05	-0,05±0,03	0,14	0,03
<i>Odonthalia corymbifera</i>	0,6±0,1	0,006±0,03	<0,01	0,86	0,2±0,03	-0,05±0,02	0,14	0,02
<i>Costaria costata</i>	1,2±0,2	-0,18±0,06	0,17	0,07	0,1±0,02	-0,12±0,03	0,27	<0,01
<i>Sargassum miyabei</i>	2,6±0,4	-0,23±0,05	0,35	<0,01	0,3±0,05	-0,14±0,03	0,38	<0,01
<i>Tichocarpus crinitus</i>	1,4±0,3	-0,05±0,06	0,02	0,36	0,2±0,06	0,09±0,04	0,18	0,05
<i>Corallina officinalis</i>	1,2±0,2	-0,07±0,02	0,19	<0,01	0,4±0,04	0,009±0,07	<0,01	0,89
<i>Ptilota asplenioides</i>	1±0,2	-0,04±0,04	0,03	0,35	0,2±0,05	0,07±0,05	0,15	0,16
<i>Ulva fenestrata</i>	0,4±0,1	-0,001±0,004	<0,01	0,99	0,2±0,04	0,007±0,05	<0,01	0,89
<i>Ptilota filicina</i>	1,3±0,3	-0,13±0,03	0,3	<0,01	0,3±0,09	-0,14±0,06	0,23	0,03
<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	0,6±0,1	-0,14±0,04	0,32	<0,01	0,2±0,04	-0,05±0,03	0,08	0,14
<i>Codium fragile</i>	1,6±0,4	-0,06±0,09	0,03	0,5	0,1±0,02	0,17±0,18	0,1	0,37
<i>C. pilulifera</i>	1,1±0,1	0,02±0,13	0,01	0,89	0,4±0,03	0,003±0,02	0,015	0,95
Корковые известковые	нд	нд	нд	нд	0,3±0,02	-0,03±0,008	0,06	<0,01
Σ, по станциям	4,8±0,2	-0,17±0,01	0,35	<0,01	0,9±0,03	-0,05±0,005	0,17	<0,01

Так, на эти глубины приходится от 65 % находок *Saccharina japonica* до 90 % – *S. cichorioides*. Однако ряд видов – *A. clathratum*, *Kjellmaniella crassifolia*, *Neorhodomela larix*, *Odonthalia corymbifera*, *Zostera asiatica* распределены по глубине относительно равномерно. Что касается общей картины (рис. 5.1.3), то на глубине менее 6 м ЧВ станций с учтенными УБМ мак-

рофитов составляло 88 %, в диапазоне глубин 6-10 м – 83 %, в диапазоне 11-15 м – 51 %, и на 16-20 м – 44 %. Таким образом, с возрастанием глубины ЧВ растительности плавно снижается: в наиболее глубоководном диапазоне она в 2 раза ниже, чем в самом мелководном.

Изменение ПП с глубиной выражено более существенно (табл. 5.1.3): статистически значимое уменьшение обилия выявлено для 11 (52 %) доминантов. Тем не менее, более чем для половины из них (12 из 22 включенных в анализ) изменение покрытия с глубиной незначимо, а для пяти из них (*Ulva fenestrata*, *Bossiella cretacea*, *Corallina pilulifera*, *Neorhodomela teres* и *Zostera asiatica*) этот показатель независимо от глубины остается стабильным. Статистически значимо снижаются с глубиной суммарные показатели УБМ и ПП растительного покрова.

Дендрограммы сходства состава и обилия доминантов по глубине, построенные по УБМ и ПП, весьма близки между собой (рис. 5.1.4). Выделяется по 2 больших группы кластеров, охватывающих частично перекрывающиеся диапазоны глубин 2-11 и 8-20 м. В центре кластеров, охватывающих глубины 2-11 м, выделяются группы, включающие глубины 2-5 м. Их растительность имеет степень сходства 0,65-0,75. Растительность соседних глубин в пределах больших кластеров может весьма различаться по степени сходства (от 0,33 до 0,80). Они показывают расхождение общей АЗ пояса растительности на более узкие зоны, приуроченные к своим глубинам.

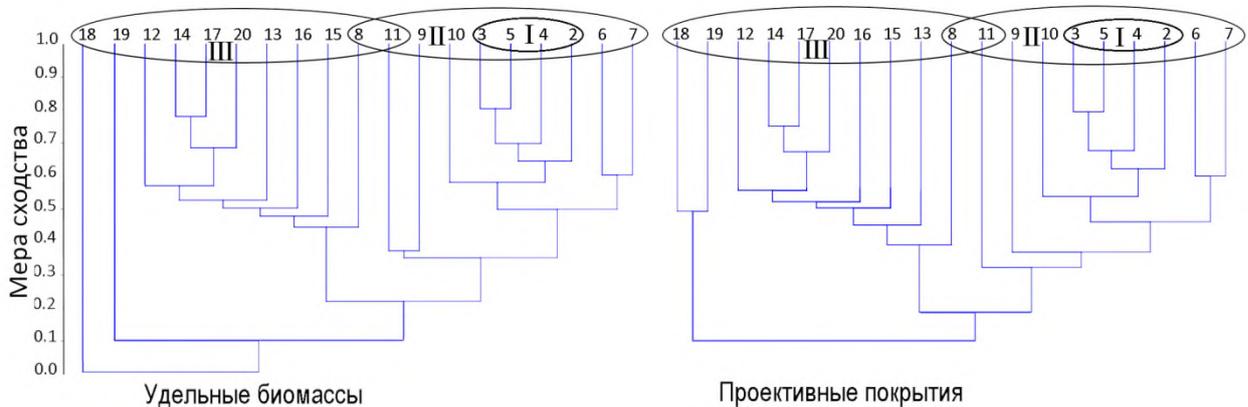


Рисунок 5.1.4 – Сходство состава и обилия доминантов подводной растительности СЗЯМ по глубине. Арабскими цифрами показаны глубины в метрах, римскими – номера этажей верхнего горизонта, овалами – границы этажей. Пояснения см. в тексте

На мелководьях представлены доминанты из всех высших таксонов донной растительности, на глубинах 12-15 м исчезают представители Chlorophyta и Tracheophyta, на глубинах 20-22 м – Rhaeophyceae, а максимальные глубины – более 22 м – населены только Rhodophyta. Глубже 18-22 м водорослевый пояс исчезает независимо от наличия подходящих грунтов. Этот горизонт глубин следует считать нижней границей общей АЗ пояса растительности района. За его пределами на галечных и валунных равнинах растительность не образует выраженного по-

крова, существуя в форме разреженных поселений красных водорослей *Turnerella mertensiana* (Postels et Ruprecht) F. Schmitz, *Sparlingia pertusa*, *Congregatocarpus kurilensis*, *Callophyllis rhynchocarpa* Ruprecht, *Phycodrys riggii* N.L. Gardner с минимальными суммарными значениями УБМ (не более 0,1–0,5 кг/м²) и ПП (не более 0,05–0,20).

Обсудим полученные результаты. К настоящему времени известно, что распределение растительности по глубине определяется множеством факторов (Петров, 1974б; Vadas, Steneck, 1988; Duggins et al., 2003; Gattuso et al., 2006; Pedersen et al., 2012): светом, температурой, гидродинамической нагрузкой, составом грунтов, и представляет собой комплексный градиент (Миркин и др., 2001; Пузаченко, 2004). Освещенность может его лимитировать только в водах с низкой прозрачностью (Камнев, 1989). Для района исследований имеются данные только по температуре (Пищальник, Бобков, 2000) и грунтам (собственные сведения), поэтому долю влияния каждого фактора оценить невозможно. Тем не менее, следует попытаться дать оценку влиянию отдельных факторов на распределение растительности.

В ряде акваторий на распределение макрофитов влияет антропогенное загрязнение (Клочкова, Березовская, 2001; Okuda, 2008 и др.). Однако в СЗЯМ антропогенная деструкция донной растительности наблюдается только на ограниченных участках в портах Ванино и Советская Гавань (Дуленин и др., 2015), в целом же прибрежная биота находится в нативном состоянии (Дуленин, 2016в). Основным фактором развития растительности на мелководьях оказывается уровень гидродинамической нагрузки, определяющий условия метаболизма донной растительности (Камнев, 1989). Это согласуется с нашими наблюдениями: глубины до 6 м с наиболее развитым растительным покровом, отличаются максимальной гидродинамикой (Дуленин, 2008). Ее влияние можно проследить и для отдельных видов. Например, *Alaria esculenta* с прочными срединной жилкой и органами прикрепления доминирует на прибойных участках открытых побережий в сублиторальной кайме. *Saccharina japonica f. longipes* из-за длинных и широких слоевищ (до 10 м и 40 см, соответственно, собственные данные) с большой парусностью, наоборот, образует поселения только на глубинах 8–22 м, где гидродинамическая нагрузка сниженная или слабая, и где растения могут развиваться без риска быть выброшенными на берег. *Zostera marina* с мягкими стеблями обитает только на мелководьях (0–4 м) закрытых бухт со слабой гидродинамической нагрузкой. В то же время, более жесткие стебли и толстые корневища *Z. asiatica* позволяют ей расселяться в биотопах с разным уровнем гидродинамической нагрузки, осваивая глубины от сублиторальной каймы до 15 м.

На малых глубинах преобладают жесткие грунты, пригодные для прикрепления водорослей, сменяющиеся ниже песками и илами. По собственным данным, на глубинах 2–6 м 89 % площади дна занимают жесткие грунты, а на 16–20 м – уже только 54 %. Поэтому вполне естественна и высокая корреляция состава грунтов с ЧВ растительности, которая падает с глубиной

($r=0,88\pm 0,12$). Однако требуется объяснить имеющиеся изменения обилия растительности на благоприятных для нее грунтах.

Снижение освещенности, вероятно, влияет на распределение основных таксономических групп доминантов. Относительное преобладание Chlorophyta на мелководьях и Rhodophyta на глубине наблюдают часто (Biology..., 1990; Spandling et al., 2003), однако это не общее правило (Саутт, Уиттик, 1990; Vadas, Steneck, 1988). В СЗЯМ небольшая глубина распространения зеленых и бурых водорослей может быть связана с относительно низкой прозрачностью вод (4-8 м по нашим данным), обусловленной большими массами взвеси, поставляемыми стоком из Амурского лимана и крупных рек (Тумнин, Коппи), что дополнительно снижает освещенность с глубиной.

Водоросли умеренного пояса способны жить при уровне освещенности от 100-80 % у поверхности до 5-3 % и даже до 0,1-0,05 % (Titlyanov et al., 1992). Поэтому закономерно, что показатели обилия многих доминантов по глубине показывают признаки стабильности, хотя это не соответствует ни изменению комплексного абиотического градиента, ни, в частности, освещенности. Поэтому УБМ большинства доминантов в пределах пояса растительности с глубиной статистически значимо не меняется (табл. 5.1.3). Что касается ПП, то хотя оно и показывает большую изменчивость, однако и в этом случае статистически значимые изменения с глубиной удается проследить чуть более чем для половины доминантов. Например, относительная теневыносливость агарума позволяет ему успешно расти в условиях затенения крупными представителями Laminariales и Fucales, чем объясняется стабильность его УБМ на малых глубинах. Вместе с тем, с глубиной наблюдается значимое уменьшение его ПП, что объясняется характером сложения растительности на глубинах 10-20 м, где поселения агарума перемежаются с пятнами корковых кораллиновых водорослей и пустыми участками грунта. Такая картина обычна и для других видов, у которых снижается с глубиной ПП при сохранении стабильности УБМ. Она представляется естественным механизмом адаптации пространственной структуры поселений к условиям уменьшающегося количества света: ярусная структура зарослей на большой глубине не формируется. Очевидно, ювенильные особи при скудной освещенности не выживают в условиях дополнительного затенения талломами взрослых растений. Отдельные растения свободно используют становящееся избыточным пространство, более эффективно используя свет и сохраняя стабильность структуры поселений. Имеются и относительно теневыносливые доминанты, не встречающиеся на мелководьях: *Saccharina japonica f. longipes* и *Kjellmaniella crassifolia*, однако глубины их распространения в районе нельзя считать полностью благоприятными: здесь поселения этих водорослей неустойчивы во времени (Дуленин, 2012).

Стабилизации количественных показателей, по-видимому, способствует и конкуренция за жизненное пространство. Действительно, на глубине 2-5 м отмечено наибольшее количество

видов – до 85 (Дуленин, 2008) и большинство доминантов. Следует полагать, что межвидовая и внутривидовая конкуренция на мелководьях выражены наиболее сильно. Это существенно ограничивает возможности прироста биомассы, что связано с ограничением площади, пригодной для оседания спор и прикрепления взрослых растений, затенением нижних ярусов (Селиванова, 2003; Набивайло, Титлянов, 2006). В связи с этим максимумов обилия здесь достигают немногочисленные виды-виоленты, прежде всего *Saccharina japonica* и представители Sargassaceae. Их талломы крупны, первая отличается быстрым ростом, вторые – значительной продолжительностью жизни (Камнев, 1989), что обеспечивает преимущества в конкурентной борьбе.

С глубиной из состава растительности выпадают мелководные виды, что ослабляет конкуренцию и создает возможности для развития эврибионтных видов. Именно этим следует объяснить тот факт, что для ряда доминантов снижение обилия по глубине статистически незначимо. Ярко демонстрируют стабильность *Agarum clathratum* и *Zostera asiatica* – наиболее эврибионтные, максимально распространенные доминанты района (Дуленин, 2008). Они успешно осваивают любые глубины в пределах диапазона своего обитания и резко, со ступенчатым падением обилия, исчезают при наступлении неблагоприятных условий. Зостера азиатская, произрастая на мягких грунтах, может испытывать конкуренцию лишь со стороны зостеры морской на мелководьях. Однако в диапазоне от 4 до 15 м *Zostera asiatica* конкурентов не имеет, образуя обширные монодоминантные поселения. В разреженных поселениях больших глубин (18-26 м) растения располагаются на значительном расстоянии друг от друга, вследствие чего взаимодействия между ними не выражены.

Менее значимым фактором вертикального распределения растительности в условиях СЗЯМ следует считать температурный. Среднегодовое температуры воды летом изменяются здесь от 16° С у поверхности до 12° С на изобате 20 м (по: Пищальник, Бобков, 2000). Однако колебания летних поверхностных температур составляют от 5° С до 22° С (по: www.esimo.ru/atlas/Jap/2_watertemp_station_95049_1.html), а при хорошем перемешивании придонная температура нередко бывает равна приповерхностной (собственные данные). Ясно, что в таких условиях температурный градиент вряд ли значим для большинства доминантов – относительно эвритермных бореальных видов (Клочкова, 1996). Реальное распределение весьма в разной степени соответствует термотропным характеристикам отдельных видов. Например, тепловодный низкобореально-тропическо-нотальный *Codium fragile* ожидаемо распространен в наиболее прогреваемом диапазоне 2–12 м. В то же время, холодноводная арктическо-бореальная *Desmarestia viridis* (Клочкова, 1996) также приурочена преимущественно к прогреваемым мелководьям, что не соответствует ее термотропной характеристике, а широкобореально-субтропическая *Odonthalia corymbifera* (Клочкова, 1996) имеет стабильные показатели обилия на глубинах с любым прогревом.

Вместе с тем, результаты кластерного анализа состава и обилия доминантов по глубине (рис. 5.1.4) показывают более сложную картину. Растительность мелководий (2-5 м) не выделяется в отдельные кластеры, как можно было ожидать, но образует группы с максимальным сходством внутри больших кластеров, охватывающих глубины 2-11 м. Таким образом, следует говорить, что на мелководьях формируется диапазон общего экологического оптимума растительности, содержащий наиболее типичные ее структурные элементы и приуроченный к глубинам с наиболее благоприятными абиотическими условиями.

Четкие границы у комплекса растительности мелководий отсутствуют, оно постепенно размывается с глубиной. Ниже, на 8-20 (иногда до 22) м складывается следующий, глубоководный комплекс растительности. Условия здесь определяются конкретными биотопами (Симакова, 2011). Так, освещенность между гребнями скалистых склонов на 11-15 м глубины может быть существенно ниже открытых галечных равнин на 16-20 м, вследствие чего на первых растительность будет представлена лишь отдельными пятнами агарума, а на вторых – поселениями сахарин и красных водорослей, местами с высоким обилием. Границы глубоководного комплекса растительности также размыты: на 8-11 м они перекрываются с комплексом мелководной растительности, образуя широкую переходную зону. Выделение в отдельную группу глубин 18-19 м отражает нечеткость нижних границ пояса макрофитов.

Показанная картина соответствует континуальной концепции живого покрова (Миркин и др., 2001). А.И. Кафанов (2006) показал, что соотношение континуальности и дискретности в распределении биоты является вопросом масштаба. Однако вопреки его мнению, элементы дискретной структуры присущи растительности района на топологическом уровне, тогда как на региональном сочетается наличие континуумов и биотических границ (Дуленин, Гусарова, 2016). Дискретные границы могут присутствовать в масштабе отдельных фитоценозов и ценологических поясов, их расположение значительно отличается на разных участках.

Вообще, количественный анализ распределения доминантов по глубине устраняет артефакты, возникшие при описаниях, выполненных по физиономическому облику (Дуленин, 2008, Дуленин и др. 2010). Например, *Agarum clathratum* описывался при наблюдениях, как исключительно глубоководный доминант, тогда как на деле показатели его обилия стабильны начиная с мелководий (рис. 5.1.3). *Stephanocystis crassipes*, наоборот, описан, как доминант мелководий при том, что на деле он образует ценологически самостоятельные группировки со значительными удельными биомассами на глубинах 10 м и более (рис. 5.1.3).

Указанные обстоятельства затрудняют дискретное зонирование растительного пояса на основании результатов градиентного анализа вертикального распределения растительности. Результаты кластерного анализа позволяют выделить 2 горизонта растительности: верхний – горизонт растительного покрова с тремя этажами растительности и нижний – горизонт разрежен-

ных поселений. Расположение этих страт соответствует выделенным ранее (Дуленин, 2008), однако вместо дискретных границ они имеют широкие переходные зоны: между этажами на глубинах 5-6 м и 8-11 м, между горизонтами – на 18-22 м, соответственно.

Таким образом, рассмотрение распределения состава и обилия растительности на региональном уровне позволяет выявить ее континуальные элементы. Наибольшие УБМ видов приурочены к мелководьям, общий экологический оптимум пояса растительности располагается в диапазоне глубин 2-6 м. Анализ распределения доминантов донной растительности СЗЯМ по глубине выявил, что УБМ для 62 % и ПП для 48 % доминантов в пределах пояса растительности статистически значимо не меняются. Сохранению стабильности этих количественных показателей способствует снижение конкуренции, благодаря обеднению качественного состава растительности с глубиной. Для остальных доминантов воздействие общего глубинного градиента приводит к статистически значимому клинальному снижению обилия с глубиной.

Закономерности ландшафтного уровня в распределения растительности СЗЯМ.

Тем не менее, региональный уровень анализа распределения доминантов не позволяет выявить дискретные элементы растительности, которые проявляются на разрезах и отдельных участках, т.е. на ландшафтном инфраценотическом уровне. В СЗЯМ выражена поясная структура растительности. Однако из-за смещения поясов по глубине от участка к участку, на градиентных графиках проследить взаимный порядок и особенности расположения поясов растительности сложно. В масштабе района выделяется до 5 ценотических поясов (рис. 5.1.5), при этом на отдельных разрезах их количество всегда меньше.

На участках, где аккумулятивные грунты начинаются от уреза воды, растительность обычно представлена единственным ценотическим поясом с монодоминантными поселениями зостеры азиатской. Он располагается в диапазоне глубин от 2 (в бухтах и заливах от 0) до 15 м на разных участках, их ширина составляет от 100 до 700 м, в среднем около 300 м. Вдоль наиболее типичных для района абразионных берегов поясная структура растительности более сложна (рис. 5.1.6). Ниже клифа, на пологой валунной отмостке бенча с глубинами от 0 до 5-6 м располагаются 1 или 2 пояса растительности. У самого берега формируются узкие (шириной от 2-3 до 20-30 м) пояса филлоспадикса иватенского, перемежающиеся с более широким поясом (от 30 до 200 м, в среднем около 70 м) сахарины японской, которая к северу от ценотической границы у м. Сюркум замещается более узкими (шириной, как правило, порядка 30 м) поясами сахарины цикориевидной.

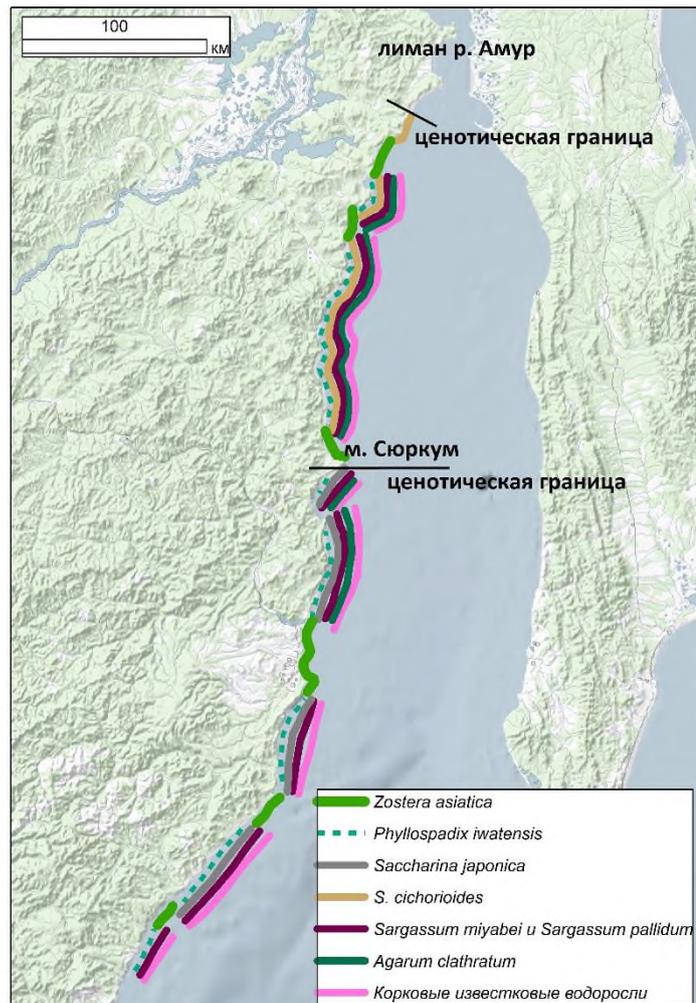


Рисунок 5.1.5 – Поясное сложение растительности и ценотические границы в СЗЯМ

Ниже валунной отмостки бенча, как правило располагается валунный склон, который, постепенно выполаживаясь, простирается до 10-12 м глубины на севере и по меньшей мере до 40 м на юге района. На границе склона и валунной отмостки, с несколько ослабленной по сравнению с вышележащими участками гидродинамической нагрузкой, пояса сахарин сменяются поясами представителей сем. Sargassaceae – саргассумов Мийябе и бледного, которые в бухтах и заливах замещаются на пояса стефаноцистиса толстоногого. Они располагаются на глубинах от 3 до 6 м, их ширина – от 30 до 400 м, в среднем около 100 м. Еще ниже по склону, при уклоне дна от слабого до отвесного, на глубинах от 6 до 12-20 м могут располагаться пояса агарума продырявленного. Ширина его поясов – от 50 до 300 м, в среднем около 100 м. С ростом глубины поселения агарума постепенно изреживаются, освобождая субстрат для растительности нижних ярусов. На максимальных обследованных глубинах (до 22 м водолазным способом и до 30 м при помощи ТНПА) пояса образуют членистые и корковые известковые водоросли – представители порядка Corallinales. Если же валунный склон сменяется аккумулятивными грунтами относительно мелко – на глубинах 10-12 м, на таких участках, так же, как и на аккумулятивных

мулятивных мелководьях, формируются пояса зостеры азиатской. Кроме того, в СЗЯМ повсеместно встречаются обширные участки доминирования разнообразных кустистых красных водорослей, не формирующие явно выраженных поясов, без явной привязки к каким-либо определенным горизонтам глубин.

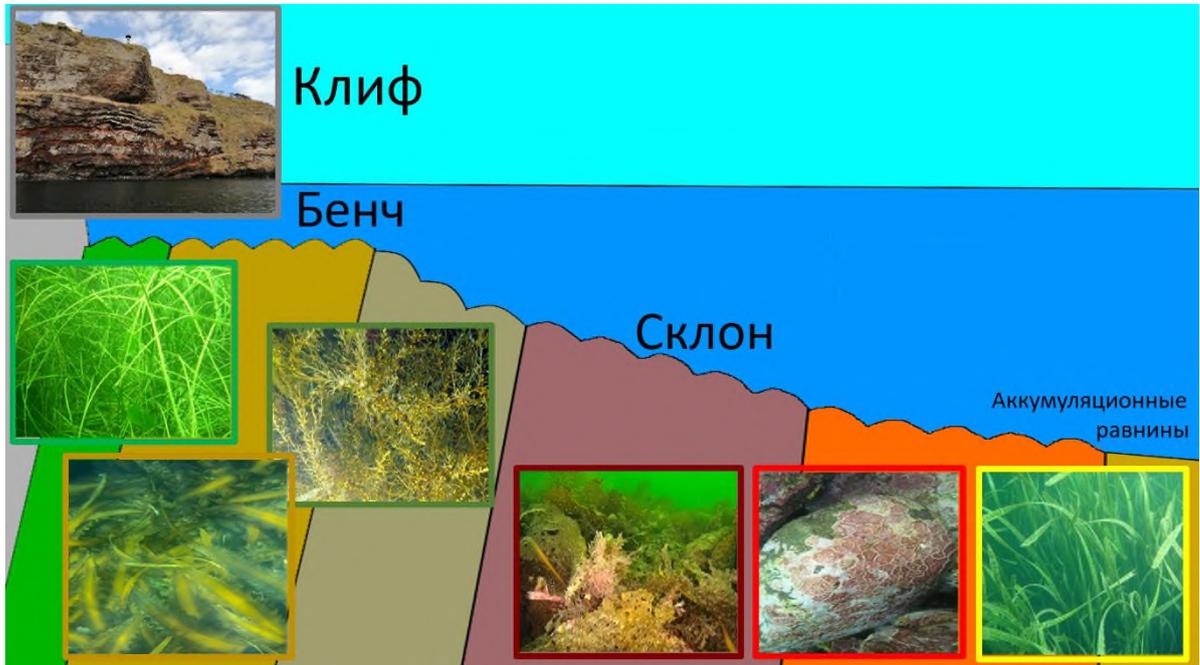


Рисунок 5.1.6 – Геоморфологическая структура и пояса растительности у типичных абразионных берегов СЗЯМ к югу от мыса Сюркум. На врезках с верхнего левого по правый нижний угол – абразионный берег, далее пояса с доминированием *Phyllospadix iwatensis*, *Saccharina japonica*, *Sargassum pallidum*, *Agarum clathratum*, КИВ, *Zostera asiatica*. Пояснения см. в тексте

Характерный пример одного из участков СЗЯМ показывает, что на соседних разрезах обычно выявляется 2-3 ценологических пояса, сменяющих друг друга в зависимости от характера берегов (рис. 5.1.7). Например, если не выражен переход от отмостки бенча к склону, отсутствует и пояс саргассумов, а на ряде участков пояса сахарин сменяется поселениями корралиновых водорослей. Там, где не выражена пологая отмостка бенча, могут отсутствовать либо сужаться пояса сахарин. Так, структура растительности у южных пологих денудационных берегов на участке 47° с.ш. сходна с описанной выше, с той разницей, что пояса сахарин японской здесь встречаются не часто, пояса саргассумов преобладают на мелководьях, а пояса агарума продырявленного, предпочитающие участки со значительным уклоном дна, выпадают из структуры растительности.

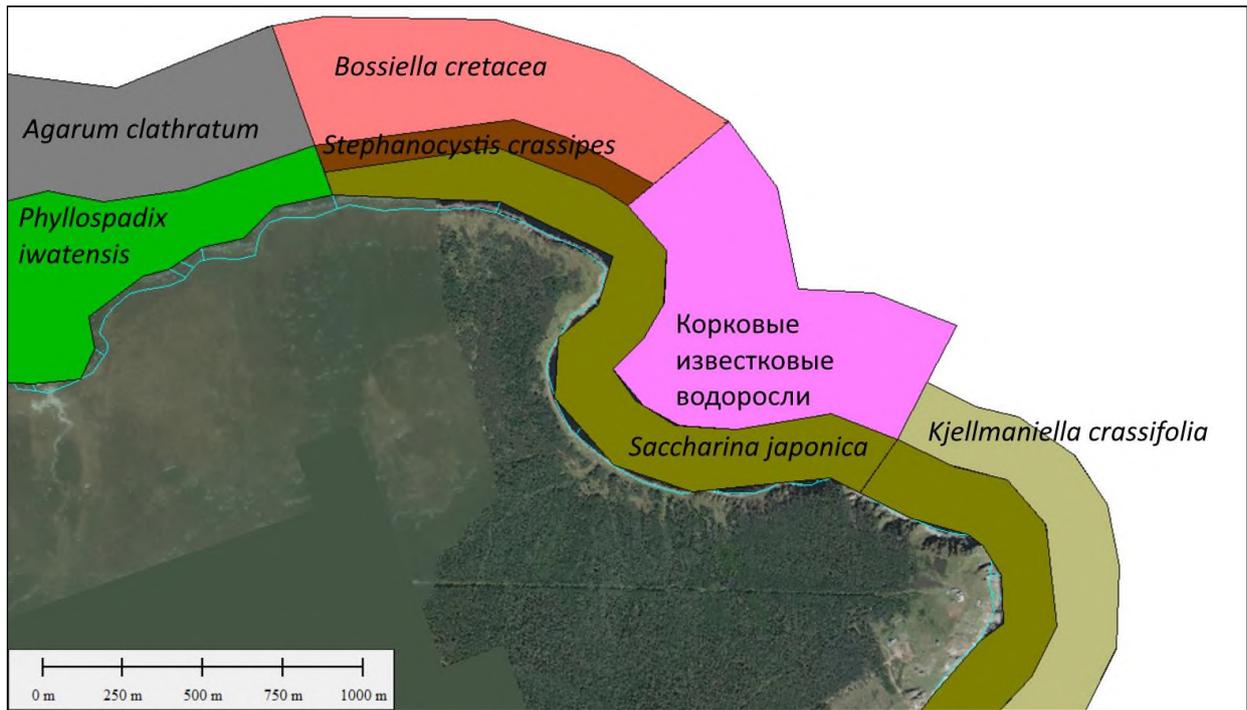


Рисунок 5.1.7 – Смена ценотических поясов с доминированием отдельных видов макрофитов на одном из участков СЗЯМ

Таким образом, поясная структура растительности СЗЯМ явным образом соответствует геоморфологической структуре берегов района: на пологой мелководной отмостке бенча формируются пояса сахарин, на границе бенча и склона – полосы саргассумов, на склоне – зона агарума, а в нижней выположенной его части – пояса кораллиновых водорослей. Аналогичные картины поясного распределения растительности можно наблюдать в целом ряде районов Дальнего Востока – в Приморье (Скарлато и др., 1967), у берегов южного (Голиков и др., 1985) и западного Сахалина (Петров, Поздеев, 1992), у южных (Евсеева, 2007) и северных (Огородников, 2003) Курильских островов, у восточной Камчатки и Командорских островов (Селиванова, 2004).

Общая характеристики пояса растительности как АЗ. Перечисленные выше и другие источники показывают лишь распределение растительности на отдельных участках. Однако до сих пор нет работ, содержащих общие статистические характеристики всего пояса растительности больших районов. Имеющиеся материалы позволяют дать количественную характеристику общей АЗ пояса сублиторальной растительности СЗЯМ и статистически показать степень ее неоднородности. Внешняя неоднородность выражается в пространственных характеристиках АЗ. Общее расположение АЗ существенно менялось в широтном направлении (табл. 5.1.4, рис. 5.1.8). В первую очередь, статистически значимо изменялась глубина распространения пояса растительности. Средняя максимальная глубина расположения пояса растительности уменьшалась в среднем на 1,9 м с каждым градусом широты.

Таблица 5.1.4 – Параметры линейной регрессии зависимости максимальной ширины и глубины распространения пояса растительности от географической широты в СЗЯМ по данным 2010 г. $M \pm SE(\min\text{-max})$ – средняя, ее стандартная ошибка, минимум и максимум, $\alpha \pm SE$ – угловой коэффициент регрессии и его стандартная ошибка. R^2 – коэффициент детерминации. p – вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы. Угловые коэффициенты значимы при $p < 0,05$

Показатель	$M \pm SE(\min\text{-max})$	$\alpha \pm SE$	R^2	p
Глубина распространения, м	$14,5 \pm 0,5(6\text{-}22)$	$-1,9 \pm 0,3$	-0,2	$< 0,0001$
Суммарная ширина растительности, м	$495 \pm 50(25\text{-}3000)$	-166 ± 39	0,12	$< 0,0001$
Количество ценоотических поясов	$1,9 \pm 0,07(1\text{-}4)$	$-0,13 \pm 0,06$	0,004	0,03
Ширина одного ценоотического пояса, м	$287 \pm 32(25\text{-}2500)$	-80 ± 25	0,07	0,001

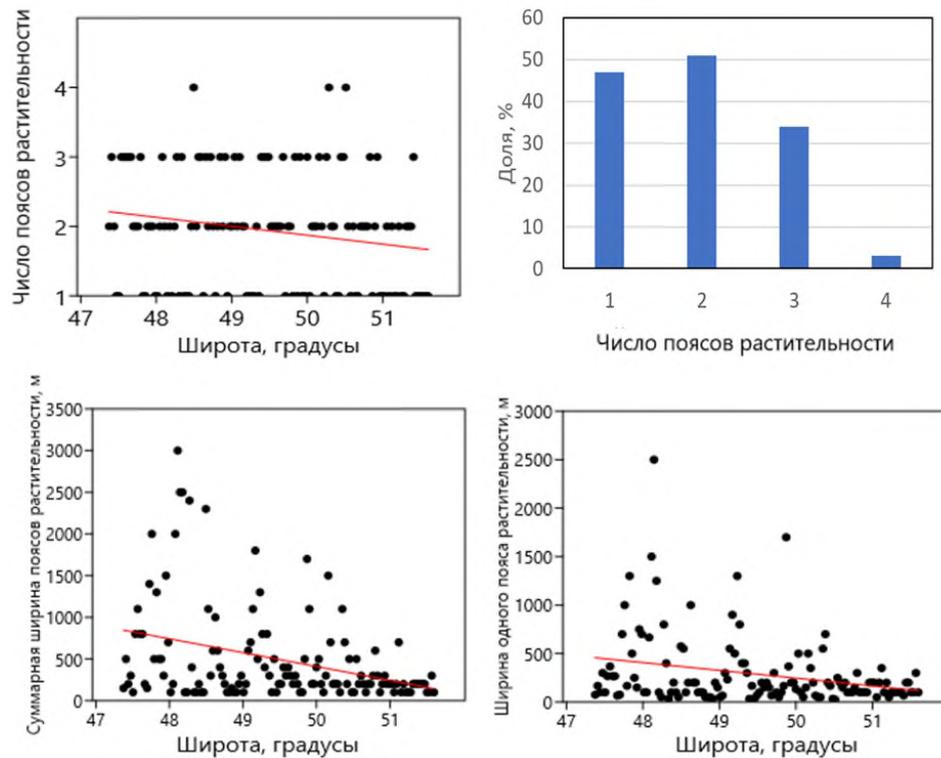


Рисунок 5.1.8 – Количественные характеристики ценоотических поясов общей АЗ субарктической растительности в СЗЯМ

Соответственно, изменяется и ширина пояса растительности. Средняя ширина пояса уменьшается на 166 м с каждым градусом широты (табл. 5.1.4, рис. 5.1.8, снизу слева). Легко видеть, что общая конфигурация пояса растительности соответствует геоморфологическим особенностям берегов района (см. главу 2) – ее ширина растет с севера на юг вместе с шириной пояса абразионных бенчей и денудационных склонов, а участки отсутствия растительности либо смены водорослевого покрова подводными лугами морских трав, соответствуют участкам аккумулятивных берегов.

Гораздо интереснее оценить степень внутренней неоднородности общей АЗ пояса растительности. Среднее количество ценоотических поясов с доминированием отдельного вида внутри каждого пояса против ожидания, довольно мало: на каждом разрезе оно составляет в среднем 1,9. Модальное количество поясов равно 2, а общее количество разрезов, на которых обна-

ружено более одного пояса почти двукратно превышает количество разрезов с единственным ценоотическим поясом – 88 против 47 разрезов, соответственно (рис. 5.1.8, справа). Только на каждом третьем разрезе число поясов достигало трех, и лишь на единичных разрезах – четырех (табл. 5.1.4, рис. 5.1.8, сверху справа). Вполне ожидаемо количество поясов весьма плавно, но статистически значимо снижается с юга на север (табл. 5.1.4, рис. 5.1.8, сверху справа). Относительно небольшое количество ценоотических поясов объясняется двумя причинами: во-первых, имеющиеся материалы не содержат систематических данных о растительности сублиторальной каймы, во-вторых, здесь не использованы данные о разреженных поселениях, которые располагаются вне пределов общей АЗ растительности и не формируют выраженного растительного покрова.

Средняя ширина одного ценоотического пояса составила 287 м, она уменьшалась в среднем на 80 м с каждым градусом широты (табл. 5.1.4, рис. 5.1.8, снизу справа). Угловые коэффициенты регрессии всех рассмотренных показателей статистически значимо отличается от нуля, что говорит о выраженности широтных изменений. Полученные результаты показывают, что ценоотические пояса и участки внутри пояса растительности являются АЗ отдельных видов. Их следует описывать в виде ассоциаций растительности.

5.2 Распределение растительности СЗОМ

Массовые виды растительности. В пределах СЗОМ отмечено 175 видов макрофитов, из них 35 видов зеленых (Chlorophyta), 53 вида бурых (Phaeophyceae), 87 видов красных (Rhodophyta) водорослей и 1 вид морских трав (Tracheophyta) (по: Гусарова и др., 1993). Однако массовых сублиторальных видов немного. В роли доминантов, формирующих растительный покров, визуально выделяются лишь 4 вида бурых водорослей: *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E.Lane, C.Mayes, Druehl et G.W.Saunders, *Alaria esculenta*, *Pseudolessonia laminarioides* (Postels et Ruprecht) G.Y. Cho, N.G. Klochkova, T.N. Krupnova et Boo, *Stephanocystis crassipes* и многовидовые группировки красных в составе *Ptilota asplenioides*, *Odonthalia corymbifera*, *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus platynus* (C. Agardh) Ruprecht, *Neohypophyllum middendorffii*, *Hymenena ruthenica* (Postels et Ruprecht) A.D. Zinova. Кроме того, на отдельных топически ограниченных участках в дополнение к перечисленным выше видам в роли субдоминантов могут выступать и несколько других видов: зеленая водоросль *Ulva fenestrata*, бурые водоросли *Laminaria appressirhiza* J.E. Petrov et V.B. Vozzhinskaya и *L. inclinatorrhiza* J.E. Petrov et V.B. Vozzhinskaya, красные водоросли *Sparlingia pertusa*, *Velatocarpus pustulosus* (Postels et Ruprecht) Perestenko, *Erythrophyllum lacerum* (Postels et Ruprecht) Selivanova, Zhigadlova et G.W. Saunders, морская трава *Zostera marina*. Такие участки с их растительностью исключены из общего анализа, их

краткие характеристики даны отдельно. По сравнению с рядом других районов Дальнего Востока – Камчаткой (Клочкова и др., 2009а, б), Курильскими островами (Гусарова, 1975), Татарским проливом (Петров, Поздеев, 1992; Дуленин, 2008, 2020б), Приморьем (Перестенко, 1980) – количество доминантов в пределах обсуждаемого района мало. Вероятно, это следует объяснять наиболее суровыми климатическими условиями СЗОМ, по сравнению с другими дальневосточными регионами.

Показатели встречаемости выявляют картину, вполне типичную для дальневосточных морей (Клочкова, 1998): наибольшую роль в формировании пояса растительности играют представители порядка Laminariales, из которых наиболее массовый вид *S. latissima*. Кроме них, в сублиторальной зоне ожидаемо велика роль единственного представителя порядка Fucales – *Stephanocystis sp.* и нескольких представителей Rhodophyta. Существенное отличие района от других, более тепловодных, заключается в том, что в структуре растительного пояса отсутствуют морские травы (Tracheophyta). *Zostera marina*, образующая растительный покров в тепловодном рефугиуме зал. Алдома – исключение, только подтверждающее общее правило.

Необходимо отметить, что для анализа распределения обилия макрофитов в СЗОМ использованы только УБМ. Это связано с региональной и методической спецификой сбора данных: до трети станций во время икорных съемок выполняется в условиях отсутствия видимости, когда оценка ПП невозможна, а на остальных ПП может значительно маскироваться обилием.

Межгодовая динамика УБМ в СЗОМ. Среднемноголетние значения УБМ (рис. 5.2.1, табл. 5.2.1) для различных видов водорослей порядка Laminariales близки (1,89-2,43 кг/м²), что, очевидно, обусловлено относительным сходством их морфологии и экологии (Клочкова, 1998; Клочкова, Березовская, 2008). Среднемноголетняя УБМ стефаноцистиса немногим выше (2,8 кг/м²). Наименьшими среднемноголетними УБМ отличаются красные водоросли (1,4 кг/м²). Интересно, что суммарная среднемноголетняя УБМ по станциям (4,3 кг/м²) сходна со средним значением суммарной УБМ в СЗЯМ (4,8 кг/м², см. выше раздел 4.1).

Характеристики УБМ растительности СЗОМ отличаются от таковых как в сопредельных водах северной части Охотского моря, так и в более удаленных районах Дальнего Востока. По сравнению с соседними северными районами Охотского моря, СЗОМ характеризуется мощным поясом растительности. Несмотря на то, что в северной части моря УБМ в период максимального развития растительности в августе могут достигать 40 кг/м², средние их показатели составляют, за некоторыми исключениями, лишь сотни граммов на квадратный метр (Белый, 2011), т.е. на порядок ниже, чем в СЗОМ. В то же время, УБМ доминантов района низки по сравнению с такими районами Дальнего Востока, как Курильские острова (Гусарова, 1975), о.

Сахалин (Петров, Поздеев, 1992), северное Приморье (Гусарова, Паймеева, 1993), где средние УБМ отдельных видов могут составлять десятки килограммов.

Таблица 5.2.1 – Показатели обилия доминантов растительности и параметры их линейных регрессий для их межгодовой динамики в СЗОМ

Объект	N	M±SE, кг/м ²	a±SE	r ²	p
<i>Saccharina latissima</i>	2265	2,42±0,03	0,02±0,01	0,001	0,12
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	654	1,89±0,05	0,005±0,02	0,0002	0,75
<i>Alaria esculenta</i>	1900	2,43±0,03	0,09±0,009	0,23	<0,0001
<i>Stephanocystis crassipes</i>	1404	2,8±0,07	0,06±0,02	0,07	0,002
Rhodophyta	2229	1,4±0,02	0,04±0,006	0,02	<0,0001
∑ УБМ на станциях	3767	4,8±0,02	0,09±0,01	0,02	<0,0001

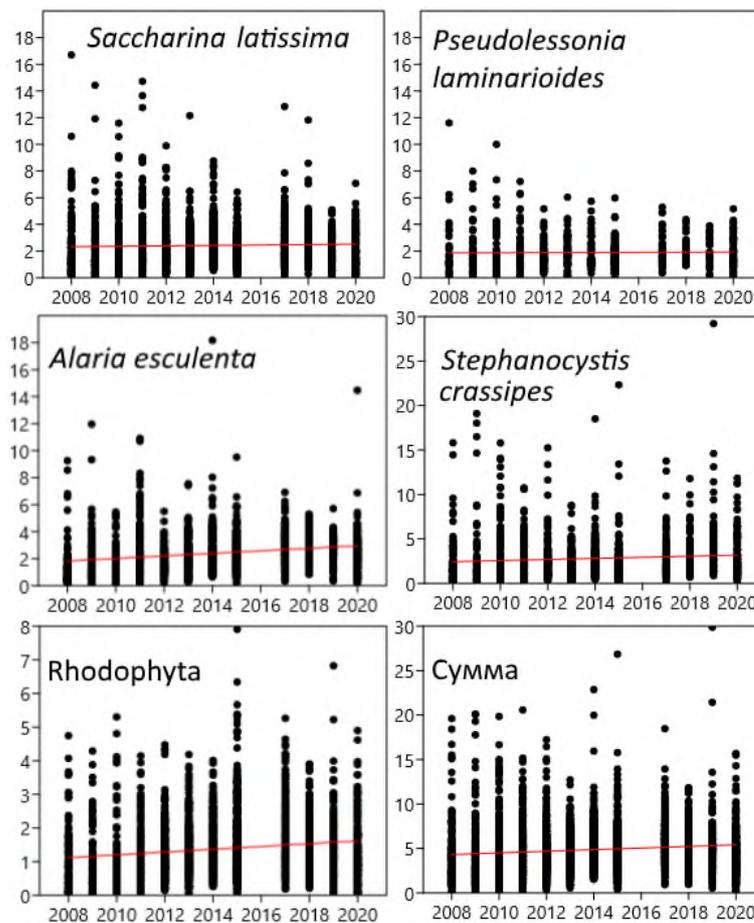


Рис. 5.2.1 – Межгодовая динамика УБМ водорослей на гидробиологических станциях в СЗОМ. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – УБМ, кг/м². Показаны линии регрессии

Ранее автор (Дуленин, 2015) на материалах 6 лет (2008-2013 гг.) показал отсутствие статистически значимых межгодовых различий внутри пояса растительности СЗОМ. Однако за последние годы получены материалы, позволяющие скорректировать эти выводы. Рассмотрение временного отрезка с 2008 по 2020 гг. уже позволяет увидеть направленную динамику изменения обилия доминантов. Для трех из пяти рассмотренных доминантов, как и для пояса растительности в целом, наклоны линии регрессии оказались положительными и статистически

значимыми. Иными словами, УБМ пояса растительности в последние годы растут. Справедливости ради нужно отметить, что рост происходит весьма плавно: для алярии и пояса растительности в целом он составляет 0,09 кг в год, для стефаноцистиса толстоногого – 0,06 кг в год, для красных водорослей – 0,04 кг в год. Таким образом, на коротких временных промежутках наблюдается стабильность обилия водорослей (Дуленин, 2015), а на более длинных прослеживается рост. Вероятно, это следует объяснять общим снижением ледовитости прибрежной зоны СЗОМ в последние десятилетия (Зуенко и др., 2019), что создает более благоприятные условия для роста водорослей и уменьшает последствия истирания водорослей льдами. По другим районам Дальнего Востока есть данные только об антропогенных изменениях растительности во времени (Паймеева, Гусарова, 1993; Клочкова, 1998; Клочкова, Березовская, 2001; Евсева, 2009). Сведения о естественных изменениях донной растительности во времени, по-видимому, отсутствуют. Между тем, в случае проведения многолетних исследований вероятно, что аналогичную картину увеличения показателей обилия вследствие потепления прибрежных вод можно было бы наблюдать в других северных районах дальневосточных морей – у берегов Чукотки, Камчатки и Командорских островов.

Закономерности регионального уровня в распределении растительности СЗОМ по широте. Рассмотрим обобщенную картину горизонтального распределения растительности (табл. 5.2.2, рис. 5.2.2). На рис. 5.2.2 видно, что в районе 59° с.ш. на всех графиках наблюдается большой пробел. Он связан с отсутствием водорослевого пояса на протяженном участке с аккумулятивными берегами. Наибольшее количество проб приурочено к участку 59,5° с.ш. (Ейринейская губа с окрестностями), где обследование мощного водорослевого пояса, протяженного вдоль изогнутой береговой линии, требует выполнения большого количества станций. Прочие участки сгущений и разрежений количества проб обусловлены расположением вдоль побережья нерестилищ сельди, на которых проводили отбор материала.

В отличие от СЗЯМ, несмотря на значительные расстояния (900 км), обследованные во время икорных съемок, на всем их протяжении состав доминантов неизменен (рис. 5.2.2.). УБМ сахарины широкой статистически значимо возрастает к северу в среднем на 0,31 кг/м² с каждым градусом широты, что, вероятно, обусловлено ростом температур к северу района (см. Главу 2) поскольку прогрев вод влияет на скорость прироста биомасс донных растений (Кусиди, 2007). Широтные изменения обилия прочих доминантов статистически незначимы.

Таблица 5.2.2 – Показатели обилия доминантов и параметры их линейных регрессий для распределения УБМ водорослей СЗОМ по широте по данным икорной съемки 2020 г.

Объект	N	M±SE, кг/м ²	a±SE	r ²	p
<i>Saccharina latissima</i>	124	2,2±0,1	0,31±0,11	0,06	0,006
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	53	2,0±0,2	-0,31±0,19	0,05	0,11
<i>Alaria esculenta</i>	155	2,4±0,1	0,01±0,14	<0,001	0,93
<i>Stephanocystis crassipes</i>	95	3,3±0,3	0,24±0,24	0,01	0,31
Rhodophyta	178	1,4±0,1	-0,07±0,007	0,005	0,33
∑ УБМ на станциях	304	4,3±0,1	0,27±0,14	0,01	0,052

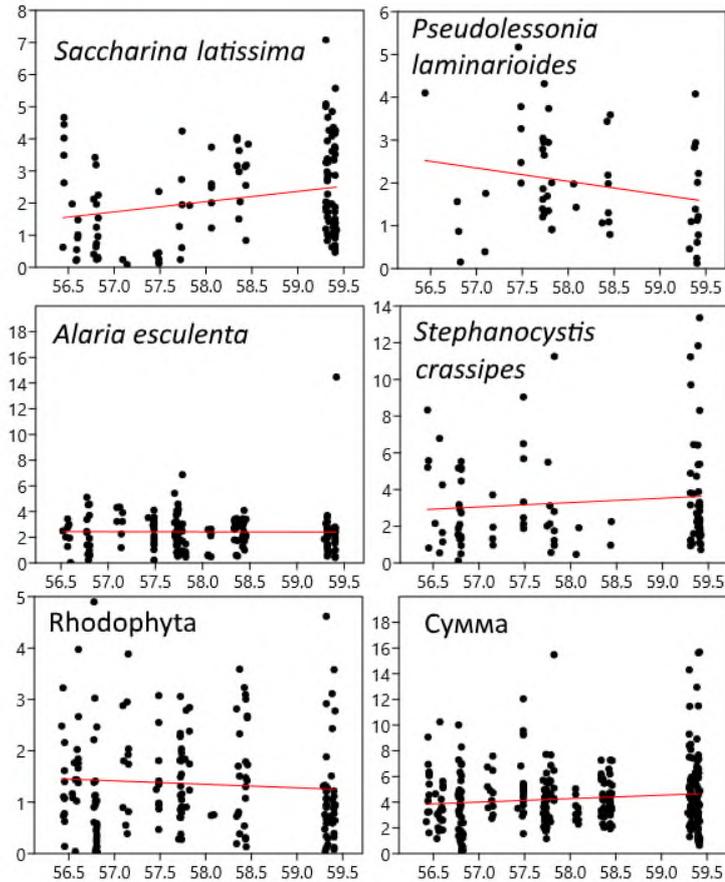


Рисунок 5.2.2 – Распределение УБМ доминантных видов растительности СЗОМ в широтном направлении по данным икорной съемки 2020 г. По оси абсцисс – широта, градусы; по оси ординат – УБМ, кг/м²

Показательно, что растительность района проведения икорных съемок относительно однородна даже на участках, внешне различающихся топическими условиями и степенью развития водорослевого пояса. Например, состав и УБМ доминантов одинаковы и на юге района, в окрестностях зал. Аян, где характерно чередование прибойных и полузащищенных местообитаний, а средняя ширина пояса растительности около 50 м, и в центральной части района с открытыми прибойными берегами, где ширина зоны до 600 м, и в защищенной Ейринейской губе, где ширина пояса растительности меняется от 50 до 400 м.

По литературным данным (Возжинская, 1966; Потехина, 1973; Блинова, 1971; Гусарова и др., 1993; Белый, 2011), столь же бедным составом доминантов растительности отличается вся северная часть Охотского моря. Однако постоянство количественного и качественного состава доминантов в масштабе порядка тысяч километров протяженности прибрежной зоны нетипично для большинства морских акваторий Дальнего Востока. Так, состав массовых видов и показатели их обилия изменяются с юга на север в Татарском проливе (Бывалина и др., 1985; Паймеева, Гусарова, 1993; Клочкова, 1996; Дуленин, 2008, 2012; Дуленин, Гусарова, 2016), в Приморье (Гусарова и др., 2000), у берегов Курильских островов (Гусарова, 1975; Суховеева, Подкорытова, 2006; Огородников, 2007; Евсеева, 2009), Камчатки (Клочкова, 1998; Суховеева, Подкорытова, 2006) и т.д. УБМ доминантов в пределах этих регионов могут меняться на 1-2 порядка. Вообще, сложение растительности большинства районов Дальнего Востока довольно часто имеет дискретные черты, тогда как общая картина растительного покрова района исследований с отсутствием резких колебаний биомасс, смен доминантов и т.п. в региональном масштабе континуальна.

Несмотря на выявленные черты однородности растительного пояса, имеются участки, структура растительности которых своеобразна. Однако элементы гетерогенности растительного покрова проявляются только в масштабах на несколько порядков меньше протяженности района – от десятков метров до километров прибрежной зоны. Они формируют элементы комплексной структуры растительности либо являются следствием своеобразных экотопических особенностей отдельных участков. Так, в кутовой, хорошо защищенной части зал. Алдома, как сказано ранее, имеется единственное поселение зостеры морской, в полузащищенных бухтах стефаноцистис может количественно преобладать над прочими видами, с южной стороны мысов могут образовываться заросли, представленные преимущественно псевдолессонией ламинариевидной, на прибойных участках возможно преобладание алярии съедобной, местами встречаются отдельные поселения красных водорослей. Подобные неоднородности растительного покрова не оказывают влияния на общие закономерности распределения растительности.

Имеет смысл выделить граничные участки, на которых в районе исследований происходит смена общего облика растительности. В юго-западной части района, где формируются наиболее неблагоприятные условия для развития растительности, характер водорослевого покрова меняется между мысом Борисова и Удской губой за счет изреживания растительности и кратного снижения УБМ. На северо-востоке общий облик растительности меняется в зал. Ушки, где на протяжении десятков километров прибрежной зоны общий облик растительности иной, чем в районе проведения икорных съемок: в заливе доминирует стефаноцистис, тогда как роль сахарины широкой снижается до уровня сопутствующего вида. Таким образом, на относительно хорошо прогреваемых мелководьях со сниженной гидродинамической нагрузкой, бла-

гоприятных для произрастания стефаноцистиса, складываются условия конкурентного замещения этим видом сахарины широкой.

Итак, район условно-однородной растительности следует считать ограниченным мысом Борисова на юго-западе и полуостровом Лисянского на северо-востоке. За пределами этого района факторы, формирующие комплексный градиент, прежде всего температура и ледовитость, достигают критических значений и обуславливают изменения общего характера растительного покрова.

Закономерности регионального уровня в распределении растительности СЗОМ по глубине. У преобладающих в СЗОМ денудационных берегов вертикальная структура пояса растительности много проще, чем в СЗЯМ. Она не требует применения сложных статистических и классификационных методов для своего выявления.

На рис. 5.2.3 видно, что пояс водорослей района приурочен к мелководьям. Действительно, 78 % проб с присутствием макрофитов было собрано на глубинах до 6 м. Встречаемость макрофитов уменьшается на глубинах от 6 до 11 м (22 %). Глубже на обследованных участках макрофиты, как правило, отсутствовали. Минимальные глубины распространения характерны для псевдолессонии ламинариевидной: она не встречалась глубже 7 м. В отличие от более или менее выраженной поясности, присущей растительности большинства районов Дальнего Востока (Гусарова, 1975; Перестенко, 1980; Бывалина и др., 1985; Гусарова и др., 1993; Дальневосточный ... , 2004 и др.), в районе исследований, благодаря узкому диапазону глубин расположения растительности, одни и те же доминанты произрастают от верхних до нижних границ растительного покрова, что демонстрирует однородность его структуры.

Интересен общий характер изменения обилия видов района по глубине. Из пяти проанализированных доминантов, ни для одного не отмечено статистически значимого снижения УБМ с глубиной (табл. 5.2.3). Более того, УБМ сахарины широкой с ростом глубины даже статистически значимо растут (в среднем на 0,2 кг/м² с каждым метром глубины). Тем не менее, благодаря концентрации псевдолессонии ламинариевидной на мелководьях, суммарные УБМ снижаются в среднем на 0,24 кг/м² с каждым метром глубины.

Таблица 5.2.3 – Параметры линейной регрессии для распределения УБМ водорослей СЗОМ по глубине по данным икорной съемки 2020 г. Описательные статистики см. в табл. 5.2.2

Объект	$a \pm SE$	r^2	p
<i>Saccharina latissima</i>	0,2±0,09	0,04	0,03
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	-0,005±0,16	<0,001	0,98
<i>Alaria esculenta</i>	0,08±0,08	0,006	0,35
<i>Stephanocystis crassipes</i>	-0,16±0,22	0,006	0,46
Rhodophyta	0,07±0,04	0,02	0,09
∑ УБМ на станциях	-0,24±0,08	0,03	0,004

Характер распределения растительности района исследования так же, как и в других районах, дает основания разделить зону фитали на верхний и нижний горизонты и провести их границу на максимальной глубине формирования выраженного растительного покрова, т.е. 20–25 м. В свою очередь, внутри верхнего горизонта следует выделить 3 этажа, разделив их на глубинах 5–6 м – по границе области максимальных биомасс – и 10–15 м – по границе распространения ламинариевых водорослей (табл. 5.2.3). Нижний горизонт и III этаж верхнего горизонта вдоль большей части побережья не выражен из-за отсутствия твердых грунтов на глубинах более 10–12 м, а I этаж верхнего горизонта постоянно или временно отсутствует на участках истирания льдами. Полностью выражена вертикальная зональность растительности только на участках прибойных скалистых свалов.

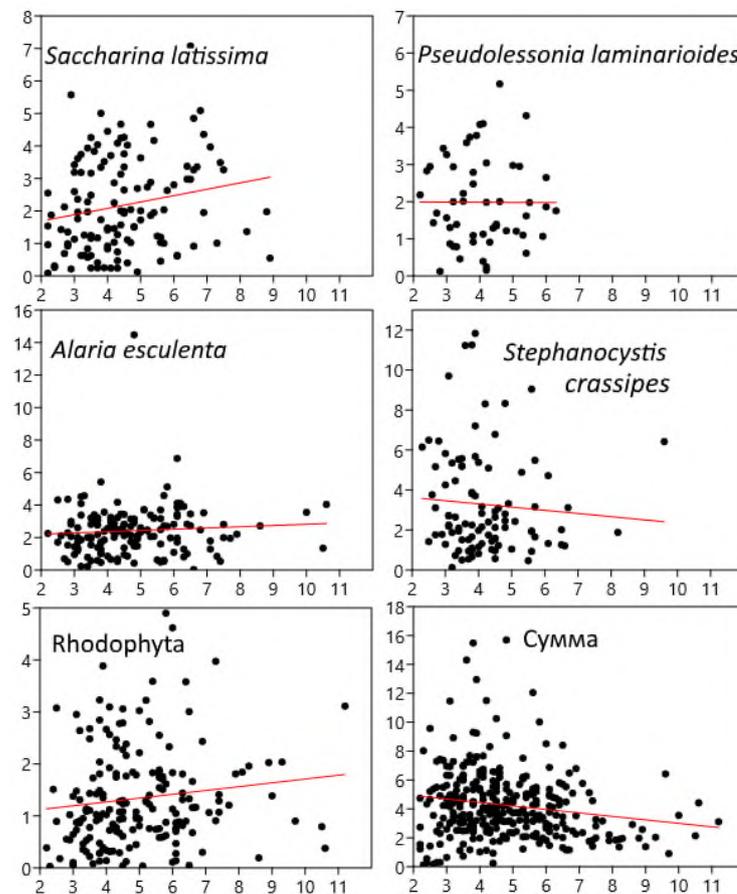


Рисунок 5.2.3 – Распределение УБМ доминантных видов растительности СЗОМ по глубине по данным икорной съемки 2020 г. По оси абсцисс – глубина, м; по оси ординат – УБМ, кг/м²

Таким образом, в отличие от Японского моря, растительность обследованной части Охотского на региональном инфраэцотическом уровне характеризуется выраженными континуальными чертами сложения.

Закономерности ландшафтного уровня в распределения растительности СЗОМ. Вдоль трехсоткилометрового участка на северо-востоке района, испытывающего наибольшую гидродинамическую нагрузку, у преобладающих аккумулятивных берегов пояса подводной

растительности нет из-за отсутствия подходящих твердых грунтов для прикрепления водорослей-макрофитов. В более тепловодных районах Охотского моря, например у восточного Сахалина (Суховеева, Подкорытова, 2006) и у южных Курил (Евсеева, 2007), а также в Японском (Паймеева, 1984) и Желтом (Plants ..., 2023) морях, на таких участках формируются поселения зостеры азиатской, однако климатические условия СЗОМ слишком суровы для этого вида. В северной части моря на аккумулятивных грунтах имеются поселения зостеры морской (Блинова, 1971), поэтому она осваивает только хорошо защищенные участки в кутовых частях бухт и заливов. Такие местообитания отсутствуют в северо-восточной части района. Вследствие этих обстоятельств экологическая ниша прибрежных аккумулятивных равнин с высокой гидродинамической нагрузкой в СЗОМ оказывается не заполненной.

Однако вдоль большей части побережья СЗОМ, на протяжении около 600 км, растительность хорошо развита. Участки развитой растительности располагаются у преобладающих в районе денудационных берегов. В отличие от СЗЯМ (Дуленин, 2008) и ряда других районов Дальнего Востока (Гусарова, 1975; Скарлато и др., 1967, Голиков и др., 1985 и т.д.), для СЗОМ более характерна не поясная, а комплексная структура растительности (рис. 5.2.4, 5.2.5). Как правило, вдоль открытых берегов сменяются участки доминирования сахарины широкой, алярии съедобной, стефаноцистиса толстоногого и красных водорослей.



Рисунок 5.2.4 – Сложение растительности и ценоотические границы в СЗОМ

Выраженные пояса растительности в СЗОМ могут формироваться у относительно коротких участков абразионных берегов, преимущественно на мысах, заселяя поверхности отвесно уходящих под воду клифов (рис. 5.2.6). Дигитатные ламинарии (*Laminaria appressirhiza* и *L. inclinathorhiza*) с УБМ от 1 до 6 кг/м², предпочитающие склоны с сильным или отвесным уклоном дна, могут формировать ценоотические пояса на таких участках вплоть до глубин 15-20 м. На глубинах от 15-20 до 30-35 м, с уменьшением гидродинамической нагрузки, они могут сменяться поясами или разреженными поселениями красных водорослей, типичных для больших глубин (*Sparlingia pertusa*, *Velatocarpus pustulosus*, *Erythrophyllum lacerum*). Таким образом, на участках абразионных берегов внутри района может формироваться 2 ценоотических пояса растительности. На глубинах 20-35 м клиф сменяется аккумулятивными фракциями грунта, где растительность отсутствует.

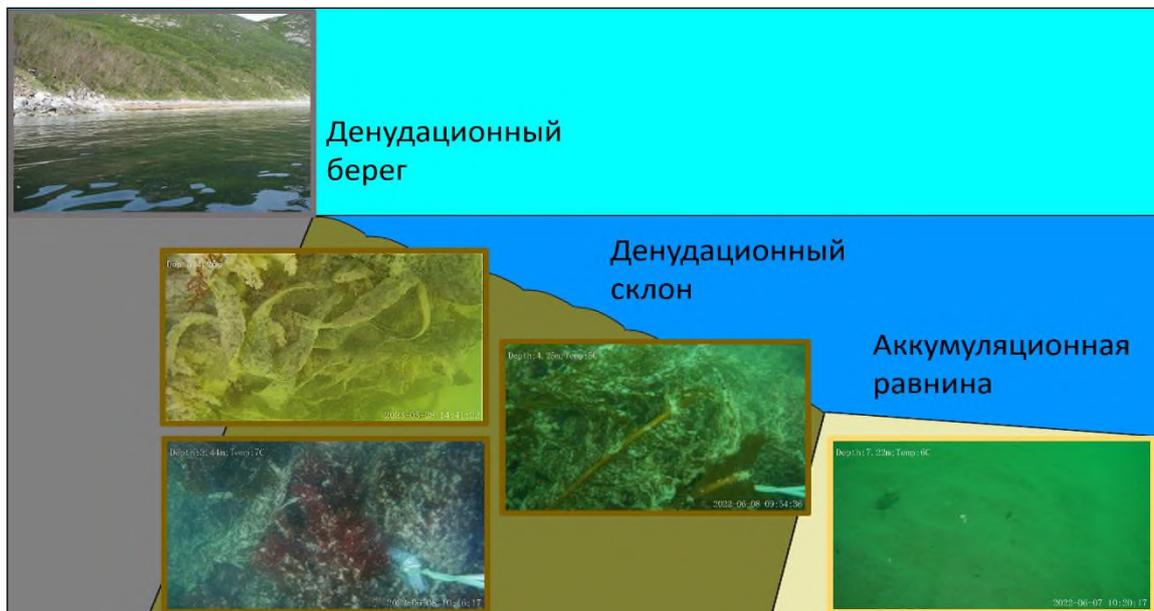


Рисунок 5.2.5 – Геоморфологическая структура и растительность у типичных денудационных берегов СЗОМ. На врезках с верхнего левого по правый нижний угол – денудационный берег, участки с доминированием *Saccharina latissima*, Rhodophyta, *Alaria esculenta*, участок песчаного дна. Пояснения см. в тексте

По имеющимся данным (Белый, 2011), в северной части Охотского моря, к востоку от СЗОМ, общая структура растительности существенно меняется: узкие «ленточные» поселения макрофитов у открытых абразионных берегов, похожие на описанные выше, перемежаются с обширными «мозаичными» поселениями на ингрессионных денудационных участках. «Мозаичные» поселения в СЗОМ отсутствуют, т.к. центральные части бухт в этом районе сложены аккумулятивными подвижными грунтами и потому почти всегда лишены водорослевого покрова.



Рисунок 5.2.6 – Геоморфологическая структура и растительность у типичных денудационных берегов СЗОМ центральной части. На врезках с верхнего левого по правый нижний угол – абразионный берег, пояса с доминированием или разреженными поселениями *Laminaria appressirhiza* и *L. inclinathorhiza*, пояс с доминированием или разреженными поселениями *Sparlingia pertusa*, *Velatocarpus pustulosus*, *Erythrophyllum lacerum*, пояс, лишенный растительности. Пояснения см. в тексте

У северо-западной границы СЗОМ, в обследованной части Удской губы, растительность отсутствует или изрежена, ее структура сходна с таковой у полуострова Лисянского, с той разницей, что в Удской губе разреженные поселения растительности достигают лишь 5-7 м глубины. На участке преобладают поселения *Saccharina latissima*. Сходство с прибрежно-ленточными поселениями имеет и растительность участка от Удской губы до м. Борисова, однако здесь она формируется в иных условиях, чем на севере моря – исключительно на малых глубинах и в условиях сниженной гидродинамической нагрузки. Вследствие этого, соседние районы отличаются и по характеру расположения промысловых поселений: если в Магаданской области они располагаются в защищенных бухтах, то у берегов Хабаровского края они сосредоточены у открытых побережий.

Общая характеристики пояса растительности как АЗ. Проверим, насколько приведенные описательные характеристики сублиторальной растительности района подтверждаются статистически. Хорошо видно (табл. 5.2.4, рис. 5.2.7), что пояс растительности района сильно отличается от СЗЯМ. Среднемаксимальная глубина распространения пояса составила лишь 5,4 м, т.е. в 2,7 раза меньше, чем в СЗЯМ. Широтный градиент нижней границы пояса растительности района оказался противоположен этому градиенту в СЗЯМ и статистически незначим ($p=0,07$). Граница растительности смещалась вниз в среднем на 0,3 м с каждым градусом широты с юга на север, что в 6 раз меньше, чем в СЗЯМ.

Таблица 5.2.4 – Параметры линейной регрессии зависимости максимальной ширины и глубины распространения пояса растительности от географической широты в СЗОМ по данным 2020 г. $M \pm SE(\min-max)$ – средняя, ее стандартная ошибка, минимум и максимум, $\alpha \pm SE$ – угловой коэффициент регрессии и его стандартная ошибка. R^2 – коэффициент детерминации. p – вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы. Угловые коэффициенты значимы при $p < 0,05$

Показатель	$M \pm SE(\min-max)$	$\alpha \pm SE$	R^2	p
Глубина распространения, м	$5,4 \pm 0,2(2-11)$	$0,3 \pm 0,2$	0,03	0,07
Суммарная ширина растительности, м	$270 \pm 24(50-1000)$	15 ± 28	0,002	0,59
Количество ценоотических поясов	$1,5 \pm 0,07(1-5)$	$-0,04 \pm 0,09$	0,002	0,62
Ширина одного ценоотического пояса, м	$208 \pm 20(50-1000)$	12 ± 24	0,002	0,61

Далее, средняя суммарная ширина пояса растительности составила 270 м, что в 1,8 раза меньше, чем в СЗЯМ, а максимальная его ширина (1000 м) в 3 раза меньше, чем в СЗЯМ. В отличие от СЗЯМ, ширина пояса растительности не показывает широтных трендов. Она достигает максимальных значений преимущественно на участке 58° с.ш., где на дне преобладают весьма пологие и широкие денудационные склоны.

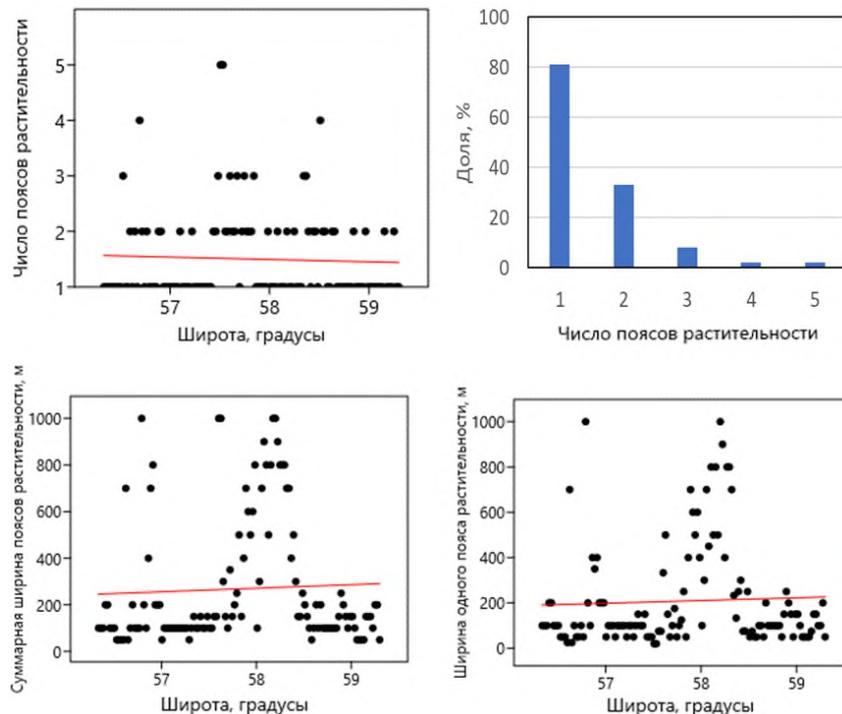


Рисунок 5.2.7 – Количественные характеристики ценоотических поясов общей АЗ сублиторальной растительности в СЗОМ

Внутренняя структура пояса растительности также существенно отличается от таковой в СЗЯМ. На каждом участке пояса растительности от верхней до нижней его границы чаще всего выражено доминирование только одного вида (рис. 5.2.8, сверху слева). Несмотря на то, что среднее количество ценоотических поясов на каждом разрезе равно 1,5 (рис. 2.5.7 сверху справа), что лишь на 0,4 меньше, чем в СЗЯМ, растительность здесь гораздо однороднее япономорской. Суммарное количество разрезов, где обнаружены АЗ более, чем одного вида, почти двукратно

меньше ценотически однородных разрезов (45 и 81, соответственно). В СЗЯМ ситуация обратная: разрезы со сменой некоторого множества АЗ почти двукратно преобладают над разрезами с единственной АЗ (88 против 47, соответственно).

Характер смены АЗ на неоднородных участках пояса растительности показывает, что это не относительно последовательная смена ценотических поясов с глубиной, как в СЗЯМ, а довольно хаотичное расположение различных АЗ на разных глубинах. На рис. 5.2.8 в центре и справа видно, что участки доминирования различных видов бессистемно сменяют друг друга с глубиной, нередко неоднократно чередуясь друг с другом.

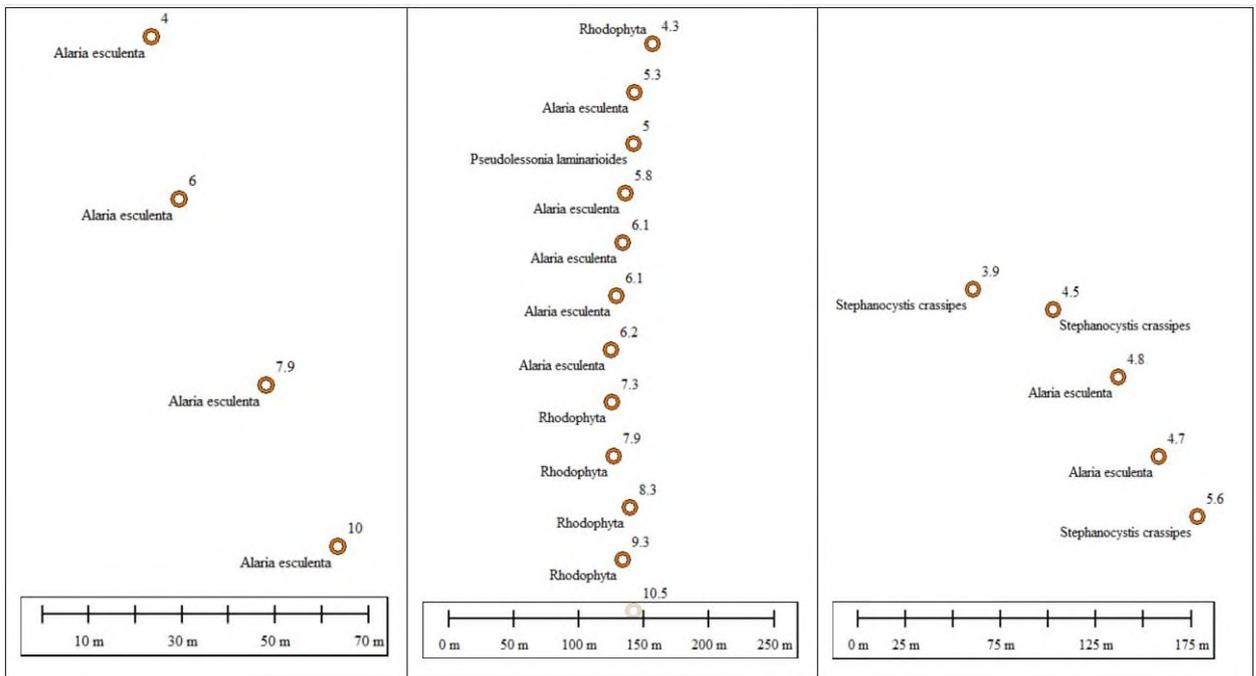


Рисунок 5.2.8 – Примеры распределения АЗ на разрезах в СЗОМ. На каждой станции указан доминант АЗ и глубина в метрах. Слева – типичный разрез с доминированием единственного вида на всех станциях, в центре и справа – разрезы с чередованием доминирования разных видов. Пояснения см. в тексте

Итак, рассмотрение поясов сублиторальной растительности модельных районов позволяет заключить, что они соответствуют симпсоновской модели сложных АЗ. В соответствии с гипотезой 1, высказанной в Главе 2, количественные градиенты пояса растительности оказались выражены в низкобореальном южном модельном районе и не выражены, либо слабо выражены в высокобореальном северном. Общие характеристики растительности сложных АЗ модельных районов местными географическими и геоморфологическими особенностями, что подтверждает гипотезу 2 из Главы 2. Внутри сложных АЗ выделяются пояса и мозаики подчиненных АЗ отдельных видов. Их целесообразно описать в качестве ассоциаций сублиторальной растительности.

ГЛАВА 6. АССОЦИАЦИИ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОДЕЛЬНЫХ РАЙОНОВ

Важными задачами фундаментальных и прикладных, в т.ч. ресурсных гидробиологических исследований в прибрежной зоне следует считать выделение, описание и изучение закономерностей распределения сообществ подводной растительности, к которым приурочены промысловые запасы макрофитов и которые связаны консортивными связями с популяциями экологически и хозяйственно значимых животных. В связи с проблемами, обозначенными в Главе 1, требовалось предложить такой способ описания сублиторальных сообществ протяженных морских районов, который на основании четких количественных критериев (ПП и УБМ) позволял бы с наименьшими трудозатратами получать сравнимые и проверяемые результаты. В связи с этим была разработана форма итоговых таблиц, характеризующих качественный состав, уровни доминирования, ярусную структуру и показатели обилия ассоциаций. При необходимости таблицы можно расширить, дополнив их любыми дополнительными данными. При формировании документов для служебного и коммерческого использования (отчетов о НИР, разнообразных рыбохозяйственных характеристик и т.п.), для сравнительного описания ассоциаций или синтаксонов более высокого порядка, возможно составление их синоптических таблиц (Миркин и др., 2001). Вместо использования неравномерных относительных шкал обилия (Браун-Бланке, Друде и т.п.) целесообразно приводить прямые количественные данные, а субъективные оценки приводить в виде равномерных количественных шкал как показано ниже.

В настоящей главе представлены результаты описания растительных ассоциаций сублиторали модельных районов (Дуленин, 2023, 2024а). Литературные сведения и схемы распространения описанных ассоциаций в других районах приведены в продромусе растительности Дальнего Востока России (Глава 8) и поэтому здесь опущены.

6.1. Ассоциации сублиторальной растительности СЗЯМ

Поскольку абиотические условия СЗЯМ сходны с таковыми для всей северной части моря (Пищальник, Бобков, 2000; Лоция ..., 2003), то разные районы этой части моря имеют сходный флористический состав донной растительности (Клочкова, 1996) и сходный на 70 % состав ассоциаций (см. Главу 7). Исходя из этого следует полагать, что и характеристики сублиторальных ассоциаций СЗЯМ будут сопоставимы в соседних районах северной части Японского моря. Количественные характеристики этого сходства необходимо показать в дальнейших работах. Однако до появления сколь-нибудь полных сведений о подводной растительности север-

ного Приморья и западного Сахалина, изложенные данные с известными допущениями могут быть использованы при описании ценотической структуры макрофитобентоса этих районов.

Ассоциация *Ulvetum fenestratae* Dulenin 2024. Номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.1. Диагностический вид – *Ulva fenestrata*. Количество описаний – 4. Ассоциация локальная (рис. 6.1.1., табл. 6.1.2.) локальная. Формировалась на ограниченных участках к северу от м. Сюркум и у мысов Голода и Медный. Отмечена на глубинах от 5 до 11 м. Тренд распределения фитоценозов ассоциации в районе близок к статистически значимому ($\alpha=8,2\pm 2,7$, $R^2=0,32$, $p=0,07$) и в данном случае показывает относительную приуроченность ассоциации к глубинам 10-11 м. На примере этой первой из выделенных ассоциаций целесообразно подробно показать процедуры, предпринимавшиеся для описания и классификации растительности, по возможности детально их обосновывая.

Фитоценозы, принадлежащие ассоциации, опознаются визуально по внешнему облику за счет преобладания на участке формирования фитоценоза его ГД. Если используют данные ранее выполненных съемок, где внешний облик фитоценозов не задокументирован, ассоциацию опознают по текстовым или табличным данным.

Таблица 6.1.1 – Номенклатурный тип асс. *Ulvetum fenestratae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
14.07.10	рейд Сюркум	271	50,099	140,67	9	Глыбы	<i>Neohypophyllum middendorffii</i>		0,1	2
14.07.10	рейд Сюркум	271	50,099	140,67	9	Глыбы	<i>Ulva fenestrata</i>	0,4	0,3	2
14.07.10	рейд Сюркум	271	50,099	140,67	9	Глыбы	<i>Tichocarpus crinitus</i>		0,05	2
14.07.10	рейд Сюркум	271	50,099	140,67	9	Глыбы	<i>Phyllospadix iwatensis</i>		0,15	1
14.07.10	рейд Сюркум	271	50,099	140,67	9	Глыбы	<i>Agarum clathratum</i>		0,05	1
14.07.10	рейд Сюркум	271	50,099	140,67	9	Глыбы	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,02	0,6	1

Примечание: здесь и далее в таблицах с первичными описаниями № – номер станции (первичного описания), Ш – градусы северной широты с десятичными долями, Д – градусы восточной долготы с десятичными долями, Г – глубина, м, ПП – проективное покрытие, доля, УБМ – удельная биомасса, кг/м², Я – номер яруса.

Описание ассоциации начинают с растений верхнего яруса, хотя в ассоциации *Ulvetum fenestratae* они расположены редко и ни один вид во всех обработанных описаниях не превышает установленного порога доминирования по ПП (виды 1-4 по списку из табл. 6.1.2. *Stephanocystis crassipes* достигает максимальной УБМ в 1 кг/м², однако поскольку ПП при этом не превышает 0,1, нужно понимать, что эти растения расположены поодиночке, разреженно. Суммарное обилие растений I яруса меньше порога доминирования и не создает выраженного растительного покрова, поэтому следует говорить о том, что этот ярус в ассоциации не формируется. Впрочем, в данном конкретном случае, вероятно, что это наблюдение не закономерность, а следствие недостатка статистики: ЧВ ассоциации мала, поэтому ее характеристика дана

всего по четырем гидробиотическим описаниям. Следует полагать, что новые описания существенно дополняют сведения о ее структуре и составе.

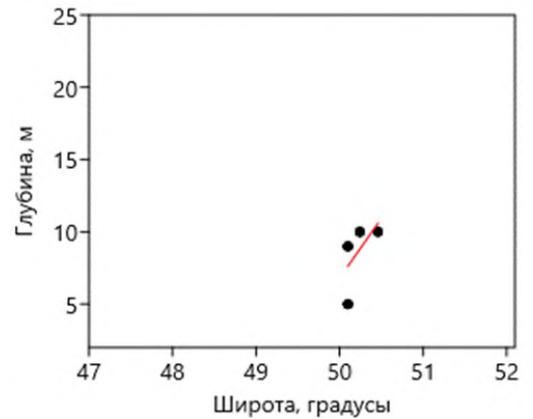


Рисунок 6.1.1 – Физиономический облик ассоциации *Ulvetum fenestratae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Таблица 6.1.2 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Ulvetum fenestratae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Med	N	Min	Max	M	SE	Med	
1	<i>Desmarestia viridis</i>	2	0,07	0,1	0,09	0,02	0,09	2	0,1	0,6	0,35	0,25	0,35	50
2	<i>Stephanocystis crassipes</i>	2	0,02	0,1	0,06	0,04	0,06	2	0,6	1	0,8	0,2	0,8	50
3	<i>Agarum clathratum</i>	1	0,03	0,03	0,03	-	0,03	2	0,05	0,4	0,23	0,18	0,23	50
4	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	1	0,03	0,03	0,03	-	0,03	2	0,15	0,2	0,18	0,03	0,18	50
	I ярус, Σ	3	0,02	0,23	0,12	0,06	0,1	3	0,8	1,3	1,03	0,15	1	75
5	<i>Ulva fenestrata</i> ГД	4	0,3	0,5	0,4	0,04	0,4	4	0,2	0,8	0,43	0,13	0,35	100
6	<i>Codium fragile</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	2	2	2	-	2	25
7	<i>Neohyrophyllum middendorffii</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	25
8	<i>Tichocarpus crinitus</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	25
	II ярус, Σ	4	0,32	0,61	0,45	0,06	0,43	4	0,28	2,45	1,05	0,48	0,73	100
9	<i>Bossiella compressa</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	0,6	0,6	0,6	-	0,6	25
	III ярус, Σ	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	0,6	0,6	0,6	-	0,6	25
10	КИБ Д4	2	0,1	0,4	0,25	0,15	0,25	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	50
	IV ярус, Σ	2	0,1	0,4	0,25	0,15	0,25	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	50
	Σ	4	0,47	1,21	0,71	0,17	0,58	4	1,45	3,05	1,97	0,37	1,69	100

Примечание: в этой и последующих таблицах № – порядковый номер вида, N – количество станций, на которых вид отмечен в пределах данной ассоциации, Min – минимум, Max – максимум, M – среднее, SE – стандартная ошибка, Med – медиана, П – частота встречаемости в пределах ассоциации, ГД – главный доминант, Д1-4 – доминант с номером своего яруса, С1-4 – субдоминант с номером своего яруса. **Полужирным** выделены виды (группы видов) и ярусы с превышением порогов доминирования

Во II ярусе располагается ГД ассоциации – *Ulva fenestrata*. Ее УБМ меньше порогового, Однако при ПП 0,3-0,5 вид образует выраженный растительный покров, занимая на участках своего доминирования наибольшую долю поверхности субстрата. Несмотря на то, что массивные растения *Codium fragile* – следующего по обилию вида этого яруса имели УБМ 2 кг/м², их

ПП при этом составляло лишь 0,1, и поэтому здесь вид рассматривается в качестве сопутствующего, как и прочие виды этого яруса – *Neohyrophyllum middendorffii* и *Tichocarpus crinitus*, данные о ПП которых в пределах рассматриваемой ассоциации собрать не удалось. Субдоминантов II яруса (С2), ПП которых было бы выше порогового, но ниже, чем у ГД, не выявлено. В этом случае об их обилии позволяют судить показатели УБМ. Максимальные и средние суммарные показатели обилия растительности, относимой ко II ярусу, превышают пороговые и позволяют выделить самостоятельный II ярус в пределах описываемой ассоциации.

Из растений, относимых к III ярусу, отмечена только *Bossiella compressa* с небольшим ПП. Доминантов (Д3) и субдоминантов (С3), принадлежащих к этому ярусу, нет. Указанное обстоятельство не позволяет выделить самостоятельный III ярус в рассматриваемой ассоциации. КИВ образуют IV ярус в 2 из 4 описаний, а в одном описании КИВ превышают порог доминирования.

Ассоциация *Saccharinetum japonicae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.3. Диагностический вид – *Saccharina japonica*. Количество описаний – 46. Ассоциация (рис. 6.1.2, табл. 6.1.4) региональная, распространена на южном участке СЗЯМ: от бухты Нельма до м. Сюркум. К северу от м. Сюркум замещается викарирующей ассоциацией *Saccharinetum cichorioidae*. Формируется у открытых и полузатищенных побережий на скалистых, валунных, глыбовых и галечных грунтах при уклоне дна от незаметного до крутого, на вершинах глыб и на склонах подводных скальных хребтов. Располагается на глубинах от 2 до 15 м. Статистически значимый тренд ($\alpha = -0,75 \pm 0,2$, $R^2 = 0,005$, $p = 0,0003$) показывает некоторое увеличение глубин формирования ассоциации к югу (рис. 6.1.2). На мелководьях от 1-2 до 6 м образует характерные сплошные либо прерывистые пояса шириной от 30-50 до 300 м и протяженностью от одного до десятков километров. Во внешних частях бухт образует пятна площадью не менее сотен квадратных метров.

Таблица 6.1.3 – Номенклатурный тип асс. *Saccharinetum japonicae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Saccharina cichorioides</i>		0,8	1
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Sargassum pallidum</i>		4	1
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Tichocarpus crinitus</i>		1,2	2
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Ptilota asplenioides</i>		0,08	2
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Corallina officinalis</i>	0,05	0,2	3
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	0,1	1	1
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,3	4	1
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Costaria costata</i>		1,2	1
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Saccharina japonica</i>	0,7	6	1
15.07.10	м. Аукан	301	49,9253	140,441	3	валуны	<i>Kjellmaniella crassifilia</i>	0,01	0,05	1

Эта ассоциация в наибольшей степени определяет облик растительности мелководий открытых побережий южнее м. Сюркум. В отдельные годы может образовывать поля площадью от нескольких до первых десятков квадратных километров на галечных равнинах, расположенных на глубинах от 8 до, как минимум, 20-22 м. Однако такие глубинные поселения образуются редко: они отмечались трижды за почти четверть века наблюдений, имеют весьма лабильные количественные характеристики и неустойчивы во времени и в пространстве. Высота растительного покрова до 2 м. Выявленная ЧВ – 9 %. Образована двухлетним ГД и преимущественно многолетними растениями. Имеет до 4 ярусов.

Таблица 6.1.4 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Saccharinetum japonicae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Saccharina japonica</i> ГД	46	0,3	1	0,54	0,03	0,5	46	0,3	24	5,93	0,65	5	100
2	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	15(4)	0,01	0,4	0,16	0,03	0,15	15	0,05	4	1,64	0,35	1,5	33
3	<i>Stephanocystis crassipes</i>	15(9)	0,05	0,4	0,24	0,03	0,3	15	0,1	4	1,74	0,34	2	33
4	<i>Costaria costata</i> C1	13(2)	0,02	0,3	0,07	0,02	0,05	13	0,02	1,2	0,29	0,11	0,1	28
5	<i>Sargassum pallidum</i> C1	7(4)	0,1	0,4	0,28	0,08	0,3	7	0,5	16,0	4,11	2,07	2,3	15
6	<i>Alaria</i> sp. C1	5(1)	0,05	0,3	0,15	0,06	0,13	5	0,1	0,5	0,28	0,07	0,2	11
7	<i>Agarum clathratum</i>	6	0,03	0,2	0,1	0,03	0,08	8	0,05	3	0,68	0,34	0,4	17
8	<i>Desmarestia viridis</i>	5	0,01	0,2	0,13	0,04	0,2	6	0,02	0,56	0,26	0,09	0,25	13
9	<i>Saccharina cichorioides</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	4	0,05	0,8	0,39	0,17	0,35	9
10	<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	3	0,01	0,1	0,05	0,03	0,05	3	0,05	0,1	0,07	0,02	0,05	7
11	<i>Sargassum miyabei</i>	3	0,01	0,05	0,02	0,01	0,01	3	0,2	0,2	0,2	-	0,2	7
	I ярус, Σ	46(17)	0,31	1,5	0,77	0,03	0,8	46	1,2	18,7	7,41	0,58	7,28	100
12	<i>Tichocarpus crinitus</i> Д2	6(3)	0,1	0,5	0,3	0,08	0,3	6	0,05	3	1,16	0,42	1,15	13
13	<i>Odonthalia corymbifera</i>	5(1)	0,2	0,3	0,25	0,05	0,25	5	0,02	0,8	0,36	0,15	0,28	11
14	<i>Odonthalia setacea</i> Д2	1(1)	0,5	0,5	0,5	-	0,5	1	0,2	0,2	0,2	0,0	0,2	2
15	<i>Ptilota filicina</i>	2(1)	0,05	0,8	0,43	0,38	0,43	3	0,15	8	3,12	2,46	1,2	7
16	<i>Ulva fenestrata</i>	4	0,1	0,2	0,18	0,03	0,2	5	0,01	0,3	0,19	0,07	0,3	11
17	<i>Devaleraea stenogona</i>	2	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	0,2	0,4	0,3	0,1	0,3	4
18	<i>Ptilota asplenioides</i>	2	0,1	0,2	0,15	0,05	0,15	6	0,05	1,6	0,5	0,25	0,24	13
19	<i>Neohypophyllum middendorffii</i>	2	0,05	0,05	0,05	-	0,05	6	0,03	0,2	0,09	0,03	0,07	13
20	<i>Codium fragile</i>	1	0,4	0,4	0,4	-	0,4	1	4	4	4	-	4	2
21	<i>Neorhodomela larix</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	0,04	0,15	0,1	0,06	0,1	4
22	<i>Mazzaella parksii</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	1	0,02	0,02	0,02	-	0,02	2
23	<i>Chondrus pinnulatus</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,8	0,8	0,8	-	0,8	2
24	<i>Chordaria flagelliformis</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,4	0,4	0,4	-	0,4	2
25	<i>Laurencia nipponica</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,3	0,3	0,3	-	0,3	2
	II ярус, Σ	36(18)	0,02	2,05	0,36	0,06	0,23	37	0,28	8,2	1,52	0,26	0,8	80
26	<i>Corallina officinalis</i> Д3	16(8)	0,01	0,9	0,31	0,07	0,2	16	0,1	3,6	0,52	0,25	0,0	35
27	<i>Bossiella compressa</i> Д3	9(6)	0,1	0,8	0,37	0,07	0,3	9	0,3	2,4	1,08	0,23	0,9	20
28	<i>Corallina pilulifera</i> Д3	6(6)	0,3	0,5	0,42	0,04	0,4	5	0,75	1,5	1,23	0,14	1,2	11
	III ярус, Σ	27(17)	0,01	1	0,42	0,06	0,4	19	0,04	3,6	1,27	0,23	0,9	41
29	КИБ Д4	25(19)	0,05	0,8	0,36	0,04	0,4	25	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	54
30	<i>Ralfsia fungiformis</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	0,07	0,07	0,07	-	0,07	2
	IV ярус, Σ	25(19)	0,05	0,8	0,37	0,04	0,4	25	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	54
	Σ	46	0,8	1	1	0,07	1,6	46	3,2	21,73	9,17	0,66	8,72	100

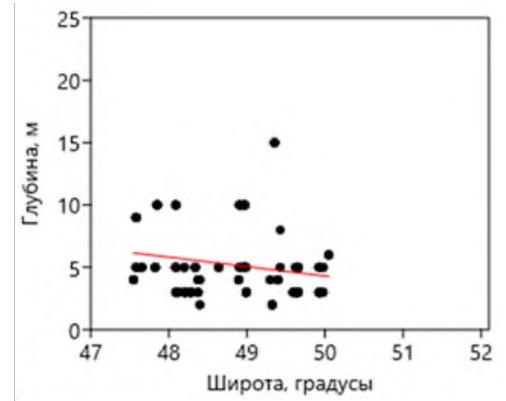


Рисунок 6.1.2 – Физиономический облик ассоциации *Saccharinetum japonicae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

В ценофлоре отмечено не менее 30 видов, в сборах отмечали от 1 до 12, в среднем 6 видов. Помимо ГД, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 5 видов в I ярусе, в качестве доминантов нижних ярусов 3 вида во II, 3 вида в III и группировки КИВ в IV ярусе. Монодоминантными были 43 % фитоценозов ассоциации. ГД на мелководьях формирует типичные куртины, включающие от нескольких до нескольких десятков слоевищ. Мелководные поселения легко доступны для промыслового освоения.

Ассоциация *Saccharinetum cichorioidae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.5 Диагностический вид – *Saccharina cichorioides*. Количество описаний – 11.

Таблица 6.1.5 - Номенклатурный тип асс. *Saccharinetum cichorioidae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
11.7.10	б. Аласутай	172	50,9022	140,53	2	Валуны	<i>Saccharina cichorioides</i>	0,6	3,84	1
12.7.10	б. Аласутай	172	50,9022	140,53	2	Валуны	<i>Ptilota asplenioides</i>	0,2	2,4	2
13.7.10	б. Аласутай	172	50,9022	140,53	2	Валуны	КИВ	0,1	0	4
14.7.10	б. Аласутай	172	50,9022	140,53	2	Валуны	<i>Ulva fenestrata</i>	0,3	0,4	2
15.7.10	б. Аласутай	172	50,9022	140,53	2	Валуны	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	0,2	5,6	1
16.7.10	б. Аласутай	172	50,9022	140,53	2	Валуны	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,2	6,4	1

Ассоциация региональная (рис. 6.1.3, табл. 6.1.6), распространена на всем северном участке района, т.е. от м. Сюркум до входа в лиман Амура. Южнее м. Сюркум замещается विकарирующей ассоциацией *Saccharinetum japonicae*. Как и последняя, формируется у открытых и полузащищенных побережий на скалистых, валунных, глыбовых и галечных грунтах при уклоне дна от незаметного до вертикального.

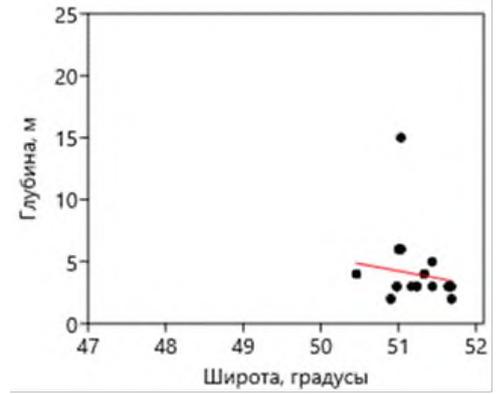


Рисунок 6.1.3 – Физиономический облик ассоциации *Saccharinetum cichorioidae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Таблица 6.1.6 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Saccharinetum cichorioidae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВР, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Saccharina cichorioides</i> <i>ГД</i>	11	0,3	0,9	0,50	0,06	0,45	14	0,8	8	3,4	0,6	3,0	3,8
2	<i>Costaria costata</i> C1	3(3)	0,3	0,3	0,3	0	0,3	4	1,4	4,5	2,9	0,6	2,9	1,1
3	<i>Sargassum miyabei</i> C1	3(1)	0,05	0,3	0,18	0,07	0,2	3	0,2	4,4	2,2	1,2	2	0,8
4	<i>Alaria sp.</i> C1	1(1)	0,3	0,3	0,3	0	0,3	2	0,4	3	1,7	1,3	1,7	0,5
5	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	4	0,05	0,2	0,14	0,04	0,15	4	1	5,6	2,6	1	1,8	1,1
6	<i>Stephanocystis crassipes</i>	2	0,1	0,2	0,15	0,05	0,15	2	1,2	6,4	3,8	2,6	3,8	0,5
7	<i>Sargassum pallidum</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	2	1,6	3,2	2,4	0,8	2,4	0,5
8	<i>Desmarestia viridis</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,4	0,4	0,4	-	0,4	0,3
	I ярус, Σ	12(12)	0,5	1,05	0,81	0,06	0,9	14	1,6	15,84	7,08	0,98	6,41	3,8
9	<i>Ulva fenestrata</i> Д2	3(1)	0,05	0,3	0,15	0,08	0,1	4	0,1	0,56	0,3	0,1	0,3	1,1
10	<i>Ptilota filicina</i> Д2	2(1)	0,1	0,5	0,29	0,19	0,29	2	0,5	0,88	0,7	0,2	0,7	0,5
11	<i>Tichocarpus crinitus</i> Д2	1(1)	0,4	0,4	0,4	-	0,4	2	0,45	1,88	1,2	0,7	1,2	0,5
12	<i>Neorhodomela larix</i> Д2	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	3	0,2	1,6	1	0,4	1,2	0,8
13	<i>Ptilota asplenioides</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	2	0,8	2,4	1,6	0,8	1,6	0,5
14	<i>Laurencia nipponica</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,2	0,68	0,4	0,2	0,4	0,5
15	<i>Neohypophyllum middendorffii</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,32	2,8	1,6	1,2	1,6	0,5
16	<i>Codium fragile</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,12	0,12	0,12	-	0,12	0,3
17	<i>Mazzaella parksii</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,12	0,12	0,12	-	0,12	0,3
	II ярус, Σ	11(6)	0,05	0,95	0,35	0,09	0,4	12	0,4	5,32	1,92	0,39	1,85	3,2
18	<i>Bossiella compressa</i> Д3	1	0,3	0,3	0,3	-	0,3	1	0,9	2,7	1,8	0,9	1,8	0,5
	III ярус, Σ	1	0,3	0,3	0,3	-	0,3	1	0,9	2,7	1,8	0,9	1,8	0,5
19	КИБ	6(2)	0,1	0,7	0,23	0,1	0,1	6	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1,6
	IV ярус, Σ	6(2)	0,1	0,7	0,25	0,1	0,15	6	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1,6
	Σ	28	0,3	1	1	0,08	1,05	30	1,6	18,64	8,08	0,56	7,95	8,1

Располагается на глубинах от 2 до 15 м. Глубинный тренд статистически незначим ($\alpha=1,15 \pm 0,78$, $R^2=0,03$, $p=0,15$). На мелководьях до 6 м образует пояса. Высота растительного покрова до 1,5 м. Выявленная ЧВ – 3 %. Образована преимущественно многолетними растениями.

Имеет до 4 ярусов. В ценофлоре отмечено не менее 20 видов, в сборах отмечали от 2 до 11, в среднем 5 видов.

Помимо ГД, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов нижних ярусов 4 вида во II, 1 вид в III и группировки КИВ в IV ярусе. Монодоминантными были 42 % фитоценозов ассоциации. ГД обычно распределяется диффузно. Малоперспективна для промыслового освоения.

Ассоциация *Kjellmaniellum crassifoliae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.7. Диагностический вид – *Kjellmaniella crassifolia*. Количество описаний – 5. Ассоциация (рис. 6.1.4, табл. 6.1.8) региональная, распространена на южном участке района, от м. Ича до м. Красный Партизан.

Таблица 6.1.7 – Номенклатурный тип асс. *Kjellmaniellum crassifoliae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	0,05	0,2	1
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	<i>Saccharina japonica</i>	0,05	0,5	1
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	<i>Odonthalia corymbifera</i>		0,15	2
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	0,4	1,5	1
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	<i>Saccharina japonica</i>		0,7	1
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	<i>Neorhodomela larix</i>		0,5	2
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	<i>Corallina officinalis</i>	0,8	0	3
1.08.10.	б. Иннокентия	556	48,6629	140,178	5	скала	КИВ	0,1	0	4

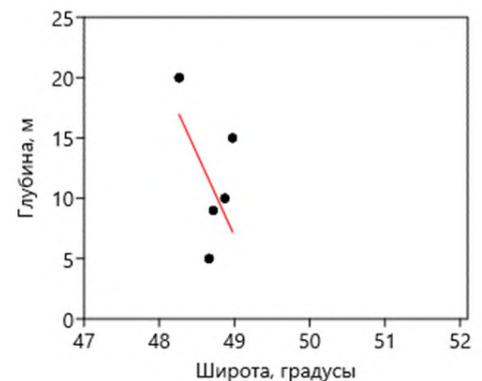


Рис. 6.1.4 – Физиономический облик ассоциации *Kjellmaniellum crassifoliae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Формируется у открытых побережий на скальных, глыбовых и валунных грунтах при уклоне дна от незаметного до слабонаклонного на обширных пологих галечных равнинах, обычно при удалении от берега не менее 500 м. Располагается на глубинах от 5 до 20 м. Глубинный тренд статистически значим ($\alpha = -13,7 \pm 3,37$, $R^2 = 0,35$, $p = 0,0003$). Ассоциация преимущественно (4 из 5 описаний) приурочена к глубинам от 8 до 20 м. Высота растительного покрова до 1 м. Выявленная ЧВ – 3 %. Образует поля либо пояса. Растения в пределах ассоциации, как

правило, распределены диффузно, ГД может образовывать небольшие куртины из нескольких растений.

Таблица 6.1.8 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Kjellmaniellum crassifoliae* в СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>K. crassifolia</i> ГД	5	0,3	0,7	0,5	0,08	0,4	5	0,4	2,5	1,2	0,4	1	100
2	<i>Agarum clathratum</i> С1	3(1)	0,2	0,4	0,27	0,07	0,2	3	0,2	0,4	0,3	0,1	0,3	60
3	<i>Stephanocystis crassipes</i> С1	1(1)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	4	4	4	-	4	20
4	<i>Saccharina japonica</i>	2	0	0,05	0,03	0,02	0	2	0,1	1,2	0,7	0,6	0,7	40
5	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	1	0,1	0,05	0,05	0	0,1	1	0,2	0,2	0,20	-	0,2	20
	I ярус, Σ	5	0,3	0,91	0,68	0,12	0,8	5	0,5	5,3	2,46	0,87	2,8	100
6	<i>Odonthalia corymbifera</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	3	0,01	0,2	0,1	0,1	0,2	60
7	<i>Chondrus pinnulatus</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,01	0,01	0,01	-	0,01	20
8	<i>Neorhodomela larix</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,5	0,5	0,50	-	0,5	20
9	<i>Odonthalia setacea</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,001	0,001	0,001	-	0	20
10	<i>Odonthalia ochotensis</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,05	0,1	0,05	-	0,05	20
	II ярус, Σ	3(0)	0,1	0,1	0,1	-	0,1	4	0,11	1,1	0,44	0,21	0,3	80
11	<i>Bossiaella compressa</i> Д3	3(1)	0,1	0,4	0,22	0,1	0,2	3	0,15	1,2	0,7	0,3	0,6	60
12	<i>Corallina officinalis</i> Д3	1(1)	0,8	0,8	0,8	-	0,8	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	20
	III ярус, Σ	4(2)	0,1	0,8	0,36	0,16	0,3	3	0,15	1,2	0,65	0,30	0,6	60
13	КИВ Д4	4(1)	0	0,6	0,23	0,13	0,2	4	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	80
14	<i>Hildenbrandia rubra</i> Д4	1(1)	0,4	0,4	0,4	-	0,4	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	20
15	<i>Ralfsia fungiformis</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	20
	IV ярус, Σ	4(2)	0,1	0,6	0,35	0,14	0,36	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	20
	Σ	5	0,8	1	1	0,14	1,4	5	0,8	5,7	3,21	0,85	3,8	100

Образована преимущественно многолетними растениями. Имеет до 3 ярусов. В ценофлоре отмечено не менее 15 видов, в сборах находили 4-6, в среднем 5 видов. Помимо ГД, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 2 вида в I ярусе и по 2 доминанта во II, III и IV ярусах. Был выявлен единственный монодоминантный фитоценоз. Преобладание в данной ассоциации фитоценозов с наличием субдоминантов или доминантов нижних ярусов легко объяснимо – ассоциация формируется ниже глубин расположения ядра растительности (Дуленин, 2019), где конкуренция за субстрат ослаблена, что в большинстве случаев позволяет преодолевать порог доминирования и другим видам. Показатели обилия ГД, по сравнению с большинством других ассоциаций крупных бурых водорослей, довольно низки. ПП никогда не достигает максимальных значений (0,9-1,0), как в других ассоциациях с ГД верхнего яруса. Это объясняется относительно худшими условиями существования на больших глубинах. ГД и субдоминанты I яруса обычно распределяется диффузно, доминанты нижних ярусов могут формировать микрогруппировки. Из-за значительных глубин расположения растительность ассоциации малоперспективна для промыслового освоения.

Ассоциация *Costarietum costatae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.9. Диагностический вид – *Costaria costata*. Количество описаний – 3. Ассоциация (рис. 6.1.5, табл. 6.1.10) локальная, описана на севере района, от бухты Аласутай до м. Сивучий. Формируется у открытых и полузащищенных побережий на глыбовых и валунных грунтах при слабонаклонном уклоне дна. Отмечена на глубинах от 2 до 5 м. Несмотря на малое количество описаний, статистически значимый глубинный тренд ($\alpha=10,66\pm 0,67$, $R^2=0,93$, $p<0,0001$) показывает приуроченность ассоциации к глубине 5 м. Высота растительного покрова до 1 м. Выявленная ЧВ – 1 %. ГД однолетний. Имеет до 3 ярусов.

Таблица 6.1.9 – Номенклатурный тип асс. *Costarietum costatae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,98	140,56	5	Глыбы	<i>Saccharina cichorioides</i>	0,3	3	1
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,98	140,56	5	Глыбы	<i>Ptilota asplenioides</i>	0,3	1,2	2
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,98	140,56	5	Глыбы	<i>Neohypophyllum middendorffii</i>		0,2	2
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,98	140,56	5	Глыбы	<i>Callophyllis rhynchocarpa</i>		0,12	2
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,98	140,56	5	Глыбы	КИВ	0,3		4
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,98	140,56	5	Глыбы	<i>Ulva fenestrata</i>	0,05	0,05	2
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,98	140,56	5	Глыбы	<i>Costaria costata</i>	0,4	5	1
10.07.10.	м. Сивучий	152	50,97	140,56	5	Глыбы	<i>Desmarestia viridis</i>	0,1	0,2	1

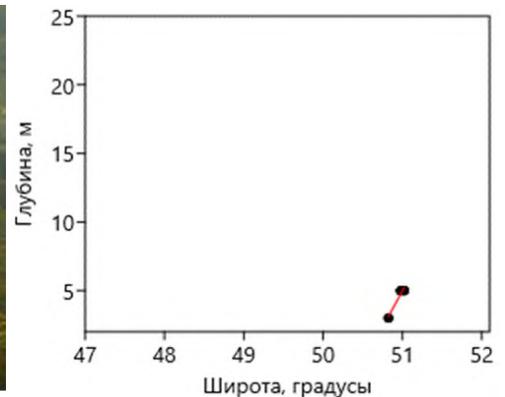


Рисунок 6.1.5 – Физиономический облик ассоциации *Costarietum costatae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

В ценофлоре отмечено не менее 12 видов, в сборах от 4 до 7, в среднем 5 видов. Помимо ГД, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов нижних ярусов 1 вид во втором, и КИВ в четвертом. Из трех описанных фитоценозов ассоциации один (33 %) был монодоминантным. ГД образует небольшие куртины. Мало-перспективна для промыслового освоения.

Таблица 6.1.10 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Costarietum costatae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Costaria costata</i> ГД	3	0,4	0,4	0,4	-	0,4	3	4,0	5,0	4,5	0,3	4,5	100
2	<i>Phyllospadix iwatensis</i> С1	1(1)	0,4	0,4	0,4	-	0,4	1	1,2	1,2	1,2	0,0	1,2	33
3	<i>Saccharina cichorioides</i> С1	2(2)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	2	1,5	3,0	2,3	0,8	2,3	67
4	<i>Stephanocystis crassipes</i> С1	1(1)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	1	2	2	2	-	2	33
5	<i>Desmarestia viridis</i>	2	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	0,1	0,2	0,2	0,1	0,2	67
	I ярус, Σ	3(1)	0,8	1	0,9	0,06	0,9	3	5,3	8,2	7,2	0,94	8	100
6	<i>Ptilota asplenioides</i> Д2	1(1)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	1	1,2	1,2	1,2	0	1,2	33
7	<i>Ulva fenestrata</i>	2	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	2	0,1	0,6	0,3	0,3	0,3	67
8	<i>Mazzaella parksii</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,4	0,4	0,4	-	0,4	33
9	<i>Neohyrophyllum middendorffii</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	33
10	<i>Neorhodomela larix</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	1,6	1,6	1,6	-	1,6	33
11	<i>Callophyllis rhynchocarpa</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	33
	II ярус, Σ	3(1)	0,1	0,45	0,2167	0,12	0,1	3	0,4	2,56	1,6	0,64	1,97	100
12	КИВ Д4	1(1)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	33
	IV ярус, Σ	1(1)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	33
	Σ	3	1	1	1	0,17	1,1	3	7,9	10,2	8,8	0,7	8,4	100

Ассоциация *Agaretum clathratae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.11. Диагностический вид – *Agarum clathratum*. Количество описаний – 55. Ассоциация (рис. 6.1.6, табл. 6.1.12) региональная, распространена по всему району исследований. Формируется у открытых и полузащищенных побережий на скальных, глыбовых, валунных и галечных грунтах при уклоне дна от незаметного до крутого.

Таблица 6.1.11 – Номенклатурный тип асс. *Agaretum clathratae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	<i>Saccharina japonica</i>	0,2	6	1
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,3	0,8	1
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	<i>Agarum clathratum</i>	0,4	1,5	1
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	<i>Ulva fenestrata</i>	0,01	0,01	2
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	<i>Neorhodomela larix</i>	0,01	0,04	2
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	<i>Odonthalia corymbifera</i>	0,01	0,01	2
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	КИВ	0,6	0	4
18.07.10.	м. Юма	349	49,48	140,51	10	скала	<i>Bossiella compressa</i>	0,2	0,6	3

Отмечена на глубинах от 4 до 22 м. Глубинный тренд статистически значим ($\alpha=1,25\pm 0,23$, $R^2=0,1$, $p<0,0001$) и показывает смещение ассоциации к большим глубинам на севере района. Высота растительного покрова до 0,7 м. Выявленная ЧВ – 11 %. Растительность представлена преимущественно многолетними видами. Имеет до 4 ярусов. В ценофлоре отмечено не менее 24 видов, в сборах от 1 до 10, в среднем 5 видов. Помимо ГД, в качестве субдоминантов в

отдельных фитоценозах отмечены 2 вида в I ярусе, в качестве доминантов нижних ярусов 1 вид во II, 2 вида в III и КИВ в IV.

Таблица 6.1.12 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Agaretum clathratae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Agarum clathratum</i> ГД	55	0,3	1	0,50	0,02	0,5	55	0,2	5	1,69	0,15	1,5	100
2	<i>Stephanocystis crassipes</i> C1	16(6)	0,01	0,5	0,23	0,03	0,2	19	0,05	8	1,77	0,42	1,2	34
3	<i>Kjellmaniella crassifolia</i> C1	4(1)	0,03	0,4	0,18	0,08	0,15	5	0,1	1	0,56	0,2	0,6	9
4	<i>Saccharina japonica</i>	11	0,01	0,2	0,09	0,02	0,05	11	0,1	9,3	2,12	0,88	0,8	20
5	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	6	0,01	0,1	0,05	0,01	0,05	6	0,2	2	0,93	0,3	0,8	11
6	<i>Sargassum miyabei</i>	4	0,01	0,1	0,05	0,02	0,05	7	0,2	3,2	1,22	0,45	1	13
7	<i>Desmarestia viridis</i>	4	0,01	0,1	0,05	0,02	0,04	5	0,02	0,3	0,12	0,05	0,1	9
8	<i>Costaria costata</i>	3	0,02	0,05	0,04	0,01	0,05	3	0,03	0,1	0,06	0,02	0,05	5
9	<i>Saccharina cichorioides</i>	2	0,01	0,1	0,06	0,05	0,055	4	0,2	4,4	1,35	1,02	0,4	7
10	<i>Sargassum pallidum</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	1,8	5	3,4	1,6	3,4	4
	I ярус, Σ	55	0,3	1,2	0,62	0,03	0,6	55	0,2	12,4	3,22	0,37	2,13	100
11	<i>Neorhodomela larix</i> Д2	9(1)	0,01	0,3	0,12	0,03	0,1	12	0,03	1,2	0,36	0,11	0,3	22
12	<i>Odonthalia corymbifera</i>	4	0,01	0,1	0,05	0,02	0,05	11	0,01	0,4	0,15	0,04	0,1	20
13	<i>Ulva fenestrata</i>	2	0,01	0,01	0,01	-	0,01	2	0,01	0,01	0,01	-	0,01	4
14	<i>Codium fragile</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	0,5	0,5	0,5	-	0,5	2
15	<i>Congregatocarpus kurilensis</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	1	0,12	0,12	0,12	-	0,12	2
16	<i>Odonthalia setacea</i>	1	0,03	0,03	0,03	-	0,03	2	0,03	0,2	0,12	0,09	0,115	4
17	<i>Tichocarpus crinitus</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,2	0,4	0,3	0,1	0,3	4
18	<i>Neohypophyllum middendorffii</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,3	0,3	0,3	-	0,3	2
19	<i>Odonthalia ochotensis</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	2	2	2	-	2	2
20	<i>Ptilota asplenioides</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,08	0,08	0,08	-	0,08	2
	II ярус, Σ	34(2)	0,01	0,3	0,11	0,01	0,1	34	0,04	2,4	0,52	0,08	0,4	62
21	<i>Bossiella compressa</i>	34(23)	0,01	1	0,36	0,04	0,3	34	0,03	3	1,10	0,12	0,9	62
22	<i>Corallina officinalis</i> Д3	7(3)	0,01	1	0,32	0,13	0,1	7	0,04	2	0,81	0,30	0,4	13
	III ярус, Σ	41(26)	0,01	1	0,35	0,04	0,3	41	0,03	3	1,05	0,11	0,9	75
23	КИВ	36(16)	0,05	0,9	0,28	0,04	0,2	36	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	65
24	<i>Hildenbrandia rubra</i> Д4	2(1)	0,20	0,3	0,25	0,05	0,25	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	4
	IV ярус, Σ	38(16)	0,05	0,9	0,28	0,04	0,2	38	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	69
	Σ	55	0,3	1	1	0,06	1,1	55	1,1	14	4,35	0,4	3,4	100

Монодоминантными были 36 % описанных фитоценозов ассоциации. Образует пояса и поля шириной от нескольких до нескольких сотен метров. Растительность верхнего яруса рас-

пределяется диффузно, растительность нижних ярусов может распределяться диффузно либо образовывать микрогруппировки. Фитоценозы ассоциации чаще всего формируются на глубинах не менее 10 м, простираясь до нижних границ растительного покрова.

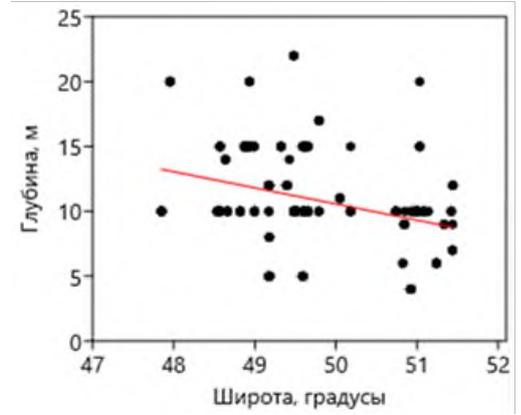


Рисунок 6.1.6 – Физиономический облик ассоциации *Agaretum clathratae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Ассоциация *Desmarestetum viridae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.13. Диагностический вид – *Desmarestia viridis*. Количество описаний – 6. Ассоциация (табл. 6.1.14, рис. 6.1.7) региональная, ее фитоценозы отмечаются вдоль большей части района исследований: от бухты Иннокентия на юге до бухты Аласутай на севере. Формируется у открытых и полузащищенных побережий на скальных, глыбовых, валунных и галечных грунтах при уклоне дна от незаметного до слабонаклонного. Отмечена на глубинах от 3 до 10 м. Фитоценозы ассоциации распределяются по глубине относительно равномерно ($\alpha=0,27\pm 0,53$, $R^2=0,12$, $p=0,61$). Высота растительного покрова до 0,5 м. Выявленная ЧВ – 1 %. ГД многолетний, прочая растительность представлена однолетними и многолетними видами. Выражено до 3 ярусов.

Таблица 6.1.13 – Номенклатурный тип асс. *Desmarestetum viridae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
01.08.10	б. Иннокентия	558	48,71	140,18	5	глыбы	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,1	0,1	1
01.08.10	б. Иннокентия	558	48,71	140,18	5	глыбы	<i>Desmarestia viridis</i>	0,6	1,5	1
01.08.10	б. Иннокентия	558	48,71	140,18	5	глыбы	<i>Saccharina japonica</i>	0,1	0,4	1
01.08.10	б. Иннокентия	558	48,71	140,18	5	глыбы	<i>Bossiella compressa</i>	0,1	0,3	3

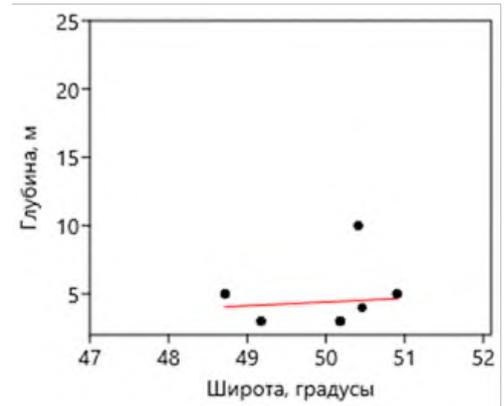


Рисунок 6.1.7 – Физиономический облик ассоциации *Desmarestium viridae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Ценофлора насчитывает не менее 14 видов, в сборах от 1 до 5, в среднем 3 вида. Помимо ГД, в качестве доминантов нижних ярусов отмечен 1 вид во II, 2 вида в III и КИВ в IV ярусах. Монодоминантными были 50 % описанных фитоценозов ассоциации. Образует небольшие поля. Растительность верхнего яруса распределяется диффузно, растительность нижних ярусов может иметь диффузный характер распределения либо образовывать микрогруппировки. Фитоценозы ассоциации неперспективны для промышленного освоения.

Таблица 6.1.14 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Desmarestium viridae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Desmarestia viridis</i> ГД	6	0,5	1	0,78	0,09	0,8	6	1,2	3,6	2,35	0,42	2,3	100
2	<i>Stephanocystis crassipes</i>	2	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	2	0,1	0,1	0,1	-	0,1	33
3	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	4,8	4,8	4,8	-	4,8	17
4	<i>Saccharina japonica</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	0,4	0,4	0,4	-	0,4	17
5	<i>Sargassum pallidum</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,8	0,8	0,8	-	0,8	17
	I ярус, Σ	6	0,5	1	0,86	0,08	0,93	6	1,6	6,9	3,38	0,77	3,1	100
6	<i>Ulva fenestrata</i> Д2	1(1)	1	1	1	-	1	1	1,5	1,5	1,5	-	1,5	17
7	<i>Laurencia nipponica</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,4	0,4	0,4	-	0,4	17
8	<i>Odonthalia corymbifera</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	17
9	<i>Ptilota filicina</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,7	0,7	0,7	-	0,7	17
10	<i>Tichocarpus crinitus</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	17
	II ярус, Σ	3(1)	0,1	1	0,6	0,26	0,7	4	0,4	2,8	1,55	0,49	1,5	67
11	<i>Corallina officinalis</i> Д3	2(1)	0,1	0,7	0,4	0,3	0,4	2	0,0	2,8	1,4	1,4	1,4	33
12	<i>Corallina pilulifera</i> Д3	1(1)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	1	0,9	0,9	0,9	-	0,9	17
13	<i>Bossiella compressa</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	0,3	0,3	0,3	-	0,3	17
	III ярус, Σ	3(1)	0,1	0,3	0,17	0,07	0,1	2	0,3	0,9	0,6	0,3	0,6	33
14	КИВ Д4	3(1)	0,1	0,7	0,33	0,19	0,2	3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	50
	IV ярус, Σ	3(1)	0,1	0,7	0,33	0,19	0,2	3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	50
	Σ	6	1	1	1	0,18	1,33	6	2,70	9,3	4,62	0,99	4	100

Ассоциация *Sargassum pallidae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 1.6.15. Диагностический вид – *Sargassum pallidum*. Количество описаний – 20.

Таблица 1.6.15 – Номенклатурный тип асс. *Sargassetum pallidae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
09.07.10.	б. Крестовая	140	51,07	140,68	3	Глыбы	<i>Corallina officinalis</i>	0,5		3
09.07.10.	б. Крестовая	140	51,07	140,68	3	Глыбы	КИВ	0,3		4
09.07.10.	б. Крестовая	140	51,07	140,68	3	Глыбы	<i>Saccharina cichorioides</i>	0,05	0,002	1
09.07.10.	б. Крестовая	140	51,07	140,68	3	Глыбы	<i>Costaria costata</i>		0,001	1
09.07.10.	б. Крестовая	140	51,07	140,68	3	Глыбы	<i>Stephanocystis crassipes</i>		3,6	1
09.07.10.	б. Крестовая	140	51,07	140,68	3	Глыбы	<i>Agarum clathratum</i>		0,001	1
09.07.10.	б. Крестовая	140	51,07	140,68	3	Глыбы	<i>Sargassum pallidum</i>	0,8	5,2	1

Ассоциация (табл. 6.1.16, рис. 6.1.8) региональная, распространена в СЗЯМ пролива почти повсеместно: от бухты Нельма на юге до зал. Чихачева на севере, преимущественно у открытых побережий. Формируется на валунных и глыбовых грунтах при уклоне от незаметного до слабонаклонного на глубинах от 3 до 10 м. Ее фитоценозы распределяются по глубине относительно равномерно ($\alpha=0,17\pm 0,1$, $R^2=0,03$, $p=0,09$). Образует пояса шириной от 100 до 200 м либо пятна площадью 50-100 м² вдоль берегов бухт.

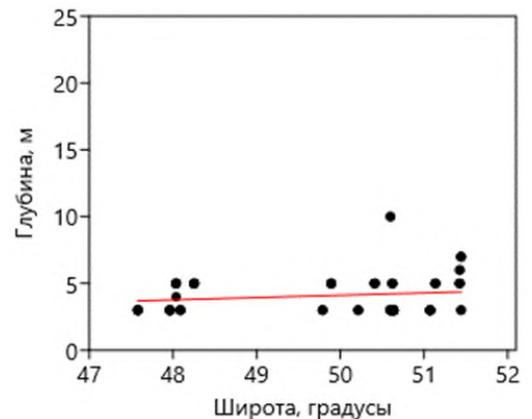


Рисунок 6.1.8 – Физиономический облик ассоциации *Sargassetum pallidae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Высота растительного покрова до 3 м. Выявленная ЧВ – 4 %. Образована преимущественно многолетними растениями. Имеет до 4 ярусов. В ценофлоре ассоциации отмечено не менее 25 видов, в сборах на конкретных фитоценозах находили от 1 до 7, в среднем 4 вида. Кроме ГД, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 5 видов в I ярусе, 1 вид во II, 2 вида в III и группировки КИВ в IV ярусе. Монодоминантными были 45 % фитоценозов ассоциации. Она формирует легко доступные для промыслового освоения поселения.

Таблица 6.1.16 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Sargassum pallidae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Sargassum pallidum</i> ГД	20	0,3	0,9	0,57	0,04	0,58	20	0,50	12	5,21	0,83	4	100
2	<i>Agarum clathratum</i> С1	6(2)	0,1	0,5	0,22	0,07	0,15	1	0,04	4,4	1,56	0,73	1,3	40
3	<i>Phyllospadix iwatensis</i> С1	5(3)	0,1	0,3	0,24	0,06	0,3	5	0,3	4,8	1,72	0,8	1	25
4	<i>Stephanocystis crassipes</i> С1	2(1)	0,05	0,3	0,18	0,13	0,18	3	0,1	3,6	1,33	1,13	0,3	15
5	<i>Chorda asiatica</i> С1	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	2	0,03	4	2,02	2	2	10
6	<i>Sargassum miyabei</i> С1	1(1)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	2	4	4,8	4,4	0,4	4,4	10
7	<i>Saccharina japonica</i>	2	0,05	0,2	0,13	0,08	0,13	2	0,16	1,5	0,83	0,67	0,83	10
8	<i>Saccharina cichorioides</i>	2	0,05	0,05	0,05	-	0,05	4	0,1	0,3	0,18	0,06	0,2	20
9	<i>Desmarestia viridis</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	0,1	1	0,55	0,45	0,55	10
10	<i>Costaria costata</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,001	0,6	0,3	0,3	0,3	10
	I ярус, Σ	20	0,4	1,35	0,81	0,05	0,8	20	0,8	19,6	7,58	1,12	5,75	100
11	<i>Codium fragile</i> Д2	1(1)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	3,9	3,9	3,9	0	3,9	5
12	<i>Odonthalia setacea</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	0,2	0,2	0,2	0	0,2	5
13	<i>Neorhodomela larix</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	5	0,02	0,2	0,09	0,03	0,08	25
14	<i>Odonthalia corymbifera</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	3	0,05	0,3	0,15	0,08	0,1	15
15	<i>Tichocarpus crinitus</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	4	0,2	5,6	1,95	1,25	1	20
16	<i>Ulva fenestrata</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	5
17	<i>Analipus japonicus</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	1	0,08	0,08	0,08	-	0,08	5
18	<i>Ptilota asplenioides</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	3	0,05	0,2	0,1	0,05	0,06	15
19	<i>N. middendorffii</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	3	0,03	0,2	0,14	0,06	0,2	15
	II ярус, Σ	15(3)	0,01	0,5	0,14	0,04	0,1	15	0,04	6,4	1,22	0,47	0,38	75
20	<i>Corallina pilulifera</i> Д3	1(1)	0,5	0,5	0,5	-	0,5	1	1,5	1,5	1,5	0	1,5	5
21	<i>Corallina officinalis</i> Д3	5(4)	0,2	0,8	0,48	0,1	0,5	4	2,8	2,8	2,8	0	2,8	20
	III ярус, Σ	5(3)	0,2	1	0,58	0,14	0,5	3	0,04	2,8	1,45	0,80	1,5	15
22	КИВ Д4	9(7)	0,1	0,6	0,33	0,06	0,30	9	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	45
23	<i>Hildenbrandia rubra</i>	2	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	10
	IV ярус, Σ	9(7)	0,1	0,6	0,36	0,06	0,4	9	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	45
	Σ	20	0,3	1	1	0,11	1,05	20	1,2	19,8	8,72	1,10	8,63	100

Ассоциация *Sargassum miyabeae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.17. Диагностический вид – *Sargassum miyabei*. Количество описаний – 15. Ассоциация (рис. 6.1.9, табл. 6.1.18) региональная, распространена в СЗЯМ от мыса Ича на юге до зал. Чихачева на севере у открытых и полузащищенных побережий на скалистых, валунных, глыбовых и галечных грунтах при уклоне от незаметного до слабонаклонного. Располагается на глубинах от 2 до 7 м относительно равномерно ($\alpha=0,15\pm 0,31$, $R^2=0,004$, $p=0,63$). Высота растительного покрова до 3 м. Выявленная ЧВ – 3 %. Образована преимущественно многолетними растениями. Имеет до 4 ярусов.

Таблица 6.1.17 – Номенклатурный тип асс. *Sargassetum miyabeae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Bossiella compressa</i>	0,1	0,5	3
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Ahnfeltia plicata</i>		0,04	2
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Devaleraea stenogona</i>		0,04	2
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Ptilota filicina</i>	0,8	2,4	2
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Saccharina cichorioides</i>	0,1	0,4	1
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Sargassum miyabei</i>	0,7	7	1
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Ulva fenestrata</i>		0,12	2
02.08.10.	о-ва Дугу-Ду	2	51,25	140,68	3	Валуны	<i>Tichocarpus crinitus</i>		0,12	2

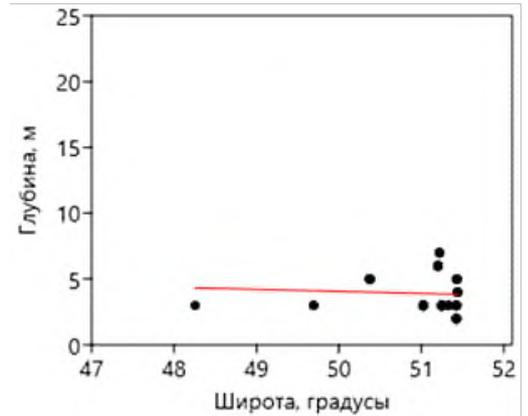


Рисунок 6.1.9 – Физиономический облик ассоциации *Sargassetum miyabeae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

В ценофлоре отмечено не менее 20 видов, в сборах присутствовало от 1 до 12, в среднем 6 видов. Помимо ГД, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 6 видов в I ярусе, в качестве доминантов и субдоминантов нижних ярусов 4 вида во II, 1 вид в III и группировки КИВ в IV ярусах. Монодоминантными были 60 % фитоценозов ассоциации. Часть формируемых ею поселений легко доступно для промыслового освоения.

Таблица 6.1.18 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Sargassum miyabei* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Sargassum miyabei</i> ГД	15	0,3	1	0,62	0,06	0,65	15	1,6	22	7,09	1,65	4	100
2	<i>Saccharina cichorioides</i> C1	9(2)	0,02	0,4	0,14	0,05	0,1	9	0,12	6,4	2,05	0,74	1	60
3	<i>Agarum clathratum</i> C1	2(2)	0,3	0,3	0,3	-	0,3	2	0,8	2,4	1,60	0,8	1,6	13
4	<i>Stephanocystis crassipes</i> C1	1(1)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	4	4	4	-	4	7
5	<i>Desmarestia viridis</i> C1	1(1)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	3,6	3,6	3,6	-	3,6	7
7	<i>Costaria costata</i> C1	1(1)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	2,8	2,8	2,8	-	2,8	7
8	<i>Phyllospadix iwatensis</i> C1	3(1)	0,1	0,3	0,2	0,06	0,2	3	2,5	4	3,17	0,44	3	20
	I ярус, Σ	14	0,5	1	0,77	0,04	0,75	15	1,6	26	9,87	1,83	8	100
9	<i>Tichocarpus crinitus</i> Д2	4(1)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	4	0,12	3	0,91	0,7	0,26	27
10	<i>Ptilota asplenioides</i> Д2	3(2)	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	3	0,16	3,6	1,79	1	1,6	20
11	<i>Ptilota filicina</i> Д2	2(2)	0,6	0,8	0,7	0,1	0,7	2	2,4	3,2	2,80	0,4	2,8	13
12	<i>Codium fragile</i> C2	1(1)	0,4	0,4	0,4	-	0,4	1	4,5	4,5	4,50	-	4,5	7
13	<i>Ulva fenestrata</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	3	0,08	0,12	0,11	0,01	0,12	20
14	<i>Ahnfeltia plicata</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,04	0,08	0,06	0,02	0,06	13
15	<i>Analipus japonicus</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	7
16	<i>Corallina officinalis</i>	1	0,05	0,1	0,05	-	0,05	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	7
17	<i>Neorhodomela larix</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	7
18	<i>Devaleraea stenogona</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,04	0,04	0,04	-	0,04	7
	II ярус, Σ	10(5)	0,01	0,8	0,31	0,12	0,1	10	0,04	8,7	2,03	0,92	0,24	67
19	<i>Bossiaella compressa</i> Д3	4(3)	0,1	1	0,6	0,23	0,65	4	0,5	3	1,85	0,67	1,95	27
	III ярус, Σ	4(3)	0,1	1	0,6	0,23	0,65	4	0,5	3	1,85	0,67	1,95	27
20	КИБ	2(1)	0,2	0,6	0,4	0,2	0,4	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	13
	IV ярус, Σ	2(1)	0,2	0,6	0,4	0,2	0,4	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	13
	Σ	14	0,5	1	1	0,11	1,13	15	1,6	26	11,72	1,94	8,42	100

Ассоциация *Stephanocystetum crassipae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.19. Диагностический вид – *Stephanocystis crassipes*. Количество описаний – 17. Ассоциация (рис. 6.1.10, табл. 6.1.20) региональная, распространена практически по всему району исследований на участках от м. Крестовоздвиженского на юге до зал. Чихачева на севере, как у открытых побережий, так и в полузащищенных местообитаниях (в бухтах Ситуан, Труженик, Фальшивая, Токи и др., в заливах Советская Гавань, Накатова, Чихачева. Формируется на глубинах от 2 до 10 м. К северу глубины ее распространения несколько уменьшаются ($\alpha = -0,52 \pm 0,16$, $R^2 = 0,1$, $p = 0,002$). Распространена на скалистых, глыбовых и валунных, и галечных грунтах при уклоне от незаметного до слабонаклонного. Образует пояса шириной от 100 до 200 м либо пятна площадью 50-100 м² вдоль берегов бухт. Высота растительного покрова до 3 м. Выявленная ЧВ – 3 %. Образована преимущественно многолетними растениями. Имеет до 4 ярусов.

Таблица 6.1.19 – Номенклатурный тип асс. *Stephanocystetum crassipae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

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	1
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Corallina officinalis</i>	0,3	1	3
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Agarum clathratum</i>	0,01	0,05	1
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,6	4	1
15.07.10.	м. Аукан	306	49,89	140,42	3	скала	<i>Saccharina japonica</i>	0,01	0,1	1

Таблица 6.1.20 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Stephanocystetum crassipae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля							УБМ, кг/м ²					П, %
		N	Min	Max	M	SE	Med	N	Min	Max	M	SE	Med	
<u>1</u>	<u><i>Stephanocystis crassipes</i></u> <u>ГД</u>	<u>17</u>	<u>0,3</u>	<u>0,9</u>	<u>0,54</u>	<u>0,05</u>	<u>0,5</u>	<u>17</u>	<u>0,5</u>	<u>9</u>	<u>4,26</u>	<u>0,69</u>	<u>3,6</u>	<u>100</u>
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
	I ярус, Σ	14	0,3	1	0,77	0,06	0,81	17	2	20,8	7,6	1,25	6,8	100
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>Neohypophyllum middendorffii</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,15	0,15	0,15	-	0,15	6
	II ярус, Σ	12(3)	0,01	0,5	0,17	0,05	0,15	12	0,04	4,6	1,07	0,37	0,71	71
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
	III ярус, Σ	7(6)	0,2	0,95	0,45	0,10	0,3	5	0,8	2,85	1,45	0,37	1,1	29
22	КИБ	5(2)	0,02	0,3	0,15	0,06	0,1	5	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	29
	IV ярус, Σ	5(2)	0,02	0,3	0,15	0,06	0,1	5	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	29
	Σ	15	0,3	1	1	0,11	1	17	2	21,8	8,8	1,33	7,4	100

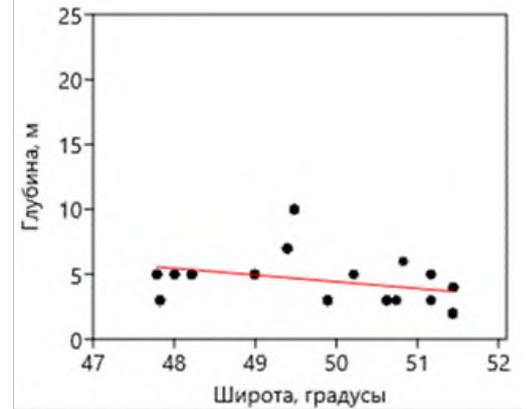


Рисунок 6.1.10 – Физиономический облик ассоциации *Stephanocystetum crassipae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Ценофлора ассоциации насчитывает не менее 22 видов, однако в отдельных описаниях отмечено лишь от 1 до 8, в среднем 4 вида. Помимо ГД, в качестве субдоминантов в отдельных фитоценозах отмечены 4 вида в I ярусе, по 2 вида во II и III и группировки КИВ в IV. При этом 40 % фитоценозов, принадлежащих к данной ассоциации монодоминантны. Такие монодоминантные заросли часто располагаются в кутовых частях полузащищенных бухт, они постепенно редуют по направлению к устьям рек. Во внешних частях бухт растительность ассоциации перемежается с поясами и пятнами ассоциации *Phyllospadetum iwatensae* (см. ниже). Ассоциация *Stephanocystetum crassipae* формирует легко доступные для промыслового освоения поселения.

Ассоциация *Ptilotetum asplenioidae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 1.6.21. Диагностический вид – *Ptilota asplenioides*. Количество описаний – 3. Ассоциация (табл. 6.1.22, рис. 6.1.11) региональная, ее фитоценозы встречены вдоль всего района исследований.

Таблица 1.6 21 – Номенклатурный тип асс. *Ptilotetum asplenioidae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
12.07.10.	б. Сизиман	192	50,78	140,49	10	Валуны	<i>Ptilota asplenioides</i>	0,5	4,4	2
12.07.10.	б. Сизиман	192	50,78	140,49	10	Валуны	КИВ	0,1		4
12.07.10.	б. Сизиман	192	50,78	140,49	10	Валуны	<i>Agarum clathratum</i>	0,2	0,6	1
12.07.10.	б. Сизиман	192	50,78	140,49	10	Валуны	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,05	1,4	1

Формируется у открытых и полузащищенных побережий на валунных грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного. Отмечена на глубинах от 3 до 10 м. Глубинный тренд статистически незначим ($\alpha=1,56\pm 0,06$, $R^2=0,99$, $p<0,0001$). Высота растительного покрова до 0,3 м. Выявленная ЧВ – 1 %. ГД многолетний, прочая растительность представлена однолетними и многолетними видами. Выражено до 2 ярусов. Ценофлора насчитывает не менее 7 видов, в сборах от 1 до 3, в среднем 2 вида. Выраженный растительный покров формируется во II и III яру-

сах. Помимо ГД, в качестве доминанта в III ярусе отмечен 1 вид. Монодоминантными были две из трех (67 %) описанных фитоценозов ассоциации. Фитоценозы ассоциации неперспективны для промышленного освоения.

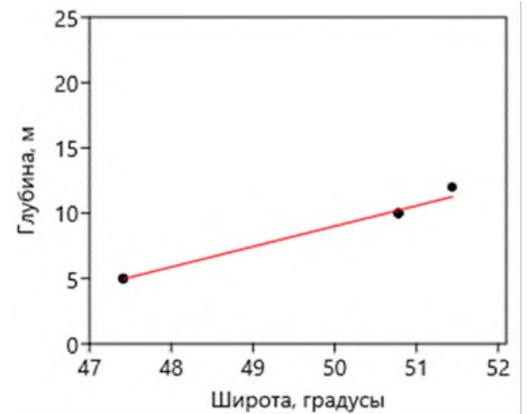


Рисунок 6.1.11 – Физиономический облик ассоциации *Ptilotetum asplenioidae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Таблица 6.1.22 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Ptilotetum asplenioidae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Saccharina japonica</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	2	2	2	-	2	33
2	<i>Agarum clathratum</i>	1	0,2	0,2	0,15	-	0,15	1	0,6	0,6	0,6	-	0,6	33
3	<i>Sargassum pallidum</i>	1	0,1	0,1	0,05	-	0,05	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	33
4	<i>Stephanocystis crassipes</i>	1	0,1	0,1	0,05	-	0,05	1	1,4	1,4	1,4	-	1,4	33
I ярус, Σ		2(2)	0,3	0,3	0,3	-	0,25	2	2	2,2	2,1	0,1	2,1	67
5	<i>Ptilota asplenioides</i> ГД	3	0,4	0,5	0,43	0,03	0,4	3	1,5	4,4	2,5	0,95	1,6	100
II ярус, Σ		3	0,4	0,5	0,43	0,03	0,4	3	1,5	4,4	2,5	0,95	1,6	100
6	<i>Corallina officinalis</i> ДЗ	1(1)	0,4	0,4	0,4	-	0,4	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	33
III ярус, Σ		1(1)	0,4	0,4	0,4	-	0,4	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	33
7	КИВ	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	33
IV ярус, Σ		1(0)	0,1	0,1	0,1	-	0,1	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	33
Σ		3	0,4	1	0,75	0,19	0,8	3	1,5	6,4	3,9	1,42	3,8	100

Ассоциация *Odonthalietum corymbiferae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.22. Диагностический вид – *Odonthalia corymbifera*.

Таблица 1. Номенклатурный тип асс. *Odonthalietum corymbiferae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
04.08.10.	м. Сикта	680	49,74	140,52	4	валуны	<i>Agarum clathratum</i>		0,1	1
04.08.10.	м. Сикта	680	49,74	140,52	4	валуны	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,2	1,5	1
04.08.10.	м. Сикта	680	49,74	140,52	4	валуны	<i>Costaria costata</i>		0,1	1
04.08.10.	м. Сикта	680	49,74	140,52	4	валуны	<i>Odonthalia corymbifera</i>	0,4	2	2
04.08.10.	м. Сикта	680	49,74	140,52	4	валуны	<i>Bossiella compressa</i>	0,7	2,1	3
04.08.10.	м. Сикта	680	49,74	140,52	4	валуны	<i>Saccharina japonica</i>	0,2	3	1
04.08.10.	м. Сикта	680	49,74	140,52	4	валуны	<i>Agarum clathratum</i>		0,1	1

Количество описаний – 5. Ассоциация (рис. 6.1.13, табл. 6.1.23) региональная, ее фитоценозы отмечены в южной части района исследований от м. Туманного до м. Сикта. Формируется у открытых побережий на скальных и валунных при уклоне дна от незаметного до слабо-наклонного. Отмечена на глубинах от 4 до 10 м. Статистически значимый тренд ($\alpha = -2,95 \pm 0,27$, $R^2 = 0,82$, $p < 0,0001$) показывает ее преимущественную приуроченность к глубине 10 м. Высота растительного покрова до 0,3 м. Выявленная ЧВ – 1 %. ГД многолетний, прочая растительность представлена однолетними и многолетними видами.

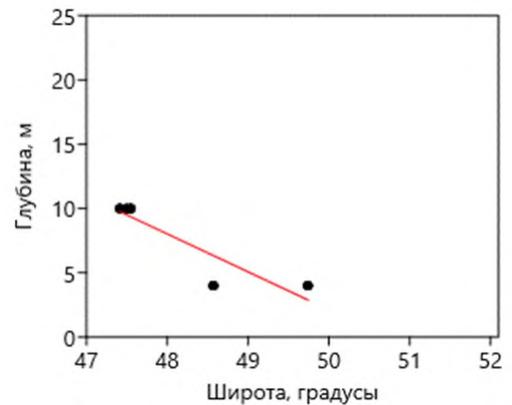


Рисунок 6.1.13 – Физиономический облик ассоциации *Odonthalietum corymbiferae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Таблица 6.1.23 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Odonthalietum corymbiferae* в СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	3	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	3	0,05	0,6	0,27	0,18	0,2	60
2	<i>Saccharina japonica</i>	2	0,2	0,2	0,2	-	0,2	2	0,2	3	1,6	1,4	1,6	40
3	<i>Agarum clathratum</i>	1	0,03	0,03	0,03	-	0,03	2	0,1	0,3	0,2	0,1	0,2	40
4	<i>Costaria costata</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	2	0,1	0,3	0,2	0,1	0,2	40
5	<i>Desmarestia viridis</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	2	0,2	0,4	0,3	0,1	0,3	40
6	<i>Stephanocystis crassipes</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	1,5	1,5	1,5	-	1,5	20
7	<i>Sargassum pallidum</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	5	5	5	-	5	20
	I ярус, Σ	5(1)	0,08	0,4	0,18	0,06	0,1	5	0,6	5,2	2,38	1,05	0,8	100
8	<i>Odonthalia corymbifera</i> ГД	5	0,4	0,6	0,48	0,05	0,4	5	0,3	6	2,16	1	1,5	100
9	<i>Neorhodomela larix</i> С2	3(1)	0,1	0,3	0,17	0,07	0,1	3	0,2	1,2	0,57	0,32	0,3	60
	II ярус, Σ	5	0,4	0,7	0,58	0,07	0,7	5	0,6	7,2	2,5	1,2	1,5	100
10	<i>Bossiella compressa</i> Д3	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	0,6	0,6	0,6	-	0,6	20
11	<i>Corallina officinalis</i> Д3	2(2)	0,3	0,5	0,4	0,1	0,4	2	0,05	1,2	0,6	0,6	0,6	40
	III ярус, Σ	4(3)	0,2	0,7	0,43	0,11	0,4	3	0,6	2,1	1,3	0,44	1,2	60
12	КИВ Д4	3(1)	0,1	0,3	0,23	0,07	0,3	3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	60
	IV ярус, Σ	3(2)	0,1	0,3	0,23	0,07	0,3	3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	60
	Σ	5	0,78	1	1	0,14	1,4	5	1,2	8,8	5,66	1,49	6,7	100

Ценофлора насчитывает не менее 12 видов, в сборах от 4 до 6, в среднем 6 видов. ГД принадлежит ко II ярусу. Выражено до 4 ярусов растительности, при этом отдельные виды до-

минируют в трех нижних. Помимо ГД, в качестве субдоминанта во II ярусе отмечен 1 вид, в III – 2 вид и в IV КИВ. Монодоминантными были 40 % фитоценозов ассоциации. Растительность образует микрогруппировки.

Ассоциация *Bossielletum compressae* Dulenin 2024, номенклатурный тип (holotypus hoc loco) приведен в табл. 6.1.24. Диагностический вид – *Bossiella compressa*. Количество описаний – 21. Ассоциация (рис. 6.1.14, табл. 6.1.15) региональная, ее фитоценозы обнаруживаются почти по всему району исследований (от м. Крестовоздвиженского до зал. Накатова). Формируется у открытых и полузатищенных побережий на скальных, глыбовых, валунных и галечных грунтах при уклоне дна от незаметного до слабонаклонного.

Таблица 6.1.24 – Номенклатурный тип асс. *Bossielletum compressae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
07.08.10.	м. Кекурный	706	48,93	140,36	10	глыбы	<i>Sargassum miyabei</i>	0,01	0,2	1
07.08.10.	м. Кекурный	706	48,93	140,36	10	глыбы	<i>Agarum clathratum</i>	0,1	0,4	1
07.08.10.	м. Кекурный	706	48,93	140,36	10	глыбы	<i>Desmarestia viridis</i>	0,05	0,05	1
07.08.10.	м. Кекурный	706	48,93	140,36	10	глыбы	<i>Saccharina japonica</i>	0,05	0,5	1
07.08.10.	м. Кекурный	706	48,93	140,36	10	глыбы	КИВ	0,3		4
07.08.10.	м. Кекурный	706	48,93	140,36	10	глыбы	<i>Bossiella compressa</i>	0,4	1,2	3

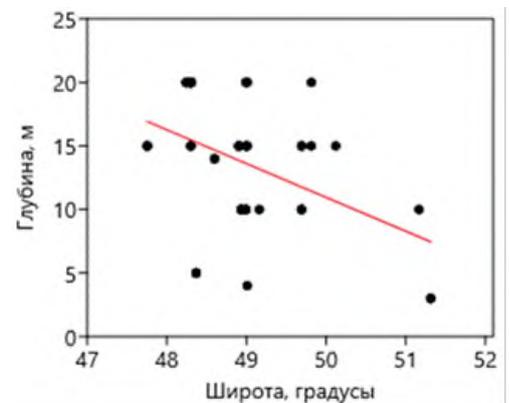


Рис. 6.1.14 – Физиономический облик ассоциации *Bossielletum compressae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Выявленная ЧВ – 4 %. Отмечена в наиболее широком из всех описанных ассоциаций диапазоне глубин: от 3 до 20 м. Весьма вероятно, что в дальнейшем фитоценозы ассоциации могут быть обнаружены и на больших глубинах. Глубины расположения фитоценозов ассоциации статистически значимо ($\alpha = -2,66 \pm 0,56$, $R^2 = 0,17$, $p < 0,0001$) уменьшаются к северу. Высота растительного покрова до 0,05 м. ГД многолетний, прочая растительность представлена однолетними и многолетними видами. Ценофлора насчитывает не менее 22 видов, в сборах от 2 до 10, в среднем 5 видов. ГД принадлежит ко III ярусу. Выражено до 4 ярусов растительности, при этом отдельные виды доминируют в двух нижних. Помимо ГД, в качестве субдоминанта во II

ярус отмечен 1 вид, в качестве доминантов в III ярус – 2 вида и в IV КИВ. Монодоминантными были 62 % фитоценозов ассоциации. ГД, распределяется диффузно, образует микрогруппировки либо обширные пятна. Фитоценозы ассоциации неперспективны для промышленного освоения.

Таблица 6.1.25 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Bossiellatum compressae* СЗЯМ

№	Вид	III, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Agarum clathratum</i>	6	0,05	0,2	0,13	0,03	0,1	6	0,2	1,04	0,52	0,14	0,45	42
2	<i>Saccharina japonica</i>	4	0,01	0,1	0,05	0,02	0,05	4	0,1	0,5	0,3	0,09	0,3	23
3	<i>Desmarestia viridis</i>	3	0,05	0,1	0,07	0,02	0,05	3	0,1	0,2	0,12	0,04	0,1	23
4	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	2	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	2	0,4	0,5	0,45	0,05	0,45	23
5	<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	2	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	1	0,6	0,6	0,6	-	0,6	12
6	<i>Alaria</i> sp.	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	12
7	<i>Costaria costata</i>	1	0,01	0,01	0,01	-	0,01	1	0,1	0,05	0,05	-	0,05	8
8	<i>Saccharina angustata</i>	1	0,15	0,15	0,15	-	0,15	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	8
9	<i>Saccharina cichorioides</i>	1	0,15	0,15	0,15	-	0,15	1	0,96	0,96	0,96	-	0,96	8
	I ярус, Σ	15(4)	0,01	0,46	0,18	0,04	0,13	15	0,1	2,95	0,77	0,23	0,5	4
10	<i>Neorhodomela larix</i>	3	0,03	0,2	0,14	0,06	0,2	5	0,02	0,7	0,20	0,13	0,05	4
11	<i>Congregatocarpus kurilensis</i>	2	0,1	0,1	0,1	-	0,1	3	0,05	0,2	0,12	0,04	0,1	65
12	<i>Odonthalia corymbifera</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	3	0,01	0,1	0,05	0,03	0,05	19
13	<i>Ptilota filicina</i>	3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	3	0,05	1	0,6	0,4	0,4	15
14	<i>Turnerella mertensiana</i>	3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	3	0,05	0,1	0,07	0,02	0,05	12
15	<i>Callophyllis rhynchocarpa</i>	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,01	0,05	0,03	0,02	0,03	8
16	<i>Neohyrophyllum middendorffii</i>	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	8
17	<i>Odonthalia setacea</i>	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,02	0,05	0,04	0,02	0,04	8
18	<i>Ulva fenestrata</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	1	0,30	0,3	0,3	1	0,3	8
19	<i>Ptilota asplenioides</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,03	0,03	0,03	1	0,03	8
	II ярус, Σ	16(5)	0,03	0,7	0,25	0,06	0,2	16	0,01	4,83	0,76	0,30	0,28	8
20	<i>Bossiella compressa</i> ГД	21	0,3	0,9	0,44	0,04	0,3	21	0,8	2,7	1,32	0,13	0,9	8
	III ярус, Σ	21	0,3	0,9	0,43	0,04	0,3	21	0,8	2,7	1,29	0,13	0,9	4
21	КИВ Д4	18(8)	0,01	0,6	0,20	0,04	0,13	18	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	4
22	<i>Ralfsia fungiformis c4</i>	3(1)	0,05	0,3	0,15	0,08	0,1	3	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	4
	IV ярус, Σ	21(9)	0,01	0,8	0,25	0,04	0,2	21	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	4
	Σ	21	0,36	1	0,82	0,08	0,8	21	0,9	8,67	2,14	0,37	1,65	4

Сообщества КИВ (рис. 6.1.15, табл. 6.1.26) обнаруживаются почти по всему району исследований (от бухты Нельма до бухты То). В настоящее время отсутствуют материалы для выделения отдельных ассоциаций в пределах этих сообществ. Они формируются у открытых и полузатищенных побережий на скальных, глыбовых, валунных и галечных грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного. Выявленная ЧВ – 5 %. Как и предыдущая ассоциация, эти сообщества отмечены в наиболее широком диапазоне глубин: от 3 до 22 м. Очевидно, они распро-

странены и на больших глубинах. Глубина их расположения статистически значимо ($\alpha=3\pm 0,5$, $R^2=0,22$, $p<0,0001$) уменьшается к северу.

Таблица 6.1.26 – Качественные и количественные характеристики группы фитоценозов КИВ в СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Agarum clathratum</i>	11	0,01	0,2	0,10	0,02	0,1	11	0,05	1	0,21	0,09	0,10	42
2	<i>Desmarestia viridis</i>	6	0,01	0,1	0,05	0,02	0,03	3	0,03	0,3	0,13	0,09	0,05	23
3	<i>Saccharina japonica</i>	6	0,01	0,2	0,09	0,04	0,07	6	0,10	3	1,01	0,45	0,65	23
4	<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	4	0,01	0,2	0,09	0,04	0,08	6	0,05	0,3	0,14	0,04	0,13	23
5	<i>Costaria costata</i>	3	0,01	0,05	0,02	0,01	0,01	2	0,4	0,4	0,4	-	0,4	12
6	<i>Stephanocystis crassipes</i>	3	0,01	0,2	0,09	0,06	0,05	3	0,4	2	1,47	0,53	2	12
7	<i>Saccharina angustata</i>	2	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	2	0,05	0,5	0,28	0,23	0,28	8
8	<i>Alaria sp.</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	2	0,01	1,6	0,81	0,79	0,81	8
9	<i>Sargassum pallidum</i>	1	0,2	0,2	0,2	-	0,2	2	0,1	0,8	0,45	0,35	0,45	8
10	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	1	1,6	1,6	1,6	-	1,6	4
11	<i>Saccharina cichorioides</i>	1	0,02	0,02	0,02	-	0,02	1	0,3	0,3	0,3	-	0,3	4
	I ярус, Σ	17(4)	0,01	0,9	0,18	0,06	0,1	17	0,05	5,61	1,14	0,38	0,45	65
12	<i>Neorhodomela larix</i>	5	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	5	0	1	0,36	0,19	0,2	19
13	<i>Odonthalia corymbifera</i>	4	0,05	0,05	0,05	-	0,05	4	0,02	0,2	0,1	0,04	0,09	15
19	<i>Ptilota filicina</i>	3	0,2	0,2	0,2	-	0,2	3	0,03	0,5	0,31	0,14	0,4	12
14	<i>Ulva fenestrata</i>	2	0,05	0,05	0,05	-	0,05	2	0,05	0,12	0,09	0,04	0,09	8
15	<i>Callophyllis rynchocarpa</i>	2	0,02	0,02	0,02	-	0,02	2	0,05	0,05	0,05	-	0,05	8
16	<i>Chondrus pinnulatus</i>	2	0,05	0,05	0,05	-	0,05	2	0,05	0,5	0,28	0,23	0,28	8
17	<i>Ptilota asplenioides</i>	2	0,05	0,05	0,05	-	0,05	2	0,2	0,2	0,2	-	0,2	8
18	<i>Tichocarpus crinitus</i>	2	0,01	0,01	0,01	-	0,01	2	0,01	0,1	0,06	0,05	0,06	8
19	<i>Odonthalia setacea</i>	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,001	0,02	0,01	0,01	0,01	8
20	<i>Sparlingia pertusa</i>	2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,02	0,05	0,04	0,02	0,04	8
21	<i>Mazzaella parksii</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	1	0,02	0,02	0,02	-	0,02	4
22	<i>Ahnfeltia plicata</i>	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	4
23	<i>Neohypophyllum middendorffii</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	4
24	<i>Devaleraea stenogona</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	4
25	<i>Turnerella mertensiana</i>	1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	1	0,05	0,05	0,05	-	0,05	4
	II ярус, Σ	15(2)	0,02	0,4	0,10	0,05	0,05	15	0,001	1,1	0,35	0,10	0,15	58
26	<i>Bossiella compressa</i>	11	0,01	0,2	0,11	0,02	0,1	11	0,03	0,6	0,33	0,06	0,30	42
27	<i>Corallina officinalis</i>	3	0,1	0,2	0,13	0,03	0,10	2	0,05	0,1	0,08	0,03	0,08	12
	III ярус, Σ	14(0)	0,01	0,2	0,12	0,02	0,1	13	0,03	0,6	0,34	0,05	0,3	54
28	КИВ ГД	26	0,3	1	0,53	0,04	0,5	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	100
29	<i>Hildenbrandia rubra</i>	3	0,03	0,1	0,08	0,02	0,10	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	23
30	<i>Ralfsia fungiformis</i>	1	0,1	0,1	0,1	-	0,1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	4
	IV ярус, Σ	26	0,3	1	0,53	0,04	0,55	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	100
	Σ	26	0,3	1	0,75	0,06	0,68	22	0,10	6,01	1,32	0,33	0,55	85

Высота растительного покрова ГД порядка нескольких миллиметров. ГД многолетние, прочая растительность представлена однолетними и многолетними видами. Ценофлора насчитывает не менее 30 видов, при отдельных описаниях отмечается от 2 до 10, в среднем 5 видов.

ГД принадлежит к IV ярусу. Растительный покров был развит в пределах до 3 ярусов растительности, при этом ни один из видов, кроме группировок КИВ не преодолевает порога доминирования. Все фитоценозы были монодоминантными. ГД образует микрогруппировки и пятна. Фитоценозы неперспективны для промыслового освоения.

Ассоциация *Phyllospadicetum iwatensis* den Hartog, 1977 in den Hartog, 2016 была выделена у берегов Хоккайдо и Китая в литоральных ваннах и у нуля глубин (den Hartog, 2016). Эти экологические условия существенно отличаются от наших, где фитоценозы ассоциации формируются как правило на глубинах от 2 до 5, местами до 10 м. Тем не менее, автор воздерживается от описания новой ассоциации.

Таблица 6.1.27 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Phyllospadatum iwatensis* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Phyllospadix iwatensis</i> ГД	31	0,3	0,9	0,50	0,03	0,45	31	0,2	11,4	4,45	0,49	4,0	100
2	<i>Stephanocystis crassipes</i> C1	13(2)	0,05	0,3	0,18	0,02	0,2	13	0,1	2	1,18	0,19	1,5	42
3	<i>Saccharina japonica</i> C1	11(2)	0,05	0,3	0,17	0,02	0,16	11	0,1	3	1,23	0,31	1	35
4	<i>Alaria</i> sp. C1	4(1)	0,03	0,4	0,16	0,08	0,11	5	0,1	2,3	0,7	0,41	0,3	16
5	<i>Sargassum pallidum</i> C1	4(1)	0,1	0,4	0,23	0,06	0,22	4	0,8	14	6,6	2,75	5,8	13
6	<i>Sargassum miyabei</i> C1	4(1)	0,1	0,3	0,17	0,05	0,13	4	2	4	3	0,41	3	13
7	<i>Agarum clathratum</i>	4	0,05	0,2	0,10	0,04	0,08	7	0,05	1,6	0,67	0,2	0,67	23
8	<i>Costaria costata</i>	3	0,05	0,2	0,13	0,04	0,13	4	0,05	2	0,95	0,4	0,88	13
9	<i>Desmarestia viridis</i>	3	0,05	0,1	0,08	0,01	0,08	3	0,1	0,2	0,15	0,03	0,15	10
10	<i>Saccharina cichorioides</i>	2	0,1	0,1	0,1	-	0,1	5	0,01	12,4	3,36	2,34	1	16
11	<i>Chorda asiatica</i>	2	0,05	0,05	0,05	-	0,05	2	0,20	0,2	0,2	-	0,2	6
	I ярус, Σ	31(31)	0,3	1,1	0,73	0,04	0,75	31	1,5	20,4	7,10	0,71	6,6	100
12	<i>Tichocarpus crinitus</i> Д2	3(1)	0,05	0,3	0,18	0,07	0,18	5	0,03	0,4	0,16	0,06	0,12	16
13	<i>Odonthalia corymbifera</i>	4	0,1	0,15	0,12	0,01	0,11	5	0,2	0,5	0,35	0,05	0,35	16
14	<i>Ulva fenestrata</i>	3	0,05	0,2	0,13	0,04	0,13	4	0,3	0,8	0,63	0,12	0,72	13
15	<i>Ptilota asplenioides</i>	3	0,05	0,1	0,08	0,01	0,08	3	0,2	2,4	1,3	0,64	1,3	10
16	<i>Neorhodomela larix</i>	2	0,1	0,1	0,1	-	0,1	2	0,3	0,3	0,3	-	0,3	6
17	<i>Codium fragile</i>	2	0,02	0,02	0,02	-	0,02	3	0,3	1	0,65	0,2	0,65	10
18	<i>Chordaria flagelliformis</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,2	0,2	0,2	-	0,2	6
19	<i>Laurencia nipponica</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,03	0,03	0,03	-	0,03	6
20	<i>Mazzaella parksii</i>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	2	0,02	0,02	0,02	-	0,02	6
	II ярус, Σ	15(3)	0,05	0,32	0,14	0,02	0,1	16	0,2	3,2	0,76	0,18	0,5	52
21	<i>Bossiella compressa</i> Д3	3(2)	0,3	0,5	0,4	0,07	0,4	3	0,9	1,5	1,2	0,17	1,2	23
22	<i>Corallina officinalis</i> Д3	4(1)	0,15	0,3	0,22	0,03	0,21	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	13
23	<i>Corallina pilulifera</i> Д3	3(1)	0,1	0,5	0,30	0,12	0,30	2	0,3	1,5	0,9	0,35	0,9	10
	III ярус, Σ	10(8)	0,1	0,9	0,47	0,08	0,5	8	0,3	2,7	1,5	0,26	1,5	32
24	КИВ	11(3)	0,05	0,3	0,15	0,03	0,10	11	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	35
	IV ярус, Σ	11(3)	0,05	0,3	0,15	0,03	0,1	11	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	35
	Σ	31	0,3	1	1	0,08	1	31	1,80	20,7	7,91	0,73	7,42	100

Здесь приведены характеристики ассоциации в СЗЯМ. Диагностический вид – *Phyllospadix iwatensis*. Количество описаний – 21. Ассоциация (табл. 6.1.16, рис. 6.1.27) регио-

нальная, образована многолетней морской травой. Ее фитоценозы распространены практически по всему району исследований (от бухты Нельма до зал. Чихачева). Формируется у открытых и полузащищенных побережий на скальных, глыбовых и валунных грунтах при уклоне дна от незаметного до слабонаклонного. Выявленная ЧВ – 6 %. Ассоциация отмечена в диапазоне глубин от 0,5 м до 10 м, гидрботанические описания выполнены в диапазоне 2-10 м. Ее фитоценозы распределяются по глубине относительно равномерно ($\alpha = -0,11 \pm 0,12$, $R^2 = 0,07$, $p = 0,35$). Высота растительного покрова ГД – до 1 м. ГД многолетний, прочая растительность представлена однолетними и многолетними видами.

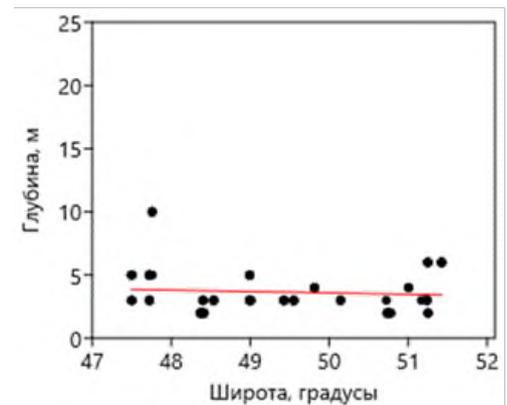


Рис. 6.1.16 – Физиономический облик ассоциации *Phyllospadicetum iwatensis* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Ценофлора насчитывает не менее 24 видов, в сборах отмечалось от 1 до 8, в среднем 4 вида. ГД принадлежит к I ярусу. Растительный покров был развит в пределах всех четырех ярусов растительности. В качестве субдоминантов I яруса выступали 5 видов, во II ярусе отмечено доминирование 1 вида, в III ярусе – 3 видов и в IV ярусе КИВ. Монодоминантными были 65 % фитоценозов ассоциации. В смешанных зарослях клоновые дернины филлоспадикса перемежаются с микрогруппировками прочей растительности. ГД образует поля на обширных валунных мелководьях во внешних частях бухт, пояса и пятна вдоль открытых прибойных побережий. Обширные поселения филлоспадикса в СЗЯМ отмечали и ранее (Гайл, 1934; Кардакова, Кизеветтер, 1953; Суховеева, 1969). Фитоценозы ассоциации могут быть перспективными для промыслового освоения.

Ассоциация *Zosteretum asiaticae* Ohba et Miyata 2007 in den Hartog 2016 была описана у берегов Японии. Ассоциация региональная, образована многолетней морской травой (рис. 6.1.17, табл. 6.1.17). В СЗЯМ выполнено 30 описаний. Как и в случае с филлоспадиксом, ее фитоценозы распространены практически по всему району исследований (от бухты Незаметная на юге до зал. Чихачева на севере). Формируется у открытых, полузащищенных и хорошо защищенных побережий, как правило с незаметным, иногда со слабонаклонным уклоном дна. У от-

крытых побережий селится на песках, как правило, ниже глыбово-валунных свалов с расположенным на них водорослевым поясом. Занимает центральные части полузащищенных бухт с песчаными грунтами. В защищенных бухтах формируется на сильно заиленных грунтах. Выявленная ЧВ – 6 %. Отмечена от сублиторальной каймы (0 глубин) до 15 м. Распределение по глубине относительно равномерно ($\alpha=-0,33\pm 0,6$, $R^2=0,01$, $p=0,59$). Высота растительного покрова до 2 м.

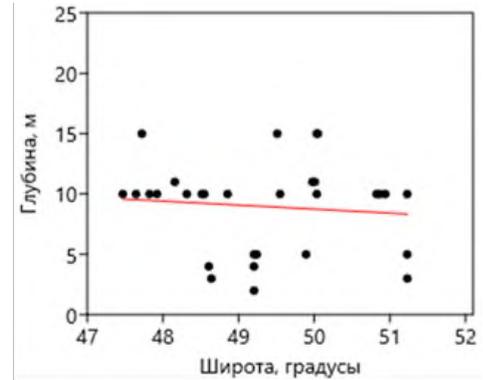


Рисунок 6.1.17 – Физиономический облик ассоциации *Zosteretum asiaticae* (слева) и ее распространение в СЗЯМ (справа)

Таблица 6.1.28 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Zosteretum asiaticae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Zostera asiatica</i> ГД	30(30)	0,4	1	0,67	0,04	0,65	30	0,2	6	2,5	0,23	2,45	100

Ассоциация формируется многолетними растениями I яруса. В связи с отсутствием субстратов для прикрепления водорослей, сопутствующие виды в пределах ассоциации практически отсутствуют. Все фитоценозы zostеры азиатской монодоминантны. Зостера распределяется диффузно либо пятнами. В бухтах образует поля до 1 км в поперечнике, у открытых берегов – пояса шириной от десятков до первых сотен метров и протяженностью от 1-2 до 10-12 км. На мелководьях (менее 4 м) кутовых частей закрытых бухт zostера азиатская замещается фитоценозами ассоциации zostеры морской.

Ассоциация *Zosteretum marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953 локальная, как и предыдущая образовано многолетней морской травой (рис. 6.1.18, табл. 6.1.18). Формируется на песчаных, песчано-илистых и илистых грунтах на мелководьях (от 0 до 3-4 м) кутовых частей хорошо защищенных бухт второго порядка в заливах Чихачева и Советская Гавань, а также в бухте Фальшивая. По глубине распределяется равномерно. Высота растительного покрова около 0,6 м. Распространена на участках с незаметным или слабонаклонным уклоном дна. Образована растительностью I яруса. Все фитоценозы ассоциации монодоминантны. Выявленная ЧВ – 3 %. Образует поля и пояса. В приустьевых участках рек характерны переходы от плотных зарослей

к разреженным поселениям и отдельным пятнам несмотря на то, что zostера устойчива к понижению солености и выносит распреснение до 9 ‰ (Паймеева, 1984).



Рисунок 6.1.18 – Физиономический облик ассоциации *Zosteretum marinae*

Таблица 6.1.29 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Zosteretum marinae* СЗЯМ

№	Вид	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Zostera marina</i> ГД	15	0,4	1	0,73	0,06	0,7	15	1	3	2,23	0,18	2	100

Общая характеристика ассоциаций сублиторальной растительности СЗЯМ. Описано 16 ассоциаций и одна группа фитоценозов сублиторальных донных макрофитов (табл. 6.1.30). Впервые выполнена их синтаксономическая классификация (Дуленин, 2021). Ассоциации СЗЯМ отнесены к четырем классам, семи порядкам и тринадцати союзам. В настоящей работе выделенные синтаксоны включены в общий продромус сублиторальной растительности Дальнего Востока и рассмотрены ниже, в главе 8. Очевидно, что сведения о составе и структуре ассоциаций будут дополняться по результатам дальнейших исследований. До настоящего времени попытки синтаксономической классификации растительности в Японском море принимались только К.М. Петровым (Петров, 2004; Петров, Поздеев, 2004), выделившим формации в сублиторали южного Сахалина.

Ряд ассоциаций (например, *Sargassetum miyabeae*, *Zosteretum asiaticae* и др.) распространены в районе исследований повсеместно, другие – лишь на нескольких ограниченных акваториях (*Zosteretum marinae*) или вдоль небольшого участка побережья (*Ulvetum fenestratae*). Они формируются на глубинах от 1 до 22 м, при этом одни могут встречаться практически по всему диапазону глубин формирования выраженного растительного покрова (*Saccharinetum japonicae*), другие – лишь в узком диапазоне (*Costarietum costatae*, *Zosteretum marinae*). Видовое богатство ценофлор ассоциаций (не считая эпифитов) изменялось в широких пределах – от 1 вида для *Zosteretum asiaticae* до 31 вида для сообществ КИВ, при этом видовое богатство

на отдельных станциях было довольно низким, не более 12 видов. ЧВ отдельных ассоциаций в пределах пояса сублиторальной растительности изменялась от 1 % (*Ulvetum fenestratae*, *Kjellmaniellum crassifoliae* до 9-15 % (*Saccharinetum japonicae* и *Agaretum clathratae*, соответственно).

Таблица 6.1.30 – Характеристики ассоциаций сублиторали СЗЯМ

№	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. Крестовоздвиженский - зал. Чихачева	47,79- 51,44	2- 10	22, 4(1-8)	3
11	<i>Bossiellum compressae</i> Dulenin, 2024	<i>Bossiella compressa</i>	2	м. Крестовоздвиженский - зал. Накатова	47,75- 51,31	3- 20	22, 5(2-10)	4
12	Группа сообществ КИВ	КИВ	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 corymbifera</i>	3	м. Туманный - м. Сикта	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 asiaticae</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

Примечания: № - порядковый номер, Я – максимальное число ярусов, Ш – диапазон широт распространения, градусы, Г – диапазон глубин распространения, м, N – число видов ценофлоры, Σ, m(min–max).

Суммарная ЧВ выделенных растительных ассоциаций – 68 %. Это означает, что растительный покров СЗЯМ преимущественно формируется фитоценозами ассоциаций, опознаваемых по единственному ГД. Остальные 32 % составили разреженные поселения и участки растительности с выраженным доминированием отдельных видов, на которые пришлось по 1-2 гидрботанических описания, не отнесенные ни к одной из ассоциаций, либо участки, на которых ни один из видов не преодолел порогов доминирования.

6.2. Ассоциации сублиторальной растительности СЗОМ

На следующем этапе исследований была поставлена задача применить выработанный подход к описанию ассоциаций растительности СЗОМ. Поскольку альгологические сборы во время икорных съемок характеризуются значительной неполнотой в силу того, что съемки проводятся в условиях обмеления и высокой мутности, необходимо было выяснить принципиальную возможность описания и классификации растительности на имеющихся материалах. В результате были выделены описанные ниже ассоциации.

Аналогично результатам, полученным для северной части Японского моря, установлено, что состав ассоциаций СЗОМ сходен с таковым в других районах северной части Охотского моря (побережья Магаданской области и западной Камчатки) не менее, чем на 70 %, а с составом ассоциаций Шантарских островов – на 58 % (Глава 7) при общем сходстве условий обитания макрофитов (Глава 2). Это означает, что при необходимых допущениях полученные результаты можно использовать для характеристики ценотической структуры растительности всей северной части Охотского моря.

Ассоциация *Saccharinetum latissimae* Dulenin 2023; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) – табл. 6.2.1. Диагностический вид – *Saccharina latissima*. Количество описаний – 51.

Таблица 6.2.1 – Номенклатурный тип асс. *Saccharinetum latissimae*. Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
07.06.20	Ейринойская губа	467	59,326	145,906	5	валуны	<i>Saccharina latissima</i>	0,4	1,724	1
07.06.20	Ейринойская губа	467	59,326	145,906	5	валуны	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,3	1,048	1
07.06.20	Ейринойская губа	467	59,326	145,906	5	валуны	Rhodophyta	0,2	0,943	2

Ассоциация (табл. 6.2.2, рис. 6.2.1) региональная, в СЗОМ отмечена повсеместно. Формируется на твердых грунтах (от галечных до скалистых) у открытых и полузащищенных побережий при уклоне от незаметного до крутого на глубинах от 2 до 9 м. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине статистически незначим ($\alpha=0,12\pm 0,14$,

$R^2=0,08$, $p=0,39$), т.е. на разных участках своего формирования ассоциация распределяется по глубине относительно равномерно. Монодоминантными были 64 % фитоценозов. Выявленная ЧВ ассоциации – 18 %, что значительно превышает ЧВ любых ассоциаций пор. *Laminaretalia* из соседней СЗЯМ (Дуленин, 2021).

Высота растительного покрова до 2 м. Ассоциация образована преимущественно многолетними растениями. Выделено 2 яруса растительности. Виды, отмеченные в обоих ярусах, выступают в роли доминантов и субдоминантов в других ассоциациях. Исключительно в роли сопутствующего вида учтена *Ulva fenestrata*. В ценофлоре отмечено 6 видов против 12-30 видов в ассоциациях порядка *Laminaretalia* из СЗЯМ, описанных ранее (Дуленин, 2021). В сборах встречалось от 1 до 3, в среднем 1,9 вида на каждой станции. Субдоминантами были 3 вида в I ярусе, доминантами II яруса – красные водоросли. Сахарина широкая в пределах таких фитоценозов пригодна для промышленного освоения.

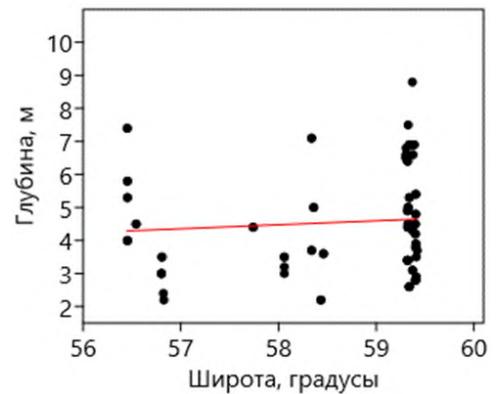


Рисунок 6.2.1 – Физиономический облик ассоциации *Saccharinetum latissima* с отложенной на водорослях икрой сельди (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Таблица 6.2.2 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Saccharinetum latissima* в СЗОМ

№	Макрофиты	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Saccharina latissima</i> ГД	51	0,3	0,8	0,4	0,02	0,4	51	0,27	7,08	3,07	0,19	3,26	100
2	<i>Alaria esculenta</i> CI	11(8)	0,1	0,4	0,27	0,03	0,3	11	0,43	3,41	1,78	0,35	1,80	21
3	<i>Stephanocystis crassipes</i> CI	8(4)	0,1	0,4	0,25	0,03	0,25	8	0,66	3,77	1,70	0,37	1,41	15
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> CI	6(3)	0,01	0,3	0,19	0,05	0,2	6	0,12	2,18	0,96	0,30	0,86	11
	I ярус, Σ	51	0,05	1	0,53	0,03	0,6	53	0,27	7,36	3,81	0,25	3,74	100
5	Rhodophyta Д2	20(5)	0,05	0,3	0,19	0,02	0,2	20	0,11	2,43	0,91	0,12	0,95	38
6	<i>Ulva fenestrata</i>	1	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	1	0,10	0,10	0,10	0,00	0,10	2
	II ярус, Σ	20(5)	0,05	0,3	0,19	0,02	0,2	20	0,11	2,43	0,91	0,12	0,95	38
	Σ	51	0,3	1	0,62	0,02	0,6	51	0,27	8,41	4,15	0,26	4,25	100

Ассоциация *Pseudolessonietum laminarioidae* Dulenin 2023; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) – табл. 6.2.3. Диагностический вид – *Pseudolessonia laminarioides*. Количество описаний – 20. Ассоциация региональная, отмечена повсеместно в районе исследования (рис. 6.2.3, табл. 6.2.4). Формируется на твердых (валунных, скальных) грунтах преимущественно у полузащищенных побережий при уклоне дна от незаметного до слабого на глубинах от 3 до 6 м. В районе исследования ассоциация распределяется по глубине относительно равномерно ($\alpha=-0,41\pm 0,2$, $R^2=0,01$, $p=0,5$). Выявленная ЧВ ассоциации – 6 %. Это наименьшая ЧВ среди прочих ассоциаций макроводорослей района, т.е. *Pseudolessonia laminarioides* в СЗОМ образует ассоциации реже других доминантов. Монодоминантными были 25 % фитоценозов.

Таблица 6.2.3 – Номенклатурный тип асс. *Pseudolessonietum laminarioidae*. Фрагмент базы данных с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБ М	Я
02.06.2020	близ р. Унчэ	271	58,059	140,609	5	скала	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,4	1,97 8	1
02.06.2020	близ р. Унчэ	271	58,059	140,609	5	скала	<i>Saccharina latissima</i>	0,1	1,22 7	1
02.06.2020	близ р. Унчэ	271	58,059	140,609	5	скала	<i>Alaria esculenta</i>	0,1	0,62 9	1
02.06.2020	близ р. Унчэ	271	58,059	140,609	5	скала	<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,1	0,47 0	1
02.06.2020	близ р. Унчэ	271	58,059	140,609	5	скала	Rhodophyta	0,1	0,74 3	2

Высота растительного покрова до 1,5 м. Ассоциация образована однолетним ГД и многолетними субдоминантами (табл. 6.2.4). В ценофлоре отмечено не менее 5 видов. В сборах присутствовало 1-4, в среднем 2,3 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса – красные водоросли.

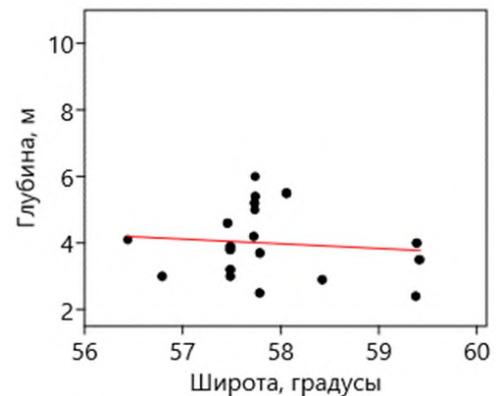


Рисунок 6.2.3 – Физиономический облик ассоциации *Pseudolessonietum laminarioidae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Таблица 6.2.4 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Pseudolessonietum laminarioidae* в СЗОМ

№	Макрофиты	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> ГД	20	0,3	0,7	0,35	0,02	0,3	20	1,57	5,17	3,08	0,21	2,96	100
2	<i>Alaria esculenta</i> CI	8(1)	0,01	0,3	0,15	0,03	0,15	8	0,23	3,04	1,38	0,32	1,23	40
3	<i>Saccharina latissima</i> CI	7(1)	0,01	0,3	0,13	0,04	0,1	7	0,25	3,42	1,63	0,44	1,41	35
4	<i>Stephanocystis crassipes</i> CI	2(1)	0,1	0,3	0,20	0,10	0,2	2	0,47	1,88	1,17	0,70	1,17	10
	I ярус, Σ	20	0,2	0,8	0,48	0,04	0,45	20	2,01	6,78	4,31	0,32	4,21	100
5	Rhodophyta Д2	8(3)	0,1	0,4	0,21	0,04	0,2	8	0,74	1,81	1,17	0,14	1,08	40
	II ярус, Σ	8(3)	0,1	0,4	0,21	0,04	0,2	8	0,74	1,81	1,17	0,14	1,08	40
	Σ	20	0,2	0,81	0,56	0,04	0,55	20	2,01	7,68	4,78	0,34	4,98	100

Ассоциация *Alarietum esculentae* Dulenin 2023; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) – табл. 6.2.5. Диагностический вид – *Alaria esculenta*. Количество описаний – 90. Ассоциация (рис. 6.2.4, табл. 6.2.6) региональная, распространена в СЗОМ повсеместно. Формируется на твердых грунтах преимущественно у открытых прибойных побережий при уклоне дна от незаметного до крутого. Отмечена на глубинах от 2 до 11 м, т.е. ее расположение почти полностью охватывает глубины формирования пояса растительности СЗОМ. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине (рис. 6.2.6, справа) близок к статистически значимому ($\alpha=0,27\pm 0,14$, $R^2=0,02$, $p=0,052$) и показывает некоторый рост глубин ее расположения с юга на север. Монодоминантными были 19 % фитоценозов. Выявленная ЧВ ассоциации – 29 %, наибольшая среди ассоциаций района. Таким образом, для ее ГД в условиях СЗОМ имеются условия, обеспечивающие наивысший среди макрофитов района успех в борьбе за субстрат, а АЗ занимают почти треть площади растительного покрова района.

Высота растительного покрова до 3 м. Ассоциация образована преимущественно многолетними растениями (табл. 6.2.6). Выделено 2 яруса растительности. Виды обоих ярусов выступают в роли доминантов и субдоминантов. Исключительно сопутствующих видов не выявлено. В ценофлоре отмечено 5 видов. В сборах отмечали от 1 до 3, в среднем 1,8 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса – красные водоросли.

Таблица 6.2.5 – Номенклатурный тип асс. *Alarietum esculentae*. Фрагмент базы данных с первичным описанием

Дата	Участок	№	Ш	Д	Г	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Я
31.05.2020	зал. Феодота	130	57,09 3	138,918	4,1	ГЛЫ- БЫ	<i>Alaria esculenta</i>	0,5	3,22 8	1
31.05.2020	зал. Феодота	130	57,09 3	138,918	4,1	ГЛЫ- БЫ	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,0 1	0,39 4	1
31.05.2020	зал. Феодота	130	57,09 3	138,918	4,1	ГЛЫ- БЫ	<i>Saccharina latissima</i>	0,0 1	0,24 2	1
31.05.2020	зал. Феодота	130	57,09 3	138,918	4,1	ГЛЫ- БЫ	Rhodophyta	0,0 1	2,56 4	2

Результаты молекулярно-генетического анализа собранных автором образцов *Alaria* из района исследования, выполненного А.В. Скрипцовой (ННЦБМ) показали, что они являются представителями *Alaria esculenta*. Н.Г. Ключкова с соавторами (2009а) считает внутривидовую систематику рода *Alaria* весьма запутанной, А.В. Климова (2018) констатирует чрезвычайную морфологическую изменчивость его представителей, а И.С. Гусарова (2023, устное сообщение) говорит о сильном перекрытии морфологических признаков у экземпляров, отнесенных к разным видам. Поэтому если видовая принадлежность ГД надежно установлена, сообщества алярий следует рассматривать в ранге ассоциаций, если нет – в ранге союза.

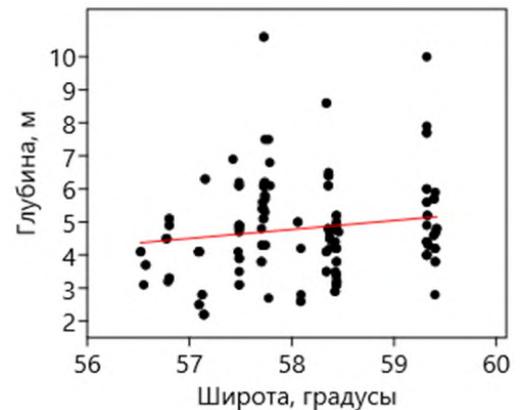


Рисунок 6.2.4 – Физиономический облик ассоциации *Alarietum esculentae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Таблица 6.2.6 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Alarietum esculentae* СЗОМ

№	Макрофиты	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Alaria esculenta</i> ГД	90	0,3	0,9	0,4	0,01	0,40	90	0,69	14,47	2,98	0,16	2,70	100
2	<i>Saccharina latissima</i> CI	22(8)	0,01	0,4	0,18	0,03	0,15	22	0,09	3,18	1,49	0,22	1,27	24
3	<i>Stephanocystis crassipes</i> CI	7(4)	0,1	0,35	0,24	0,04	0,30	7	0,55	3,32	1,73	0,37	1,57	8
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> CI	7(1)	0,01	0,3	0,16	0,04	0,20	7	0,24	1,98	1,11	0,23	1,22	8
	I ярус, Σ	90	0,1	1	0,50	0,02	0,50	90	0,69	15,69	3,54	0,19	3,36	101
5	Rhodophyta Д2	40(8)	0,01	0,6	0,17	0,02	0,10	40	0,04	2,88	0,78	0,09	0,69	44
	II ярус, Σ	40(8)	0,01	0,6	0,17	0,02	0,10	40	0,04	2,88	0,78	0,09	0,69	44
	Σ	91	0,1	1	0,58	0,02	0,55	91	0,69	15,69	3,88	0,19	3,72	101

Ассоциация *Stephanocystetum crassipae* Dulenin 2023; номенклатурный тип ассоциации приведен выше, в табл. 6.1.19. Это единственная из ассоциаций водорослей, общая для обоих модельных районов. Диагностический вид *Stephanocystis crassipes*. Ранее автор по морфологическим признакам определил диагностический вид ассоциации как *Sargassum miyabei*, назвав ассоциацию *Sargassetum miyabeae* (Дуленин, 2023). Однако молекулярно-генетический анализ

собранных автором образцов диагностического вида из СЗОМ, выполненный А.В. Скрипцовой (ННЦБМ) в 2024 г., показал, что образцы являются представителями *Stephanocystis crassipes*. Таким образом, эту ассоциацию следует обозначить как *Stephanocystetum crassipae*. Количество описаний 64. Ассоциация (рис. 6.2.5, табл. 6.2.7) региональная, распространена в СЗОМ повсеместно. Формируется на твердых грунтах преимущественно в полузащищенных бухтах и заливах. Отмечена на глубинах от 3 до 10 м. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине статистически незначим ($\alpha=0,06\pm 0,08$, $R^2=0,04$, $p=0,46$), что показывает равномерный характер ее распространения в районе на разных глубинах. Высота растительного покрова ассоциации до 3 м. Ассоциация образована многолетними и однолетними растениями. В ценофлоре отмечено 6 видов против 20 видов в Японском море. В сборах отмечали от 1 до 4, в среднем 1,6 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса - красные водоросли.

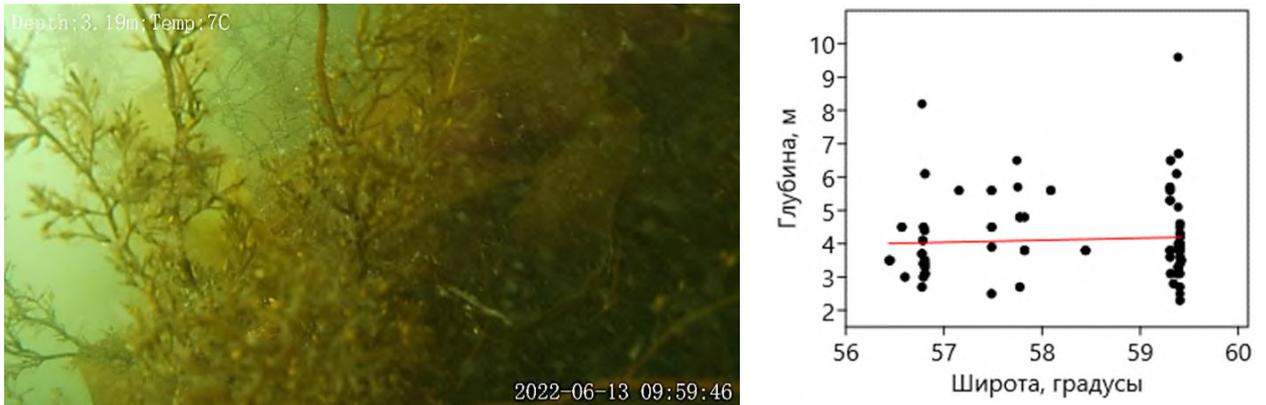


Рисунок 6.2.5 – Физиономический облик ассоциации *Stephanocystetum sp.* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Таблица 6.2.7 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Stephanocystetum crassipae* СЗОМ

№	Макрофиты	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Stephanocystis crassipes</i> ГД	64	0,3	0,7	0,4	0,01	0,4	64	0,50	11,84	4,02	0,33	3,10	100
2	<i>Saccharina latissima</i> CI	24(7)	0,01	0,4	0,17	0,02	0,1	24	0,41	5,01	1,56	0,23	1,17	38
3	<i>Alaria esculenta</i> CI	13(5)	0,1	0,3	0,21	0,03	0,2	13	0,23	3,56	1,62	0,31	1,40	20
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> CI	6(1)	0,1	0,4	0,18	0,05	0,15	6	0,87	2,94	1,48	0,32	1,24	9
	I ярус, Σ	64	0,2	1	0,55	0,02	0,5	64	0,50	14,31	5,08	0,40	4,41	100
5	Rhodophyta Д2	33(21)	0,01	0,5	0,20	0,02	0,2	33	0,04	3,08	0,87	0,14	0,76	52
6	<i>Ulva fenestrata</i>	3	0,01	0,1	0,04	0,03	0,01	3	0,07	0,30	0,16	0,07	0,11	5
	II ярус, Σ	33(21)	0,01	0,5	0,20	0,02	0,2	33	0,04	3,08	0,87	0,14	0,76	52
	Σ	64	0,2	1	0,65	0,02	0,68	64	0,72	15,48	5,53	0,42	5,19	100

Экотопические условия формирования ассоциации сходны с таковыми для *Stephanocystetum crassipae* из СЗЯМ. Однако выявленная ЧВ ассоциации в обсуждаемом районе – 21 % против 3 % в СЗЯМ (Дуленин, 2021). Таким образом, в Охотском море ассоциация стефаноцистиса весьма широко распространена, формируя пятую часть растительного покрова дна. Среднее суммарное ПП в ассоциации 0,65, средняя УБМ – 5,53 кг/м² против 1 и 8,8 кг/м² в СЗЯМ, соответственно. Монодоминантными были 14 % фитоценозов ассоциации против 40 % в обследованной части Японского моря. Таким образом, макрофиты ассоциаций стефаноцистиса в различных районах реализуют существенно различающиеся жизненные стратегии. В СЗОМ фитоценозы ассоциации захватывают большие площади дна, имея относительно низкие показатели обилия, тогда как в условиях высокой конкуренции за субстрат на мелководьях СЗЯМ (Дуленин, 2021) они достигают значительных показателей обилия на небольших площадях. Индекс доминирования Броккой-Зенкевича, рассчитанный для ассоциации в СЗОМ составил 1,08, тогда как в СЗЯМ – 0,51. Это позволяет говорить, что в борьбе за существование ГД ассоциации почти в 2 раза более успешен в районе исследования, чем в СЗЯМ.

Группа сообществ кустистых красных водорослей (рис. 6.2.6, табл. 6.2.8). Количество описаний 77. До появления надежных качественных и количественных данных о сообществах, автор воздерживается от описания их ассоциаций.

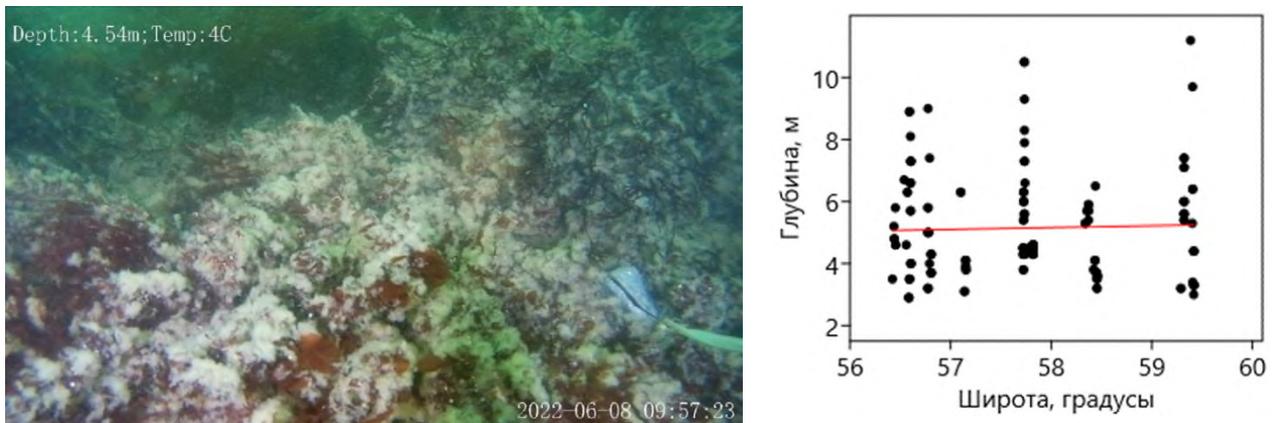


Рисунок 6.2.7 – Физиономический облик группы сообществ кустистых красных водорослей (слева) и их распространение в СЗОМ (справа)

Таблица 6.2.8 – Качественные и количественные характеристики группы сообществ кустистых красных водорослей в СЗОМ

№	Макрофиты	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Alaria marginata</i> Д1	33(10)	0,01	0,4	0,19	0,02	0,2	33	0,03	5,12	1,69	0,20	1,29	43
2	<i>Stephanocystis crassipes</i> Д1	15(6)	0,01	0,4	0,21	0,03	0,2	15	0,13	8,33	1,97	0,56	1,15	19
3	<i>Saccharina latissima</i> Д1	13(2)	0,01	0,3	0,09	0,03	0,1	13	0,21	4,03	1,19	0,32	0,92	17
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> С1	12(4)	0,1	0,4	0,23	0,03	0,2	12	0,79	3,59	1,66	0,24	1,51	16
	I ярус, Σ	54(27)	0,01	0,6	0,25	0,02	0,25	54	0,24	8,33	2,24	0,21	1,78	70
5	Rhodophyta ГД	77	0,3	0,8	0,49	0,02	0,5	77	0,64	4,90	2,00	0,11	1,81	100

6	<i>Ulva fenestrata</i>	2	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	2	0,05	0,14	0,09	0,04	0,09	3
	II ярус, Σ	77	0,3	0,8	0,49	0,02	0,5	77	0,64	4,90	2,00	0,11	1,81	100
	Σ	77	0,3	1	0,66	0,02	0,61	77	0,64	10,02	3,57	0,23	3,15	100

Сообщества региональные, распространены по всему району. Фитоценозы сообществ во время съемки 2020 г., использованной для выявления их количественных и пространственных характеристик, отмечены на твердых грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного у открытых и полузащищенных побережий на глубинах от 3 до 11 м. Наблюдения, выполненные в 2003 и 2009 гг. позволяют констатировать наличие таких сообществ на глубинах до 25 м. Максимальных глубин распространения сообщества красных водорослей достигают у скалистых берегов с крутым или отвесным уклоном дна, где пояс твердых грунтов уходит глубоко под воду. Фитоценозы распределяется по глубине относительно равномерно ($\alpha=0,06\pm 0,14$, $R^2=0,001$, $p=0,67$). Выявленная ЧВ группы – 11 %. Монодоминантными были 29 % фитоценозов. Высота растительного покрова до 0,4 м. В ценофлоре фитоценозов отмечено не менее 12 видов. В сборах отмечали 1-4, в среднем 2,3 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе. В качестве ГД и субдоминантов отдельных фитоценозов могут выступать принадлежащие ко II ярусу растительности красные водоросли *Ptilota asplenioides*, *Odonthalia corymbifera*, *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus platynus*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Hymenena ruthenica*, *Crossocarpus lamuticus*. Описать их ассоциации предстоит в будущем.

Ассоциация *Zosteretum marinae* (Borgesen 1905) Harmsen 1936. Поскольку ассоциация описана ранее, здесь не приведен фрагмент таблицы с первичными данными, послужившими для ее описания. Количество описаний, выполненных с 2002 по 2022 г. – 70. Это единственная ассоциация морских трав, общая с первым модельным районом. Ассоциация (табл. 6.2.9, рис. 6.2.8) локальная, в районе исследований единственный ее фитоценоз формируется на одном участке в хорошо защищенном куту зал. Алдома на песчаных и песчано-илистых грунтах на глубинах от 0 до 4 м. Из-за мелководности кутовой части залива, количественные оценки распределения растительности по глубинам получить не удалось, однако по визуальным наблюдениям, она в пределах своих биотопов распределяется равномерно. Выявленная ЧВ ассоциации – 3 %. Ее фитоценоз в зал. Алдома во все годы наблюдений был монодоминантным. Площадь биотопа, в пределах которого располагается фитоценоз – 15,5 км², однако площадь фитоценоза оценить не удалось из-за мелководности участка: большую его часть невозможно обследовать водолазным ботом с большой осадкой. Что касается биомассы, необходимо понимать, что средняя УБМ в пределах ассоциации – 0,5 кг/м², сильно занижена, поскольку зостера морская – листопадное растение, которое зимует в виде корневищ и во время икорных съемок только начинает процесс накопления фитомассы. В связи с этим общая площадь формирования ассоциации и ее фитомасса не определены.

Ближайшие к району исследований участки формирования фитоценозов ассоциации находятся в Охотском море в кутовых частях заливов Тугурского, Ульбанского, Николая и в Тауйской губе. Так же, как и в СЗЯМ, фитоценозы ассоциации формируются в немногочисленных кутовых участках защищенных заливов. Широкому распространению ассоциации в районе препятствует отсутствие подходящих для ее формирования хорошо защищенных мелководных бухт с рыхлыми грунтами на прочих участках района. Общая характеристика распространения ассоциации дана выше, в разделе 6.1.

Таблица 6.2.9 – Качественные и количественные характеристики ассоциации *Zosteretum marinae* СЗОМ (по данным 2004-2020 гг.)

№	Макрофиты	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						П, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Zostera marina</i> ГД	70	0,3	0,5	0,4	0,01	0,4	70	0,03	3,4	0,5	0,1	0,3	100

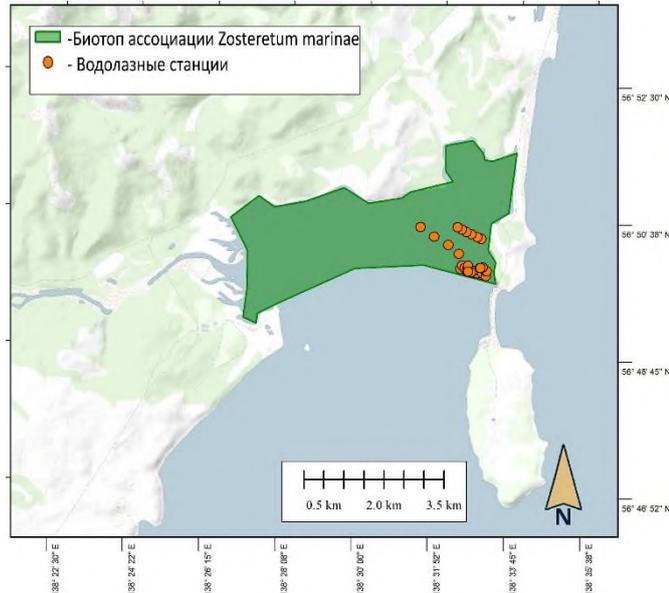


Рисунок 6.2.7 – Биотоп ассоциации *Zosteretum marinae* и участки выполнения водолазных станций в заливе Алдома Охотского моря

Экосистемные характеристики растительности СЗОМ. Обобщим данные из выполненных описаний. В СЗОМ описано 5 ассоциаций и одна группа сообществ (табл. 6.2.10). Они включены в состав 5 союзов, 3 порядков и 3 классов растительности (Дуленин, 2023), Глава 8.

Выявленное ценотическое богатство растительности СЗОМ в 3 раза ниже, чем в СЗЯМ: 5 ассоциаций и одна группа фитоценозов против 16 ассоциаций и 1 группы фитоценозов, соответственно. Так, в СЗОМ описано 3 ассоциации порядка Laminaretalia, одна – порядка Sargassetalia и 1 – порядка Zosteretalia против 6, 3 и 3 ассоциаций этих порядков в СЗЯМ, соответственно (Дуленин, 2021, 2023).

Малое количество сообществ типично для соседних районов высоких широт. Например, в соседнем Беринговом море Н.Е. Толстикова (1980) указала в составе доминантов Анадырского залива только 6 видов бурых водорослей, О.Н. Селиванова (2004) для Командорских островов перечислила 5 видов доминантов среди бурых водорослей, одну группу таких видов и одну группу доминантов корковых красных водорослей. Для восточной Камчатки она также указала только 6 доминантов среди бурых водорослей. В то же время на юге Дальнего Востока России картина совершенно иная: в зал. Петра Великого (южное Приморье) только Л.П. Перестенко (1980) описала 9 доминантов, образующих ассоциации бурых водорослей, 9 – красных водорослей и 3 – морских трав.

Таблица 6.2.10 – Характеристики ассоциаций сублиторали СЗОМ

№	Синтаксон	ГД / диагностический вид	Н яру- сов	Участки распростра- нения	Широта, градусы	Глу- бина, м	№ видов, Σ, m(min- max)	ЧВ, %
1	<i>Saccharinetum latissimae</i>	<i>Saccharina latissima</i>	2	повсеместно	56,4- 59,4	2-9	6, 1,6(1- 4)	17
2	<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i>	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	2	повсеместно	56,4- 59,4	2-6	5, 2,3(1- 4)	6
3	<i>Alarietum esculentae</i>	<i>Alaria esculenta</i>	2	повсеместно	56,4- 59,4	2-11	5, 1,8(1- 3)	29
4	<i>Stephanocystetum crassipae</i>	<i>Stephanocystis crassipes</i>	2	повсеместно	56,4- 59,4	2-10	6, 1,6(1- 4)	21
5	Группа сообществ красных водорослей с ГД II яруса	<i>Ptilota aspleni- oides, Odonthalia corymbifera, Tichocarpus crinitus, Chondrus platynus, Neohy- pophyllum mid- dendorffii, Hy- menena rutheni- ca, Crossocarpus lamuticus</i>	2	повсеместно	56,4- 59,4	3-11	5, 2,3(1- 4)	11
6	<i>Zosteretum marinae</i>	<i>Zostera marina</i>	1	зал. Алдома	57,7	0-4	1(1-2)	3

Ясно, что бедность растительности СЗОМ отчасти связана с недоизученностью нижних ярусов. Однако и растительность хорошо изученного I яруса в СЗОМ гораздо беднее, чем в СЗЯМ. В СЗОМ описано 3 ассоциации порядка Laminaretalia, 1 – порядка Sargassetalia и 1 – порядка Zosteretalia против 6, 3 и 2 ассоциаций этих порядков в СЗЯМ, соответственно. В целом в СЗОМ описано 5 ассоциаций с ГД I яруса против 12 таких ассоциаций в СЗЯМ. Такое уменьшение ценоотического богатства растительности соответствует общей биогеографической зако-

номерности снижения флористического богатства от низких к высоким широтам (Клочкова, 1998), выраженного в законе Гумбольдта-Уоллеса (Кафанов, Кудряшов, 2000).

В СЗОМ облик растительности определяется крупными бурыми водорослями, суммарная ЧВ которых составляет 63 %. ЧВ сообществ красных водорослей значительно меньше – 11 %, а морских трав – 3 %. Такая картина вполне соответствует сведениям (см. выше) о структуре сублиторальной морской растительности высоких широт. В СЗЯМ суммарная встречаемость ассоциаций крупных бурых водорослей гораздо ниже – 43 %, ЧВ ассоциаций красных водорослей сопоставима с охотоморской – 12 %, однако встречаемость ассоциаций морских трав в Японском море значительно выше, чем в Охотском – 15 % (Дуленин, 2021).

Ценофлоры ассоциаций водорослей района также бедны. В СЗОМ они насчитывают лишь $5,6 \pm 0,2(5-6)$ видов, тогда как в СЗЯМ $18,7 \pm 1,8(7-31)$ видов, соответственно. В среднем состав ценофлоры одной ассоциации из Охотского моря в 3 раза беднее, чем из Японского. Максимальное богатство ценофлор в СЗОМ в 6 раз меньше, чем в СЗЯМ (6 видов против 31, соответственно). Даже растительность верхнего яруса в ассоциациях СЗОМ бедна и включают $3,4 \pm 0,6(1-4)$ вида против $7,9 \pm 0,7(4-11)$ в СЗЯМ, соответственно. Бедность ценофлор, вероятно, обусловлена и суровыми условиями Охотского моря, в частности, низкими температурами и истиранием водорослей льдами на мелководьях.

Показатели обилия в ассоциациях СЗОМ тоже относительно низки. Так, среднее ОПП в ассоциациях здесь $0,61 \pm 0,02$, что почти в 2 раза ниже, чем в СЗЯМ – $1 \pm 0,07$. Средняя суммарная УБМ в ассоциациях СЗОМ – $4,38 \pm 0,35$ кг/м², что также несколько ниже, чем в СЗЯМ – $5,56 \pm 0,74$ кг/м², соответственно). Это может означать сниженную конкуренцию за субстрат в СЗОМ за счет обедненного по сравнению с СЗЯМ состава ценофлор. Однако весьма вероятно и другое объяснение: в СЗОМ исследования выполнялись в июне, по весеннему аспекту растительности, а в СЗЯМ – в июле, по летнему аспекту, в период максимального ее развития.

Таким образом, даже в условиях икорных съемок, когда возможности сбора количественных и качественных данных весьма ограничены, предложенный подход позволяет выделять и описывать в СЗОМ ассоциации с ГД I яруса, а также группы ассоциаций II яруса без разделения по видам, чего вполне достаточно для оценки ресурсов и прочих хозяйственно-значимых исследований. Описание растительности нижних ярусов СЗОМ представляется перспективным направлением ценологических исследований района и может быть выполнено при проведении специализированной альгологической съемки в период, когда на водорослях нет икры, затрудняющей количественный учет мелких растений.

Ассоциации водорослей (кроме относительно мелководной *Pseudolessonietum laminarioidae*) формируются почти по всему обследованному диапазону глубин и в пределах района имеют статистически равномерный характер распределения (кроме *Alarietum esculentae*, кото-

рая увеличивает глубину своего распространения в направлении с юго-запада на северо-восток). Ассоциации водорослей располагаются на твердых грунтах (от гальки до скал и глыб) по всему району исследования. В целом они повторяют пространственные закономерности распределения формирующих их доминантов, широтное и вертикальное распределение которых относительно равномерно (Дуленин, 2020б).

Выделенные ассоциации в большинстве случаев вполне однозначно опознаются визуально. Определенные трудности могут возникать только при визуальном опознании ассоциаций красных водорослей нижних ярусов. Ассоциации могут быть картированы при помощи ТНПА, а на прозрачных мелководьях – и с помощью БПЛА (Дуленин и др., 2021).

В соответствии с редукционистским подходом к классификации растительности (Миркин и др., 1989), выделение более дробных синтаксонов практически нецелесообразно и экологически не оправдано. При описании ассоциаций полезно как можно более полное выявление их флористического состава (Терийа и др., 2022). Однако в практике хозяйственно-значимых работ этого не требуется, вследствие чего картирование и сбор наиболее значимых количественных данных о растительных сообществах в реальных условиях могут быть поручены даже техническим работникам, способным опознать лишь ГД сообществ, что сильно упрощает проведение хозяйственных исследований. При этом опознаваемые описания сообществ, полученные техническим персоналом, легко могут быть дополнены полноценными описаниями, сделанными специалистами-альгологами. Хотя предложенные синтаксономические комбинации не основаны на флористико-фитосоциологических критериях (Терийа и др., 2022), тем не менее, они могут быть встроены в существующую иерархию фитосоциологической классификации растительности, как это уже делалось ранее для растительности с выраженным доминированием единственного вида (den Hartog, 2016).

В модельных районах Дальнего Востока оптимальным для описания сообществ донной морской растительности следует признать доминантно-физиономический подход. В результате конкуренции за субстрат в сообществах в абсолютном большинстве случаев проявляется доминирование только одного вида главного яруса. Указанное свойство позволяет описывать и классифицировать растительность при сборе данных в тяжелых условиях, при проведении съемок вдоль протяженных побережий, при сборе данных сотрудниками низкой квалификации и водолазами, а не биологами, т.е. в тех случаях, когда выполнение подробных флористических сборов затруднено или невозможно. Использование выраженных численно показателей обилия и равномерных ранговых шкал позволяет получать проверяемые и сравнимые количественные данные, доступные для статистической обработки. Сведения о растительности предполагается дополнять при дальнейших исследованиях. Верификация опознания ассоциаций осуществима при помощи одновременных перекрестных наблюдений независимых экспертов. Вполне по-

нятно, что предложенный подход к выделению ассоциаций и описанию растительности не может быть универсальным. Очевидно, что область его применимости будет ограничена ресурсными и прикладными экологическими исследованиями донной морской растительности, прежде всего в высоких и умеренных широтах.

6.3 Анализ структуры растительных ассоциаций модельных районов

Рассмотрев отдельные экосистемные характеристики растительности, целесообразно перейти к более общему вопросу: насколько принятая для описания ассоциаций районов исследований модель ЭПС соответствует внутренней структуре его растительных ассоциаций?

Видовое богатство ценофлор СЗЯМ выявлено на относительно небольшом количестве описаний: $16,2 \pm 3,9$ (3-55). В СЗОМ ассоциации выделены по $60,4 \pm 12,0$ (20-90) описаниям. По данным из СЗЯМ (рис. 6.3.1, слева) видно, что видовое 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.

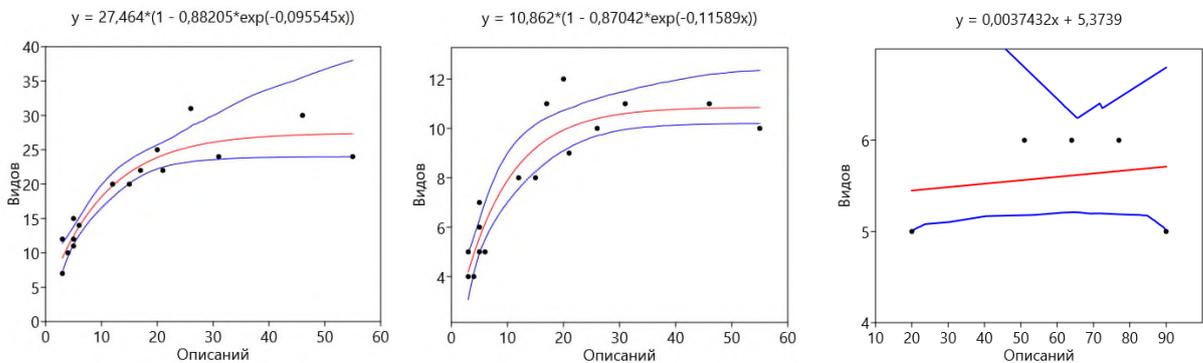


Рисунок 6.3.1 – Зависимость богатства ценофлор ассоциаций от количества их описаний. Слева – в СЗЯМ по всем видам, в центре – в СЗЯМ по видам I яруса, справа – в СЗОМ. Красным показаны графики зависимостей, синим – 95 % доверительные границы

Такая же закономерность наблюдается и при рассмотрении богатства ценофлор опознаваемых в первую очередь крупных видов I яруса (рис. 6.3.1, в центре): зависимость также описывается кривой Бергаланфи, а количество видов в ассоциации стабилизируется после 20 описаний. Эти закономерности являются частными случаями зависимости «виды-площадь», изучение которой представляет собой один из центральных вопросов современной экологии и имеет целый ряд теоретических и практических областей применения (Кафанов, Жуков, 1993), в частности, для оценки видового богатства, определения числа видов в биотах и оптимальных раз-

мера и числа пробных площадок (Pielou, 1977; Westfall et al., 1987; Hill, Hawkins, 1990 и др., по: Кафанов, Жуков, 1993). В отношении СЗЯМ похожая зависимость была использована для оценки степени изученности биоты и выявления ее богатства в разных батиметрических горизонтах (Дуленина, 2018). Выявленные закономерности позволяют рационализировать ценологические исследования, заранее планируя необходимое количество описаний каждой из выделенных ассоциаций и избегая избыточных трудозатрат. Что касается СЗОМ, здесь даже выполнение 90 описаний (рис. 6.3.1 справа) не приводят к увеличению списочного состава ценофлор, во всяком случае, если речь идет о хорошо описываемом верхнем ярусе растительности. Первичные описания содержат сведения об обилии до 4 видов на одной станции. Из сказанного следует, что ценофлоры ассоциаций, выделенных не менее, чем по 20 описаниям, изучены достаточно полно, а их списочный состав близок к действительному. Это обстоятельство позволяет использовать имеющиеся описания ассоциаций для анализа их структуры.

Имеющиеся описания ассоциаций макрофитов часто содержат в наименовании названия нескольких доминантов (Перестенко, 1980; 1996; Петров, Поздеев, 1992; Дуленин, 2008 и др.). В таких случаях структуру ассоциаций описывают в форме «Доминант + субдоминант или субдоминанты – доминанты или субдоминанты подчиненных ярусов», например, *Phyllospadix iwatensis* + *Sargassum*, *Zostera marina* + *S. miyabei* в заливе Петра Великого (Перестенко, 1980), *Agarum clathratum* – *Turnerella mertensiana*, *Saccharina japonica* – *Mesoalgosa* (водоросли II яруса) - КИВ у западного Сахалина (Петров, Поздеев, 1992) и т.д. Такая запись предполагает, что авторы описывают устойчивые сочетания видов. Сравним приведенные выше примеры с ассоциациями, имеющими те же ГД. Фитоценозы этих ассоциаций широко распространены в СЗЯМ. Так, в ассоциации *Phyllospadicetum iwatensae* СЗЯМ в качестве субдоминантов действительно могут выступать саргассовые водоросли. Однако постоянство даже второго в ранжированном списке вида *Stephanocystis crassipes* были лишь 42 %, а ЧВ *Sargassum miyabei* и *S. pallidum* – по 13 %, соответственно. Все фитоценозы ассоциации *Zosteretum marinae* в СЗЯМ были монодоминантны. В ассоциации *Agaretum clathratae* постоянство второго в ранжированном списке субдоминанта *Stephanocystis crassipes* было 34 %, а доминанта II яруса *Neorhodomela larix* – 20 %. В ассоциации *Saccharinetum japonicae* постоянство второго в списке субдоминанта *Phyllospadix iwatensis* было 33 %, а суммарное постоянство всех доминантов и субдоминантов II яруса – 26 %. Постоянство КИВ в этой ассоциации – 54 %, однако при этом частота доминирования КИВ в ее пределах – 41 % (выраженный ярус КИВ был отмечен лишь в 19 описаниях из 46). Частота доминирования доминантов нижних ярусов и субдоминантов всегда меньше 50 %, что не позволяет говорить об их приуроченности к ассоциациям и использовать их для выделения и наименования ассоциаций. Наш материал показывает, что ни для одной из описанных ассоциаций обоих модельных районов не обнаружены доминанты и субдоминанты подчиненных яру-

сов, которые были бы надежно связаны с ГД. По пятибалльной шкале верности видов (Миркин и др., 1989), видам описанных ассоциаций следует присвоить 2 балла («виды лишены явно выраженной связи с одним из синтаксонов»). Из сказанного следует, что избранная модель элементарного петерсеновского сообщества, где единственный ГД определяет структуру сообщества, наиболее адекватна для описания растительности районов исследований. Вероятно, это должно означать, что показатели обилия ассоциаций должны создаваться преимущественно за счет ГД. Проверим, так ли это для модельных районов.

В СЗЯМ наблюдаемая картина довольно сложна. Тем не менее, уже первый взгляд на табл. 6.3.1 в общем подтверждает высказанную гипотезу. Рассмотренные ГД ассоциаций района в среднем формируют 58 % ПП и 53 % УБМ. В 14 из 17 случаев ГД создает не менее половины ПП каждой ассоциации, а в 11 из 17 случаев ГД образует не менее половины УБМ каждой ассоциации. Однако более внимательное рассмотрение данных позволяет свести число исключений к минимуму. Дело в том, что ассоциации, где ГД формирует менее половины общего ПП описаны по 3-5 площадкам. Это *Costarietum costatae* и *Odonthalietum corymbiferae*. Иными словами, наблюдаемые исключения обусловлены недостатком статистики по этим ассоциациям.

Таблица 6.3.1 – Средняя доля ГД в общем обилии ассоциаций СЗЯМ, %

№	Ассоциация	ПП	УБМ
1	<i>Ulvetum fenestratae</i>	56	22
2	<i>Saccharinetum japonicae</i>	54	65
3	<i>Saccharinetum cichorioidae</i>	50	42
4	<i>Kjellmaniellum crassifoliae</i>	50	37
5	<i>Costarietum costatae</i>	40	51
6	<i>Agaretum clathratae</i>	50	39
7	<i>Desmarestetum viridae</i>	78	51
8	<i>Sargassetum miyabeae</i>	57	60
9	<i>Sargassetum pallidae</i>	62	60
10	<i>Stephanocystetum crassipae</i>	54	48
11	<i>Ptilotetum asplenioidae</i>	57	51
12	<i>Odonthalietum corymbiferae</i>	48	38
13	<i>Bossiellum compressae</i>	44	62
14	Сообщества КИВ	53	-
15	<i>Zosteretum marinae</i>	100	100
16	<i>Zosteretum asiaticaе</i>	100	100
17	<i>Phillospadetum iwatensae</i>	50	52
	Среднее	58	53

Единственной ассоциацией, описанной по значительному объему данных (19 описаний), где ГД формирует менее половины общего ПП, оказалась *Bossiellum compressae*. Однако это исключение может быть связано артефактами оценки ПП этой ассоциации: из-за малого попе-

речного сечения талломов ее ГД (1-2 мм), они закрывают относительно небольшую долю поверхности дна, в связи с чем получают довольно низкие оценки ПП. Исключения же в оценках УБМ объясняются приоритетным порядком ранжирования по ПП: виды, формирующие наибольшее покрытие указывали в качестве ГД даже если они имели относительно небольшие показатели УБМ (например, *Ulva fenestrata*, *Kjellmaniella crassifolia*, *Agarum clathratum*). Указанные исключения говорят о том, что такие виды, даже имея относительно небольшую биомассу, тем не менее побеждают в борьбе за субстрат, занимая наибольшую долю площади дна в своих фитоценозах.

Что касается СЗОМ, то здесь ситуация вполне однозначна: в среднем $\frac{3}{4}$ площади дна в фитоценозах ассоциаций СЗОМ занято их ГД, что свидетельствует об их успехе в освоении субстрата. Аналогично, ГД формируют и почти $\frac{3}{4}$ биомассы фитоценозов (табл. 6.3.2).

Таблица 6.3.2 – Средняя доля ГД в общем обилии ассоциаций СЗОМ, %

Ассоциация	ПП	УБМ
<i>Saccharinetum latissimae</i>	72	74
<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i>	63	64
<i>Alarietum esculentae</i>	74	77
<i>Sargassetum miyabeae</i>	66	73
Сообщества <i>Rhodophyta</i>	74	56
<i>Zosteretum marinae</i>	100	100
Среднее	75	74

Разница в средних долях обилия, которые формируют ГД в модельных районах, объясняется просто. Показанное выше относительное богатство ценофлор СЗЯМ ведет к обострению конкуренции за субстрат, в результате чего доля обилия, формируемая главным доминантом сообщества, закономерно снижается. Напротив, относительная бедность ценофлор СЗОМ вместе с суровыми условиями обитания, вероятно, снижает конкуренцию за субстрат, в результате средние доли обилия, создаваемые ГД, оказываются весьма высокими.

Картина, весьма похожая на описанную, вырисовывается в других районах Дальнего Востока, причем не только в сублиторальных, но и в литоральных сообществах. Для этого полезно рассмотреть работы, которые содержат ранжированные показатели обилия видов в фитоценозах. Например, в заливе Посьета (Скарлато и др., 1967, с. 29-60) в восьми из одиннадцати описанных фитоценозов первый доминант формирует большую часть биомассы сообщества, в одном – он просто преобладает по биомассе над другими, а для двух биомасса первого доминанта не указана. В Дальневосточном морском биосферном заповеднике (Дальневосточный ..., 2004, с. 620-630) из пяти описанных фитоценозов, в четырех ГД формирует большую часть биомассы, а в одном – преобладает по биомассе над прочими видами. Весьма похожи данные и из других подобных работ (Калита, Скрипцова, 2014, 2018; Скрипцова и др., 2018 и т.д.). По

сведениям из этих работ, доминант, по которому названо сообщество, формирует основную часть его биомассы или количественно преобладает (по крайней мере в тех случаях, когда биомасса первого доминанта указана). В других публикациях, даже имеющих флористическую направленность или описательный характер, указания на «абсолютное доминирование», «формирование чистых зарослей», «монодоминантных сообществ» (Перестенко, 1980, 1996, 1997; Клочкова, 1996; Клочкова и др., 2009а, б и т.д.) не оставляют сомнений в том, что описываемые участки растительности могут рассматриваться как ЭПС. В любом случае, эти данные позволяют рассматривать растительные сообщества как АЗ их главных доминантов. Это вполне ожидаемо для растительности морей умеренных широт, где в каждом растительном сообществе наибольшего успеха в освоении субстрата добивается вид, становящийся ГД при том, что как присутствие, так и достижение значительных показателей обилия прочими видами случайно.

Проверим, так ли это, используя данные из СЗЯМ, где хорошо описан состав ценофлор. Результаты кластерного анализа (рис. 6.3.2) показывают весьма высокую степень сходства видового состава ассоциаций, выделенных не менее, чем по 20 описаниям, т.е. по тем, чей видовой состав выявлен достаточно полно. Уровень сходства составляет от 82 до 98 %. В составе этих ассоциаций найдено 39 видов, т.е. 91 % видов, для которых удалось собрать количественные данные в сублиторали открытых участков СЗЯМ. Иными словами, все проанализированные ассоциации включают в состав своих ценофлор подавляющую часть массовых видов СЗЯМ, а находки всех видов, кроме ГД, в пределах каждой ассоциации случайны.

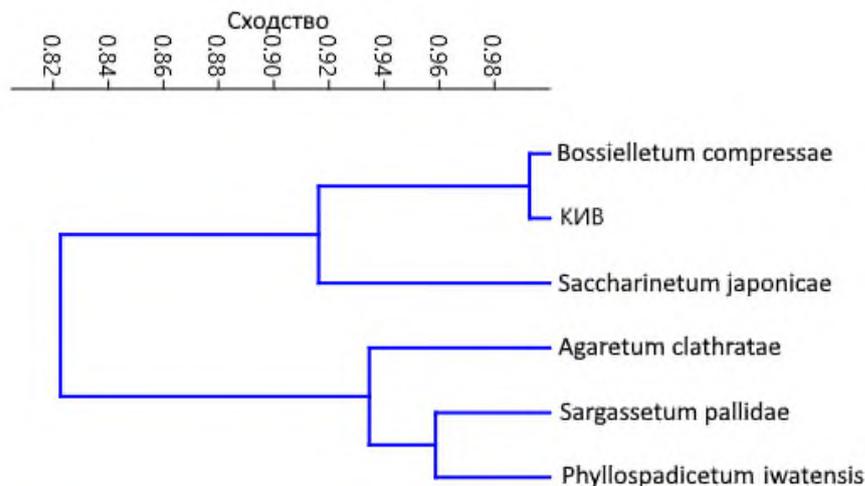


Рисунок 6.3.2 – Уровень сходства видового состава ассоциаций СЗЯМ, выделенных не менее, чем по 20 описаниям. Классический кластерный анализ, метод парных групп, индекс Брея-Кёртиса

Попытаемся опровергнуть концепцию АЗ другим способом. Если она неверна, тогда следует предполагать, что и преобладание ГД в пределах ассоциаций случайно. В этом случае

предложенный подход к выделению ассоциаций нужно было бы признать умозрительным и необоснованным. Сравним средние показатели обилия ГД внутри своих ассоциаций и за их пределами, в других ассоциациях. Из таблиц 6.3.3-6.3.6 видно, что ГД распространены в среднем в 65-70 % «чужих» ассоциаций в СЗЯМ и в 100 % «чужих» ассоциаций в СЗОМ.

При этом независимо от рассматриваемого района (т.е. и в СЗЯМ и в СЗОМ) и применяемого показателя обилия (т.е. и по ПП и по УБМ) наблюдается кратное снижение обилия ГД вне пределов своих ассоциаций – в среднем в 2,8 раза по ПП и в 4,2 раза по УБМ в СЗЯМ и в среднем в 2,2 раза по обоим показателям обилия в СЗОМ. Исключение составляет лишь обилие *Bossiella compressa*, которое вне фитоценозов ассоциации *Bossielletum compressae* СЗЯМ падает лишь в 1,2-1,4 раза. Однако в данном случае вероятно следует говорить не о нарушении закономерности, а об артефактах учета: и ПП, и УБМ этого доминанта вероятно недоучитываются в силу особенностей его морфологии (тонкие разветвленные слоевища, покрытие которых занижается при визуальных оценках) и трудностей отбора проб (тотальный сбор известковых водорослей с пробной площадки довольно сложен). Стандартные ошибки средних оценок обилия, как правило, на порядок ниже самих оценок, что показывает достаточность имеющегося объема материала для предпринятого анализа.

Таблица 6.3.3 – Показатели ПП для ГД в своих ассоциациях (сообществах) и вне их пределов в СЗЯМ

ГД	ПП ГД, сред.	ПП ГД, SE	Число ас- соц., где обнаружен вид	Распротр. в ценофло- рах ассоц- й, %	ПП вне своей ассоц., среднее	SE ПП вне своей ассоц.	Снижение ПП вне своей ас- соц., крат- ность
<i>Ulva fenestrata</i>	0,4	0,04	12	75	0,22	0,08	1,8
<i>Saccharina japonica</i>	0,54	0,03	13	81	0,15	0,04	3,5
<i>Saccharina cichorioides</i>	0,5	0,06	10	63	0,17	0,05	3,0
<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	0,5	0,08	7	44	0,18	0,07	2,7
<i>Costaria costata</i>	0,4	-	10	63	0,12	0,05	3,3
<i>Agarum clathratum</i>	0,5	0,02	13	81	0,18	0,04	2,8
<i>Desmarestia viridis</i>	0,78	0,09	13	81	0,14	0,06	5,5
<i>Sargassum pallidum</i>	0,9	0,04	9	56	0,30	0,10	3,0
<i>Sargassum miyabei</i>	0,62	0,06	8	50	0,21	0,08	3,0
<i>Stephanocystis crassipes</i>	0,54	0,05	14	88	0,19	0,04	2,8
<i>Ptilota asplenioides</i>	0,43	0,03	7	44	0,22	0,07	2,0
<i>Odonthalia corymbifira</i>	0,48	0,05	11	69	0,16	0,04	3,0
<i>Bossiella compressa</i>	0,44	0,04	12	75	0,37	0,05	1,2
КИВ	0,53	0,04	16	100	0,27	0,03	2,0
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	0,5	0,03	12	75	0,18	0,05	2,8
Среднее	0,54	0,05	11	70	0,20	0,05	2,8

Результаты теста Колмогорова-Смирнова, примененного ко всем четырем рядам данных об обилии ГД из таблиц 6.3.2-6.3.5 показывают, что ПП и УБМ в ассоциациях и вне их преде-

лов в СЗЯМ различаются на весьма высоком уровне статистической значимости ($p < 0,0001$) для обоих показателей, а в СЗОМ – на высоком уровне статистической значимости ($p = 0,001$) также для обоих показателей. Иными словами, снижение обилия ГД вне пределов их ассоциаций не может быть признано случайным и статистически закономерно, а утверждение о том, что ассоциации формируются в пределах АЗ своих ГД, не поддается статистическому опровержению.

Полученным результатам несложно дать биологическое истолкование. В пределах своей АЗ отдельный вид находит наилучшие условия для своего существования и образует ЭПС с собственным доминированием и максимальными показателями обилия. За пределами своей АЗ обилие такого вида кратно снижается (как правило, в 2-4 раза) в силу неоптимальных условий для его существования. Справедливо и обратное: для других видов неоптимальные условия имеются внутри чужой АЗ, вследствие чего их обилие там закономерно снижено по сравнению с собственными АЗ. Помимо этого, внутри АЗ наибольшая доля субстрата уже занята «своим» видом, который формирует в ее пределах ЭПС, вследствие чего перспективы достичь сопоставимых показателей обилия для «чужих» видов закономерно снижаются.

Таблица 6.3.4 – Показатели УБМ для ГД в своих ассоциациях (сообществах) и вне их пределов в СЗЯМ

ГД СЗЯМ	УБМ ГД сред.	УБМ ГД SE	Число асоц-й, где обнаружен вид	Распростр. в ценофлорах асоц-й, %	УБМ вне своей асоц., среднее	SE УБМ вне своей асоциац.	Снижение УБМ вне своей асоц., кратность
<i>Ulva fenestrata</i>	3	0,13	10	67	0,36	0,14	8,3
<i>Saccharina japonica</i>	5,93	0,65	10	67	1,12	0,20	5,3
<i>Saccharina cichorioides</i>	3,4	0,6	9	60	1,28	0,29	2,7
<i>Kjellmaniella crassifolia</i>	1,2	0,4	4	27	0,34	0,14	3,5
<i>Costaria costata</i>	4,5	0,3	10	67	0,80	0,35	5,6
<i>Agarum clathratum</i>	1,69	0,15	11	73	0,70	0,15	2,4
<i>Desmarestia viridis</i>	2,35	0,42	12	80	0,56	0,28	4,2
<i>Sargassum pallidum</i>	7,09	1,65	9	60	2,42	0,72	2,9
<i>Sargassum miyabei</i>	5,21	0,83	6	40	2,00	0,62	2,6
<i>Stephanocystis crassipes</i>	4,26	0,69	13	87	1,90	0,33	2,2
<i>Ptilota asplenioides</i>	2,5	0,95	9	60	0,72	0,23	3,5
<i>Odonthalia corymbifera</i>	2,16	1	9	60	0,20	0,04	11,0
<i>Bossiella compressa</i>	1,32	0,13	11	73	0,98	0,16	1,4
КИВ	н.д.	н.д.	н.д.		н.д.	н.д.	н.д.
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	4,45	0,49	13	87	1,47	0,38	3,0
Среднее	3,32	0,60	10	65	1,06	0,29	4,2

Таблица 6.3.5 – Показатели ПП для ГД в своих ассоциациях (сообществах) и вне их пределов в СЗОМ

ГД СЗОМ	ПП ГД сред.	ПП ГД SE	Число ассоц-й, где обнаружен вид	Распростр. в ценофлорах ассоц-й, %	ПП вне своей ассоц., среднее	SE ПП вне своей ассоц.	Снижение ПП вне своей ассоциации, кратность
<i>Saccharina latissima</i>	0,4	0,02	5	100	0,14	0,02	2,8
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,35	0,02	5	100	0,19	0,01	1,8
<i>Alaria esculenta</i>	0,4	0,01	5	100	0,21	0,03	2,0
<i>Stephanocystis sp.</i>	0,4	0,01	5	100	0,22	0,01	1,8
Rhodophyta	0,49	0,02	5	100	0,19	0,01	2,5
Среднее	0,41	0,02	5	100	0,19	0,02	2,2

Таблица 6.3.5 – Показатели УБМ для ГД в своих ассоциациях (сообществах) и вне их пределов в СЗОМ

ГД СЗОМ	УБМ ГД, сред.	УБМ ГД, SE	Число ассоц-й, где обнаружен вид	Распростр. в ценофлорах ассоц-й, %	УБМ вне своей ассоц., среднее	SE УБМ вне своей ассоц.	Снижение УБМ вне своей ассоциации, кратность
<i>Saccharina latissima</i>	3,07	0,19	5	100	1,47	0,1	2,1
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	3,08	0,21	5	100	1,3	0,16	2,4
<i>Alaria esculenta</i>	2,98	0,16	5	100	1,64	0,09	1,8
<i>Stephanocystis sp.</i>	4,02	0,33	5	100	1,64	0,17	2,5
Rhodophyta	2,01	0,11	5	100	0,93	0,09	2,2
Среднее	3,032	0,2	5	100	1,396	0,122	2,2

Действительно, конкуренция за субстрат считается значимым фактором, определяющим распределение водорослей, однако могут сказываться и другие факторы, возникающие вследствие конкуренции за субстрат: затенение, снижение гидродинамики и уменьшение количества доступных биогенов (Саут, Уиттик, 1990). Конкретные механизмы захвата субстрата покровообразующими видами за счет улучшения условий роста молодых растений своего вида вместе с прямым и косвенным подавлением конкурентов (Miller et al., 2018; Layton et al., 2019; Shelamov et al., 2022) уже обсуждались (см. Главу 1). Вполне вероятно, что эти механизмы достаточно универсальны и обеспечивают формирование АЗ в модельных и других морских районах с выраженным доминированием отдельных видов растительности.

Адекватность модели ассоциации, как мозаики ЭПС в пределах АЗ подтверждается данными о суммарной ЧВ (частоте встречаемости) ассоциаций модельных районов. В СЗОМ суммарная ЧВ описанных ассоциаций составляет 88 % (Дуленин, 2023). Лишь оставшиеся 12 %

описаний приходится на разреженные поселения. В СЗЯМ суммарная ЧВ ассоциаций ниже – 68 % (Дуленин, 2021). Это говорит о том, что площадь пригодных для формирования растительного покрова участков грунта в СЗОМ используется более полно, чем в СЗЯМ. Такая особенность легко объяснима: подходящие для прикрепления водорослей твердые грунты в СЗОМ распространены, как правило, до глубин 10-12 м, относительно благоприятных для развития растительности, и по большей части ею заняты. В СЗЯМ же обширные валунно-галечные грунты нередко простираются до глубин 20-25, местами 40 м, где растительность изрежена и обычно не формирует выраженного покрова. Кроме того, из-за выраженной поясности существенную площадь в СЗЯМ занимают экотонные зоны между отдельными ценотическими поясами. Однако несмотря на региональные отличия, большая часть площади дна, где присутствует растительность, занята именно ассоциациями с единственным ГД, представляющими из себя ЭПС. Можно полагать, что показанные результаты имеют характер закономерности: в холодноводных ценотически бедных районах наибольшая часть дна занята ЭПС немногочисленных ассоциаций, а доля площади экотонов должна быть относительно невелика, в то время как в теплых, ценотически более богатых водах доля площади ЭПС ассоциаций будет снижаться при одновременном росте относительной площади экотонов.

Анализ большого объема статистических материалов о структуре растительности модельных районов Дальнего Востока, различающихся по ценотическому богатству, характеру распределения сообществ растительности в пространстве и абиотическим условиям – умеренно тепловодного СЗЯМ и холодноводного СЗОМ, показал, что растительные сообщества этих районов имеют одинаковые главные черты своего сложения. Несмотря на разное число ярусов, отличающееся на порядок богатство ценофлор, и другие особенности, фитоценозы описанных растительных ассоциаций представляют собой ЭПС, большую часть обилия которых как правило создает только один ГД, для которого на участке формирования сообщества имеются условия АЗ. Присутствие и обилие остальных видов ценофлоры сообщества статистически случайно.

Сказанное позволяет рассматривать сообщества макрофитов с точки зрения петерсеновского подхода, как статистический ансамбль видов (Несис, 1977; Суханов, Жуков, 2003). В то же время, описанная картина отвечает концепции АЗ (Волвенко, 2018, 2019), в соответствии с которой обилие вида в оптимальных для него условиях превышает обилие всех прочих видов. Поэтому для опознания ассоциации необходимо и достаточно выделить ГД описываемого участка. Участки расположения фитоценозов ассоциаций соответствуют участкам расположения АЗ для их ГД.

Из этого следует что обозначенную в предисловии проблему согласования описаний сообществ, выполненных разными авторами, и состоящую в выделении произвольного количества доминантов и субдоминантов, легко решить на основании концепции АЗ и модели ЭПС. В

этом случае необходимо сравнивать не весь флористический и не весь доминантный состав сообществ, а только их ГД.

Прежде чем инвентаризировать ассоциации сублиторальной растительности Дальнего Востока и оценивать промысловые ресурсы модельных районов, целесообразно обобщить данные о принципиальной возможности визуального (с поверхности или при помощи ТНПА) опознавания описанных ассоциаций. Полученные результаты (табл. 6.3.6) показывают, что визуально хорошо опознаются 65 % растительных ассоциаций СЗЯМ и 83 % ассоциаций СЗОМ (Дуленин, 2024б). Из-за видовых отличий доминантов, которые бывает сложно разглядеть с ТНПА, возможности опознавания ассоциаций промысловых саргассовых водорослей (*Sargassetum miyabeae*, *S. crassipae*, *Stephanocystetum crassipae*) могут быть ограничены, однако принадлежность доминантов к сем. Sargassaceae устанавливается однозначно. Зачастую плохо опознается видовая принадлежность доминантов сообществ красных водорослей. Впрочем, они как правило не имеют промысловой ценности. Основное практическое значение ассоциаций сублиторальной растительности СЗОМ состоит в том, что слагающие их макрофиты представляют собой нерестовый субстрат охотской сельди (Суховеева, 1976; Дуленин, Свиридов, 2023). ГД ассоциации *Pseudolessonietum laminarioidae* – краснокнижный вид *Pseudolessonia laminarioides* (Красная ..., 2008), поэтому возможность опознавания и оконтуривания этой ассоциаций представляет собой хороший метод неинвазивного исследования сообществ краснокнижного вида.

Аналогичных результатов следует ожидать и в соседних с модельными районами Дальнего Востока. Полученные результаты показывают, что визуальные наблюдения и ТНПА пригодны для опознавания и оконтуривания растительных сообществ в морских районах умеренных и высоких широт, по крайней мере, в отношении слагающих основу растительности сообществ бурых водорослей и морских трав.

Полученные данные показывают обоснованность доминантного подхода для описания растительности районов исследований, поскольку поиск диагностических видов в рамках подхода флористического скорее всего приведет к описанию в качестве таковых лишь видов, более или менее часто встречающихся вместе с ГД. Вследствие этого кратное вырастет количество выделяемых синтаксонов, их объем уменьшится, а опознание будет крайне затруднено, как это уже происходило при классификации европейской растительности (Миркин, Наумова, 2009; Mucina et al., 2016).

Таблица 6.3.6 – Значение ГД и возможности визуального опознавания ассоциаций модельных районов

Ассоциация	Значение ГД	Опознаваемость
СЗЯМ		
<i>Ulvetum lactucae</i>	промысловый	хорошая
<i>Saccharinetum japonicae</i>	промысловый	хорошая
<i>Saccharinetum cichorioidae</i>	промысловый	хорошая
<i>Kjellmaniellum crassifoliae</i>	промысловый	хорошая
<i>Costarietum costariae</i>	промысловый	хорошая
<i>Agaretum clathratae</i>	промысловый	хорошая
<i>Desmarestetum viridae</i>	непромысловый	хорошая
<i>Sargassetum miyabeae</i>	промысловый	ограниченная
<i>Sargassetum pallidae</i>	промысловый	ограниченная
<i>Stephanocystetum crassipae</i>	промысловый	ограниченная
<i>Bossiellum compressae</i>	непромысловый	плохая
<i>Corallinion crustae</i>	непромысловый	хорошая
<i>Ptilotetum asplenioideae</i>	непромысловый	плохая
<i>Odonthalietum corymbiferae</i>	промысловый	плохая
<i>Zosteretum marinae</i>	промысловый	хорошая
<i>Zosteretum asiaticae</i>	промысловый	хорошая
<i>Phyllospadicetum iwatensis</i>		хорошая
СЗОМ		
<i>Saccharinetum latissimae</i>	промысловый, нерестовый субстрат	хорошая
<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i>	краснокнижный, нерестовый субстрат	хорошая
<i>Alarietum esculentae</i>	промысловый, нерестовый субстрат	хорошая
<i>Stephanocystetum crassipae</i>	промысловый, нерестовый субстрат	хорошая
<i>Zosteretum marinae</i>	промысловый	хорошая

Для видов, имеющих промысловую ценность, это означает, что их промысловые поселения всегда совпадают с участками расположения ассоциаций, где эти виды выступают в роли доминантов. Следовательно, задачи описания и картирования этих ассоциаций совпадают с задачами оценки их промысловых ресурсов. При выделении и описании растительных ассоциаций модельных районов получены данные о суммарной площади, биомассе и биомассе ГД всех фитоценозов каждой ассоциации. Далее в настоящей работе они и послужат основой для оценки промысловых ресурсов морской растительности.

ГЛАВА 7. СРАВНЕНИЕ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЙОНОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Полученные сведения об одинаковых чертах структуры растительных сообществ двух модельных районов позволяют применить концепцию АЗ для инвентаризации и сравнения сублиторальной растительности дальневосточных морей России. Для этого выберем из имеющихся литературных источников сведения о тех доминантах сублиторальной растительности, для которых в разных районах Дальнего Востока формируются условия АЗ и которые образуют в этих районах ЭПС. Воспользуемся приведенными в этих источниках количественными данными либо словесными указаниями на то, что каждый обсуждаемый вид образует ЭПС, то есть количественно преобладает на отдельных участках растительности (см. раздел «Материалы и методы»). Приведем здесь сведения, содержащиеся в наиболее информативных работах, либо такие, которые отсутствуют в других источниках, сгруппировав их по районам. Поскольку показатели обилия доминантов уже приведены в ряде обобщающих работ (Гусарова и др., 1993; Клочкова, 1996; Блинова, 2014; Суховеева, Подкорытова, 2006; Ресурсы ..., 2020 и др.), воздержимся здесь от их рассмотрения.

В Приморье в качестве наиболее обильных доминантов сообществ О.А. Скарлато с соавторами (1967) для зал. Посыет указаны *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*, *Phyllospadix iwatensis*, *Saccharina japonica*, *S. latissima*, *S. cichorioides*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, *Corallina officinalis*, *Z. asiatica*, *Z. marina*, Л.П. Перестенко (1980) для зал. Петра Великого – *Ahnfeltia fastigiata* (Endlicher) Makienko, *Antithamnion sparsum* Tokida, *Chondrus pinnulatus*, *Chorda asiatica*, *Costaria costata*, *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye, *Ulva clathrata* (Roth) C.Agardh, *Desmarestia viridis*, *Odonthalia corimbifera*, *Phyllospadix iwatensis*, *Ptilota filicina*, *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville, *Neorhodomela teres* (Perestenko) Perestenko, *Saccharina cichorioides*, *S. latissima*, *S. japonica*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Turnerella mertensiana*, *Ulva fenestrata*, *Zostera marina*, *Z. asiatica*, Ю.А. Галышевой (2004) для залива Восток – *Chordaria flagelliformis*, *Corallina pilulifera*, *Costaria costata*, *Saccharina japonica*, *Ulva fenestrata*, *Zostera marina*, И.С. Гусаровой (2008) для Амурского залива – *Ceramium condoi* Yendo, *Saccharina cichorioides*, *Zostera japonica*, *Z. marina*, И.С. Гусаровой (2010) для глубоководной растительности северного Приморья – *Desmarestia viridis*, *Saccharina japonica*, *Melyvonnea erubescens* (Foslie) Athanasiadis et D.L. Ballantine, *Turnerella mertensiana*, Т.Л. Калитой и А.В. Скрипцовой (2014) для Уссурийского и Амурского заливов – *Chordaria flagelliformis*, *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*, *Phyllospadix iwatensis*, *Polysiphonia morrowii* Harvey, *Punctaria plantaginea*, *Saccharina cichorioides*, *Sargassum pallidum*, *Zostera asiatica*, *Z. marina*.

В СЗЯМ Н.Г. Ключкова (1996) указала виды рода *Alaria*, *Ceramium condoi*, *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Corallina pilulifera*, *C. officinalis*, *Hildenbrandia rubra* Nardo, *Saccharina cichorioides*, *Scytosiphon lomentaria*, *Neorhodomela larix*, автор перечислил ГД ассоциаций района (Дуленин, 2021) – *Agarum clathratum*, *Bossiella compressa*, *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*, *Kjellmaniella crassifolia*, *Neorhodomela larix*, *Saccharina japonica*, *S. cichorioides*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Odonthalia corymbifera*, *Ptilota asplenioides*, *Ulva fenestrata*, *Zostera marina*, *Z. asiatica*, *Phyllospadix iwatensis*, а также *Congregatocarpus kurilensis* (неопуб. данные).

У западного Сахалина К.М. Поздеев и В.Б. Поздеев (1992) указали *Agarum clathratum*, *Congregatocarpus kurilensis*, *Desmarestia viridis*, *Hildenbrandia rubra*, *Odonthalia corymbifera*, *Corallina officinalis*, *Phyllospadix iwatensis*, *Saccharina japonica*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Zostera marina*, Н.Г. Ключкова (1996) – *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Saccharina cichorioides*, *Corallina pilulifera*, *C. officinalis*, *Hildenbrandia rubra*, *Ceramium condoi*, *Neorhodomela larix*, М.В. Суховеева и А.В. Подкорытова (2006), в дополнение к перечисленным – *Z. asiatica*.

У восточного Сахалина В.В. Громов (1968б) в лагуне Буссе зал. Анива указал *Ahnfeltia fastigiata* и *Zostera asiatica*, Т.П. Бывалина и др. (1985) – *Kjellmaniella crassifolia* и *Saccharina japonica*, Л.П. Перестенко (1996) – *Agarum clathratum*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Saccharina latissima*, *Zostera marina*, Е.И. Блинова и др. (1999) – *Arthrothamnus kurilensis* Ruprecht, Е.И. Блинова (2014) – *Alaria esculenta*, *Saccharina japonica*.

В северной части Охотского моря Е.И. Блинова (1971) отметила *Alaria esculenta*, *Chondrus crispus*, *Crossocarpus lamuticus*, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes*, *Tichocarpus crinitus*, *Zostera marina*.

В СЗОМ М.В. Суховеева (1975, 1976) выделила *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, Л.П. Перестенко (1996) *Alaria esculenta*, *Boreolithothamnion sonderi* (Hauck) P.W. Gabrielson, Maneveldt, Hughey et V. Peña, *Crossocarpus lamuticus*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, автор (Дуленин, 2023) – *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes*, *Zostera marina*.

У Шантарских островов В.Б. Возжинская и Н.М. Селицкая (1970) указали *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, О.С. Рыбаков (1971) – *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, Л.П. Перестенко (1996) – *Laminaria appressirhiza*, *Crossocarpus lamuticus*.

У западной Камчатки Е.И. Блинова (1969, 1971) указала *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis cras-*

sipes, *Tichocarpus crinitus*, *Zostera marina*, В.Б. Возжинская и Е.И. Блинова (1970) – *Alaria esculenta*, *Desmarestia aculeata*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Ptilota asplenioides*, *Saccharina latissima*.

У восточной Камчатки Е.И. Блинова и И.С. Гусарова (1971) выделили *Hedophyllum dentigerum* (Kjellman) Starko, S.C. Lindstrom et Martone, *Laminaria longipes*, *Thalassiophyllum clathrus* (S.G. Gmelin) Postels et Ruprecht, М.В. Суховеева (1987а, б, 1988, по: Блинова, 2014) – *Alaria esculenta*, *Hedophyllum bongardianum* (Postels et Ruprecht) Yendo, *Laminaria yezoensis* Miyabe, *Saccharina latissima*, *Arthrothamnus bifidus* (S.G. Gmelin) J. Agardh, Л.П. Перестенко (1997) – *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *Chordaria flagelliformis*, *Hideophyllum yezoense* (Yamada et Tokida) A.D. Zinova, *Eualaria fistulosa* (Postels et Ruprecht) M.J. Wynne, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes* Bory, *L. yezoensis*, *Ptilota asplenioides*, *Saccharina latissima*, *Turnerella mertensiana*, *Hideophyllum yezoense*, *Thalassiophyllum clathrus*, *Zostera marina*, О.Н. Селиванова (2004) – *Agarum clathratum*, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *Thalassiophyllum clathrus*, Н.Г. Ключкова соавторами (2009а, б) – *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *Chordaria flagelliformis*, *Chorda asiatica*, *Corallina pilulifera*, *Dictyosiphon foeniculaceus* (Hudson) Greville, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *L. yezoensis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Ulva linza*.

У Южных Курильских островов И.С. Гусарова (1975) перечислила *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus kurilensis*, *Cymathaere fibrosa* Nagai, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum dentigerum*, *Laminaria longipes* *L. yezoensis*, *Odonthalia corymbifera*, *Thalassiophyllum clathrus*, а также (Гусарова, 2023, неопуб. данные) *Clathromorphum loculosum* (Kjellman) Foslie, В.И. Лукин (Лукин, 1979, по: Блинова, 2014) – *Alaria esculenta*, *Eualaria fistulosa*, *Thalassiophyllum clathrus*, *Neopolyporolithon arcticum* (Kjellman) P.W.Gabrielson, S.C.Lindstrom et Hughey, М.Б. Иванова и др. (1994) – *Ahnfeltia fastigiata*, Н.В. Евсеева (2007) – *Agarum clathratum*, *Ahnfeltia fastigiata*, *Arthrothamnus bifidus*, *Cymathaere fibrosa*, *Desmarestia viridis*, *Odonthalia corymbifera*, *Saccharina angustata*, *S. japonica*, *S. kurilensis* С.Е. Lane, С. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *Stephanocystis crassipes*, *Turnerella mertensiana*, *Zostera asiatica*, *Z. marina*, *Z. japonica*.

У северных Курильских островов В.И. Лукин (Лукин, 1974, по: Блинова, 2014) указал *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria yezoensis*, *Thalassiophyllum clathrus*, В.С. Огородников (2002, 2003) – *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *Cymathaere triplicata* (Postels & Ruprecht) J. Agardh, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *Thalassiophyllum clathrus*.

У Командорских островов О.Н. Селиванова (1998, 2004) указала *Agarum clathratum*, *Clathromorphum nereostratum* Lebednik, *Laminaria longipes*, *Hedophyllum bongardianum*, *H. dentigerum*, *Thalassiophyllum clathrus*.

У беринговоморских берегов Чукотки Н.Е. Толстикова (1890, 1982) привела *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Saccharina latissima*.

Не претендуя на исчерпывающую полноту, можно полагать, что использованные источники хорошо отражают имеющиеся знания о географическом распространении ЭПС в дальневосточных морях России. На это указывает значительное совпадение списков по данным разных авторов (например, О.А. Скарлато с соавторами (1967) и Л.П. Перестенко (1980) по Приморью, Л.П. Перестенко (1997) и Н.Г. Ключковой с соавторами (2009а, б) по восточной Камчатке, И.С. Гусаровой (1975) и Н.В. Евсеевой (2007) по южным Курилам и т.д. Поскольку исследования разных авторов имели свою специфику, отличались разными объемами и методическими подходами, невозможно ожидать полного совпадения полученных из их публикаций списков. Так, по СЗЯМ списки автора (Дуленин, 2021, 2024а) и списки, сделанные по монографии Н.Г. Ключковой (1996), сильно различаются. Это связано с тем, что Н.Г. Ключкова исследовала преимущественно мелководья заливов, бухт и прилегающих к ним участков, а автор – почти полный диапазон глубин формирования растительного покрова у открытых побережий. В связи с этим количественное сравнение списков разных авторов вряд ли возможно. Голученная картина будет дополняться по мере дальнейших исследований, особенно по относительно слабо изученным нижним ярусам растительности.

Всего применение концепции АЗ позволило выделить в сублиторали морей Дальнего Востока России 67 доминантов, формирующих ЭПС. Сведем полученные списки в аналитические таблицы, показывающие распределение таких доминантов по районам и ярусам растительности (табл. 7.1-7.4). Такие таблицы создают техническую основу для инвентаризации сублиторальной растительности, анализа ее богатства и распространения ее элементов в дальневосточном 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 ЭПС ряда доминантов в районах, где они ранее не обнаружены, и таким образом, позволяет планировать дальнейшие ценологические исследования.

Соотношение количества районов формирования видом ЭПС к общему числу районов целесообразно указать в процентах, проиллюстрировав распространение систематической группы или вида в регионе. Отношение числа видов, формирующих ЭПС в каждом районе к общему числу ЭПС, обнаруженных для Дальнего Востока, хорошо характеризует ценологическое богатство районов и может быть представлено в качестве коэффициента относительного ценологического богатства (ОЦБ, %) каждого района. В свою очередь, отношение числа районов распространения ЭПС вида к общему числу рассматриваемых районов целесообразно представить

в виде коэффициента относительного распространения (ОР, %). Два предложенных коэффициента позволяют выполнять количественный анализ качественных показателей: распределения и ценотического богатства сублиторальной растительности в дальневосточном регионе.

Меньше всего ЭПС обнаружено среди зеленых водорослей – всего 3 представителя рода *Ulva*. Формирование их АЗ отмечено лишь в 4 районах из 13. Для зеленых водорослей в целом, как и для наиболее широко распространенной *Ulva fenestrata* он составил 31 %. Распространение остальных двух доминантов минимально, поскольку формирование их АЗ ограничено лишь каким-либо одним районом. По имеющимся на сегодняшний день данным, сообщества зеленых водорослей следует отнести к узко распространенным. Величина относительной распространенности вполне соответствует имеющимся наблюдениям: общая ценотическая роль зеленых водорослей в растительном покрове сублиторали Дальнего Востока невелика, как и занимаемые ими площади дна. Тем не менее, возможно обнаружение ЭПС некоторых других видов, например для *Codium fragile* (Дуленин, Гусарова, 2016; Дуленин, 2019), *Acrosiphonia duriuscula* (Ruprecht) Yendo (Клочкова и др., 2009а), и т.п.

Таблица 7.1 – Распространение ЭПС зеленых водорослей в районах Дальнего Востока России

Вид	СЗОМ	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	СЗЯМ	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Ulva fenestrata</i>	*						*					*	*	4	31
<i>Ulva linza</i>					*									1	8
<i>Ulva clathrata</i>													*	1	8
Итого:	1				1		1					1	2		31
ОЦБ, %	1,5				1,5		1,5					1,5	3		

Примечание: здесь и далее в таблицах распространения ЭПС: ОР – относительное распространение, ОЦБ – относительное ценотическое богатство.

Кроме того, специализированные исследования могли бы существенно расширить имеющиеся сведения о распространении ЭПС указанных в таблице 7.1 видов. На Дальнем Востоке отмечены ЭПС не более чем по одному из видов зеленых водорослей для каждого района. Исключение составляет Приморье, где найдено 2 таких вида. Во всех районах присутствия ЭПС зеленых водорослей, их относительное ценотическое богатство составляет лишь 1,5 % регионального ценотического богатства и лишь для Приморья это показатель в 2 раза выше.

Бурые водоросли (класс Phaeophyceae) – систематическая группа, представители которой формируют основу сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России. Среди них

выделено 35 доминантов (табл. 7.2), для которых в рассматриваемых районах реализованы условия АЗ и вследствие этого формируются ЭПС. Картина, наблюдаемая на Дальнем Востоке России, вполне типична для умеренных и высоких широт, где бурые водоросли определяют общий облик растительности (Dayton, 1985; Coleman, Wernberg, 2017; Wernberg et al., 2019).

В отличие от зеленых, ЭПС бурых водорослей обнаружены во всех рассматриваемых районах. Из всех ЭПС, 25 доминантов формируют I ярус растительности, а 9 доминантов – II ярус. Величина ОЦБ составляет 8-24 %, в среднем 13 ± 2 %. На первом месте по ценотическому богатству стоят южные Курильские острова (ОЦБ=24 %), далее идет Приморье (ОЦБ=21 %), восточная Камчатка (ОЦБ=19 %), а замыкают список наиболее ценотически богатых регионов оба берега Татарского пролива – СЗЯМ и восточный Сахалин (ОЦБ по 16%, соответственно). Все остальные районы, прежде всего северные, отличаются значительно более низкими показателями ОЦБ – от 7 % у Шантарских островов до 10 % у западной Камчатки и Командорских островов.

Что касается распространения ЭПС, показатели ОР в этой группе наиболее высоки (от 8 до 69 %, в среднем 27 ± 3 %). Так, для *Stephanocystis crassipes* ОР=69 %. ЭПС этого доминанта обнаружены в 9 районах из 13. ЭПС *Alaria esculenta* отмечены в 8 районах из 13 (ОР=62 %). Однако если будет доказано, что сообщества алярий в оставшихся районах сложены *Alaria esculenta*, то ОР алярии может достичь 100 %. Широко распространены и ЭПС *Saccharina latissima*, ОР которых составляет 62 % и которые распространены в 8 различных регионах из 13. Замыкает список доминантов наиболее распространенных ЭПС *Agarum clathratum* (ОР=54%), формирующий сообщества почти во всех южных районах Дальнего Востока, кроме Приморья. Однако есть значительные шансы обнаружить его ЭПС и в этом регионе. Средняя величина ОР= 27 ± 3 более чем двукратно ниже наиболее распространенных доминантов. Близки к этому значению ОР доминантов, распространенных в нескольких соседних регионах, например *Laminaria appressirhiza* и *Pseudolessonia laminarioides*. Восемь доминантов имеют минимальный ОР=8% и распространены только в одном районе (например, *Cymathere fibrosa*, *C. triplicata* и т.д.). Интересно, что половина из них распространена у наиболее ценотически богатых южных Курильских островов.

Таблица 7.2 – Распространение ЭПС бурых водорослей в районах Дальнего Востока России

Вид	СЗОМ	Сев. Охотского моря	Шантарские о-ва	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские о-ва	Чукотка	Юж. Курильские о-ва	Сев. Курильские о-ва	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	СЗЯМ	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
Всего, I ярус:	6	6	5	6	10	6	2	14	9	6	7	8	7	13	100
<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
Всего II ярус:				1	4		3	1		4	4	6	7	7	54
Итого:	6	6	5	7	14	7	4	15	7	6	11	12	13	1	100
ОЦБ, %	9	9	7	10	21	10	6	22	10	9	16	18	19		

Второй (табл. 7.3) по ценотическому богатству группой являются красные водоросли (Rhodophyta). Среди них обнаружено 26 доминантов, образующих ЭПС. Все они формируют нижние ярусы растительности – со II по IV. Наиболее многочисленна (16 доминантов) группа ЭПС, формирующих II ярус и представленных кустистыми и пластинчатыми водорослями. В этот список входят широко распространенные на Дальнем Востоке виды; представляется, что он вряд ли будет существенно расширен. В III ярусе среди четырех формирующих ЭПС доминантов найдены только членистые известковые водоросли (представители порядка Corallinales). Здесь возможно обнаружение ЭПС, сформированных *Corallina officinalis* (Клочкова и др., 2009б).

В IV ярусе обнаружено 6 формирующих ЭПС доминантов. Однако из-за наиболее слабой изученности растительности этого яруса, при дальнейших исследованиях список таких доминантов может быть существенно расширен.

Несмотря на то, что почти все перечисленные виды красных водорослей широко распространены по всему Дальнему Востоку (Перестенко, 1994; Клочкова, 1998), ОЦБ отдельных районов в отношении красных водорослей весьма низко (1-18, в среднем 7 ± 2 %), в 2 раза ниже, чем для бурых водорослей. В некоторых районах – у берегов Чукотки и северных Курил, ЭПС красных водорослей вообще не описаны, а для Шантарских и Командорских островов указано лишь по одному образующему ЭПС виду. В то же время у берегов Приморья обнаружено 12 таких ЭПС, т.е. лишь на 2 меньше, чем среди бурых водорослей.

Показатели распространенности сообществ красных водорослей (ОР 8-31 %, в среднем 15 ± 2 %) также почти в 2 раза ниже, чем сообществ бурых. Например, максимально распространенные ЭПС с доминированием *Pachiarthron cretaceum* обнаружены только в четырех районах, а для ряда самых банальных на Дальнем Востоке видов, таких как *Tichocarpus crinitus*, *Odonthalia corymbifera* и др., ЭПС обнаружены только в трех районах. Из общего количества доминантов, для 12 (т.е. почти для половины) ЭПС обнаружены только в каком-либо одном районе.

Следует выделить 3 причины, объясняющие относительно малое количество и узкое распространение сообществ, сформированных красными водорослями в большинстве районов Дальнего Востока. Во-первых, как наши (Дуленин, 2021, 2023, 2024), так и литературные данные (Скарлато и др., 1967; Петров, Поздеев, 1992; Евсева, 2007) показывают, что ценотическая роль красных водорослей чаще всего состоит в формировании подчиненных ярусов в сообществах бурых, что естественно, учитывая определяющее значение бурых водорослей для формирования сублиторальной растительности всех районов Дальнего Востока.

Таблица 7.3 – Распространение ЭПС красных водорослей в районах Дальнего Востока России

Вид	СЗОМ	Сев. Охотского моря	Шантарские о-ва	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские о-ва	Чукотка	Юж. Курильские о-ва	Сев. Курильские о-ва	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	СЗЯМ	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Ahnfeltia fastigiata</i>								*		*			*	3	23
<i>Campilaephora kondoi</i>											*	*	*	3	23
<i>Chondrus crispus</i>		*												1	8
<i>C. pinnulatus</i>													*	1	8
<i>Congregatocarpus kurilensis</i>											*	*		2	15
<i>Crossocarpus lamuticus</i>	*	*	*											3	23
<i>Hideophyllum yezoense</i>					*									1	8
<i>Neohypophyllum middendorffii</i>	*									*	*			3	23
<i>Neorhodomela larix</i>										*	*			2	15
<i>Odonthalia corymbifera</i>								*		*	*			3	23
<i>Polysiphonia morrowii</i>													*	1	8
<i>Ptilota asplenioides</i>				*	*							*		3	23
<i>P. filicina</i>													*	1	8
<i>Rhodomela teres</i>													*	1	8
<i>Tichocarpus crinitus</i>		*		*	*									3	23
<i>Turnerella mertensiana</i>					*			*					*	3	23
Всего, II ярус:	2	3	1	2	3			3	2	5	5	7	10	77	
<i>Antithamnion sparsum</i>													*	1	8
<i>Bossiella compressa</i>										*	*			2	15
<i>Corallina pilulifera</i>					*					*	*	*		4	31
<i>Corallina officinalis</i>										*	*	*		3	23
Всего, III ярус:					1					3	3	3	4	31	
<i>Boreolithothamnion sonderi</i>	*													1	8
<i>Clathromorphum loculosum</i>								*						1	8
<i>Clathromorphum nereostratum</i>						*								1	8
<i>Melyvonnea erubescens</i>													*	1	8
<i>Neopolyporolithon arcticum</i>								*						1	8
<i>Hildenbrandia rubra</i>										*	*	*		3	23
Всего, IV ярус:	1					1		2		1	1	2	6	46	
Итого:	3	3	1	2	4	1		5	2	9	9	12	11	85	
ОЦБ, %	4	4	1	3	6	1		7	3	13	13	18			

Самостоятельные сообщества красные водоросли образуют существенно реже бурых. Во-вторых, хорошо видно, что наибольшее число сообществ (по 9-12 в каждом районе) и наиболее широкое их распространение (в трех районах) наблюдается на юге Дальнего Востока – в Приморье, СЗЯМ и у западного Сахалина в каждом, тогда, как наименьшее число сообществ (от 0 до 4 в каждом районе) обнаружено в северных районах от Шантарских островов до Чукот-

ки. Эта черта сложения растительности соответствует известной общей закономерности распределения флоры (Перестенко, 1994; Клочкова, 1998): общее число видов красных водорослей возрастает к югу. В связи с этим вполне ожидаемо, что на юге число образующих ЭПС видов будет больше, чем на севере, при этом они будут более широко распространены. Наконец, третья, вполне очевидная причина: наилучшим образом изучена растительность южных районов. В то же время по тем северным районам, где ЭПС красных водорослей не отмечены, сведения нередко ограничиваются несколькими публикациями, как по растительности Чукотки (Толстикова, 1980, 1982) и северных Курильских островов (Огородников, 2002, 2003, 2007). Весьма вероятно, что целенаправленные ценоотические исследования в этих районах помогут обнаружить там сообщества красных водорослей. В то же время очевидно, что эти сообщества будут немногочисленны.

Четвертая систематическая группа, представители которой формируют растительные сообщества в сублиторали морей Дальнего Востока – это морские травы сем. *Zosteraceae* (табл. 7.4). ЭПС морских трав образуют всего 4 доминанта, т.е. лишь одним видом больше, чем у самой ценоотически бедной группы зеленых водорослей. Их ОЦБ составляет лишь 1-6 %, в среднем 3 ± 1 %. Тем не менее, морские травы довольно широко распространены, а их ценоотическая роль в отдельных районах весьма значительна: так, в Приморье и СЗЯМ их поселения занимают большие площади дна, сравнимые с площадями поселений бурых водорослей (Паймеева, 1984; Дуленин, 2012; Ресурсы ..., 2020).

Таблица 7.4 - Распространение АЗ морских трав в районах Дальнего Востока России

Вид	СЗОМ	Сев. Охотского моря	Шантарские о-ва	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские о-ва	Чукотка	Юж. Курильские о-ва	Сев. Курильские о-ва	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	СЗЯМ	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Zostera asiatica</i>								*		*	*	*	*	5	38
<i>Z. japonica</i>								*					*	2	15
<i>Z. marina</i>	*	*		*	*			*		*	*	*	*	8	62
<i>Phyllospadix iwatensis</i>										*	*	*	*	3	23
Итого:	1	1		1	1			3		2	3	3	4	9	69
ОЦБ, %	1	1		1	1			4		3	4	4	6		

Наиболее широко распространены сообщества, образованные *Zostera marina* (ОР=62 %). Имеется 4 района, где они не обнаружены, однако это очевидно связано с отсутствием подходящих биотопов (защищенных мелководных бухт с мягкими грунтами) у берегов Шантарских,

северных Курильских и Командорских островов и со слабой изученностью побережий Чукотки. Второй по распространенности вид – *Z. asiatica*, формирует ЭПС во всех тепловодных районах Дальнего Востока от Приморья до южных Курильских островов. Все тепловодные районы – южные Курильские острова и Японское море, отличаются наибольшим богатством ЭПС морских трав – в каждом районе их не менее трех, а в самом тепловодном и топически разнообразном Приморье отмечены ЭПС всех четырех видов.

Предложенный подход позволяет ранжировать выделенные ЭПС по степени их распространенности в регионе. Аналогичным образом следует ранжировать и районы по степени ценотического богатства сублиторальной растительности. Просуммируем сведения о распространении сообществ морских макрофитов. График распределения количества ЭПС по районам (рис. 7.1) имеет трехмодальное распределение, что позволяет выделить 3 группы ЭПС по степени их распространения. Почти третья часть из них (32 % ЭПС, образованные, например, *Symathere triplicata*, *Chondrus crispus*, *Hideophyllum yezoense*, и другими видами) узко распространены и обнаружены только в пределах какого-либо одного района. С одной стороны, эта величина указывает на элементы ценотического своеобразия таких районов, с другой – вероятно, отражает недостаток их изученности. Около половины доминантов (51 %) образует ЭПС в 2-5 районах, часто соседних (например, все морские травы районов Японского моря). Наконец, имеется небольшое количество (9 %) максимально широко распространенных доминантов ЭПС, которые встречаются в 7-9 районах. К ним относятся такие максимально широко распространенные в северном полушарии Земли виды, как *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Zostera marina* и т.д. Очевидно, что представители последних двух групп – умеренно и широко распространенные доминанты, могут рассматриваться в качестве основы сублиторальной растительности морей Дальнего Востока.

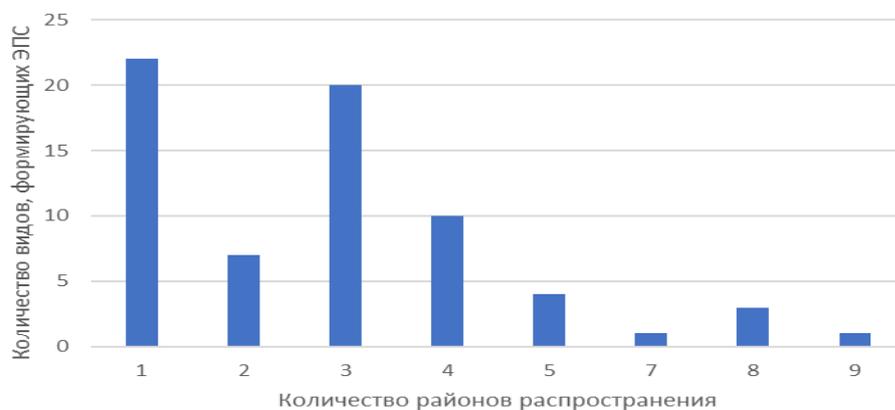


Рисунок 7.1 – Распределение ЭПС по количеству районов распространения. Столбец 1 – узко распространенные ЭПС, столбцы 2-5 – умеренно распространенные, столбцы 7-9 – широко распространенные

Ранжирование количества доминантов, формирующих ЭПС по районам (рис. 7.2) характеризует общее ценотическое богатство этих районов и позволяет выделить две их группы, резко отличающиеся по числу ЭПС: ценотически бедные 8 районов, в которых обнаружено 5-11 ЭПС и ценотически богатые 5 районов, где найдено 19-32 ЭПС. Самые бедные районы – Чукотка и Шантарские острова, где указано по 5 и 6 ЭПС, соответственно, а самый богатый район – Приморье с 32 сообществами. Ценотически бедные регионы как правило самые северные и холодноводные, за исключением восточного Сахалина, бедность которого обусловлена отсутствием подходящих для развития водорослевой растительности грунтов, вследствие чего участки растительности приурочены преимущественно к немногочисленным мысам (Блинова, 2014). Ценотически богатые районы, наоборот, расположены преимущественно на юге Дальнего Востока, за исключением восточной Камчатки. Общее увеличение ценотического богатства в Приморье связано с несколькими причинами. Это связано с общей закономерностью роста числа видов с севера на юг в соответствии с законом Гумбольдта-Уоллеса (Кафанов, Кудряшов, 2000), близостью к центру видообразования макрофитов у берегов Японии (Клочкова, 1996) и наибольшим топическим разнообразием прибрежной зоны Приморья, с протяженными открытыми побережьями и многочисленными бухтами и заливами (Лоция ..., 1984). Кроме того, растительность Приморья описана в наибольшем количестве публикаций (Калита, Скрипцова, 2014). Единственный ценотически богатый район на севере – восточная Камчатка. Причины этого сходны с таковыми для Приморья: район топически разнообразен (Лоция ..., 2017) и неплохо изучен (Перестенко, 1997; Селиванова, 1998, 2004; Клочкова и др., 2009а, б). Таким образом, распределение ценотического богатства по районам соответствует гипотезе 3, высказанной в Главе 2.

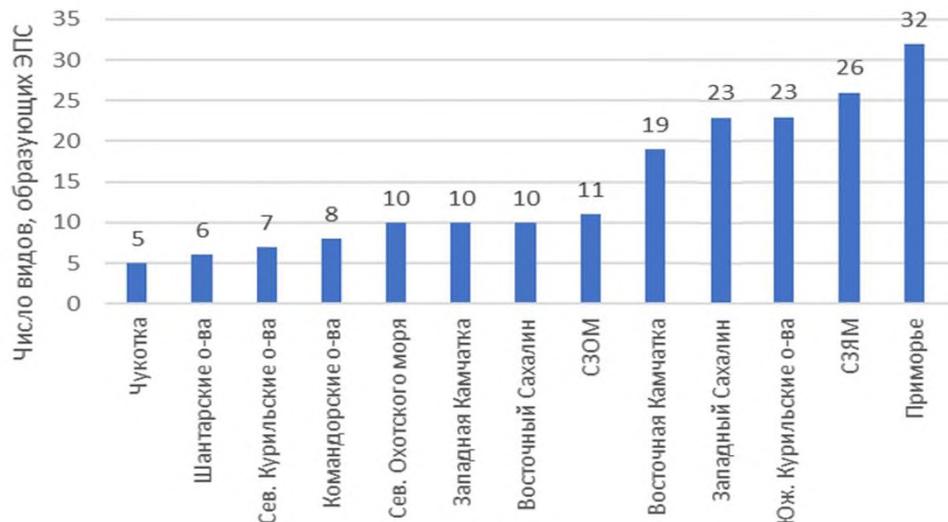


Рисунок 7.2 – Распределение ценотического богатства сублиторальной растительности морей Дальнего Востока по районам

Западная Камчатка и восточный Сахалин оказались одинаково ценотически бедны не только из-за суровости своих 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 в СЗОМ (Дуленин, 2015) и в северной части Охотского моря (Белый, 2011). Такая картина соответствует гипотезе 4, высказанной в Главе 2.

Поскольку основу дальневосточной морской растительности составляют бурые водоросли, состав и распределение ЭПС которых достаточно известны, то дальнейшие ценотические исследования, касающиеся сообществ красных и зеленых водорослей позволят существенно уменьшить разрыв между ценотически богатыми и ценотическими бедными районами, но не изменят рассмотренный график принципиально.

Сходство состава доминантов красных водорослей районов Дальнего Востока России обсуждала Л.П. Перестенко (1994). Она указывала, что «растительность дальневосточных морей распадается на 5 общностей: 1) япономорско-сахалинско-малокурильскую, 2) курильскую, 3) охотоморскую, 4) берингоморскую, 5) командорскую». Однако она не анализировала растительность прочих отделов макрофитов, а критерии выделения доминантов среди красных водорослей ею не были указаны. В связи с этим, рассмотрим общую картину сходства списков ЭПС, обнаруженных в разных районах (рис. 7.3). Она вполне ожидаема. В соответствии с предположениями, высказанными в разделе 2, ценотически сходными оказались, во-первых, все районы российской части Японского моря.

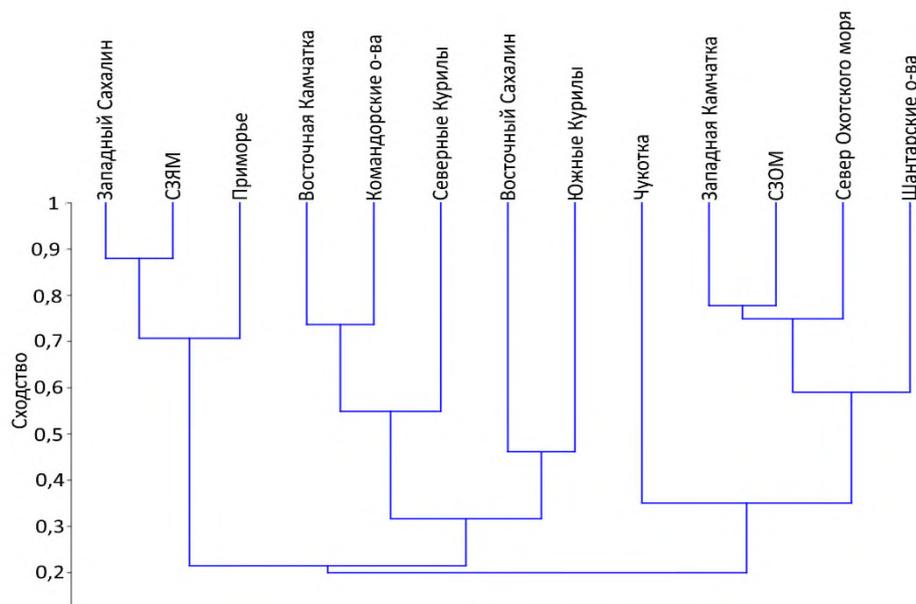


Рисунок 7.3 – Сходство списков ЭПС сублиторальной морской растительности районов Дальнего Востока России (метод парных групп, коэффициент Брея-Кёртиса)

Максимально сходны списки ЭПС западного Сахалина и СЗЯМ, что неудивительно, учитывая сходство природных условий противоположных берегов Татарского пролива (Лощина ..., 2003). Списки сообществ обоих районов Татарского пролива сходны с приморскими несколько меньше – на 72 %, что обусловлено значительной удаленностью (более 1000 км) наиболее ценотически богатого южного Приморья от СЗЯМ и западного Сахалина. 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. Предполагалось, что с последней группой будет сходна сублиторальная растительность Чукотки, однако она оказалась в отдельной ветви, что должно быть связано как с весьма суровыми условиями, так и со слабой изученностью этого района.

Хотя результаты кластерного анализа, как и результаты ранжирования районов, не позволяют однозначно связать их ценотические характеристики с географическим положением, однако в целом полученные результаты дают возможность выделить 3 группы районов: районы низкобореальной растительности (Приморье, западный Сахалин и СЗЯМ), районы широкобореальной растительности (восточный Сахалин, южные Курилы, северные Курилы, восточная Камчатка и Командорские острова) и районы высокобореальной растительности (Шантарские острова, СЗОМ, север Охотского моря, западная Камчатка и Чукотка). Первая группа районов наиболее ценотически богата, вторая включает богатые и бедные районы, а третья – наиболее ценотически бедна. Показанное деление отличается от результатов Л.П. Перестенко в силу выделения сообществ по единому критерию и анализа всех групп растительности.

Наименьшее ценотическое сходство (20 %) расположенных рядом модельных районов, у которых общими оказались лишь 2 ЭПС с доминированием *Stephanocystis crassipes* и *Zostera marina* оказалось вполне ожидаемо, поскольку эти разные по климатическим условиям районы к тому же разделены непреодолимым для морской растительности опресненным лиманом р. Амур, который и формирует дискретную биотическую границу. В то же время районы от восточного Сахалина до восточной Камчатки по результатам кластерного анализа объединяются в одну большую гроздь, где рядом расположенные районы имеют большую степень ценотического сходства, а удаленные – меньшую (рис. 7.3). Районы, включенные в этот кластер, образуют систему дуг, протяженную почти на 3 тыс. км в широтном направлении, а изменение ценотической структуры их растительности вместе несмотря на дискретные географические границы, в целом имеет континуальные черты. В общих чертах это соответствует изменениям в составе флоры этих районов (Клочкова, 1998; Семкин и др., 2010а, б, в). Такая картина в целом подтверждает гипотезу 5, высказанную в Главе 2.

Соотнесем флористическое и ценотическое богатство районов Дальнего Востока. Наиболее полные сведения о количестве видов флоры разных районов приводит Н.Г. Клочкова (1998).

Однако поскольку ее районирование не совпадает с использованным в настоящей работе (40 районов, значительно отличающихся по протяженности), используем здесь только сопоставимые данные (табл. 7.5), дополнив их сведениями по СЗЯМ (Дуленин, 2008).

Таблица 7.5 – Количество видов флоры и ценотическое богатство (ЭПС) некоторых районов Дальнего Востока России

Район	Количество видов	Количество ЭПС
Чукотка (зал. Анадырский)	100	5
Север Охотского моря	130	10
СЗОМ	147	11
Шантарские острова	169	6
Командорские острова	200	8
СЗЯМ	189	26
Приморье (зал. Петра Великого)	261	32

Хорошо видно, что ценотическое богатство районов соответствует уровню их флористического богатства – районы с самой богатой флорой, такие, как Приморье, имеют и наиболее богатые списки сообществ, а районы с самой бедной, как Чукотка – наиболее скудные списки ЭПС. Имеющиеся данные позволяют статистически описать цено-флористический градиент, т.е. зависимость между количеством видов флоры района и количеством формируемых в районе ЭПС (рис. 7.4). Градиент ($\alpha=0,15\pm 0,06$) хорошо выражен ($R^2=0,58$) и статистически значим ($p=0,047$). В среднем по региону из каждых 15 видов флоры один формирует сообщество в сублиторали.

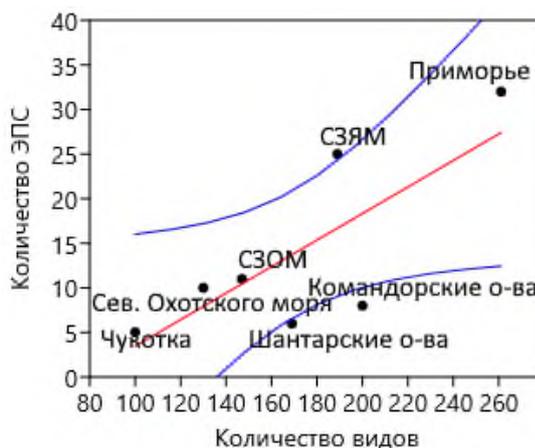


Рисунок 7.4 – Зависимость между количеством видов флоры и количеством сообществ макрофитов в сублиторали некоторых районов Дальнего Востока России

Существование такой зависимости статистически и экологически оправдано: в самом деле, чем богаче флора района, тем больше видов, которые обнаружат для себя условия адаптивной зоны, где добьются наибольшего успеха в борьбе за субстрат и сформируют ЭПС. Помимо тео-

ретического, построенный график имеет и практическое значение. Видно, что в районах, показанных точками ниже линии тренда (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 АЗ дало возможность на основании количественных данных и словесных описаний выделить ЭПС сублиторальной растительности всех районов Дальнего Востока России. Далее, использование концепции позволило показать основные «горизонтальные» характеристики распределения растительности: установить систематические группы, формирующие основу дальневосточной сублиторальной морской растительности, дать картину распределения сообществ по районам, охарактеризовать уровни ценологического богатства и сходства районов. Результаты анализа материалы позволили выявить и статистически охарактеризовать основные градиенты растительности: гео-ценологический, показывающий увеличение богатства растительности с севера на юг и флоро-ценологический, показывающий его зависимость от флористического богатства. Прделанная работа позволяет перейти к следующему этапу исследования растительности: построить ее «вертикальную» иерархическую структуру, т.е. выполнить синтаксономическую классификацию растительности и составить ее продромус.

ГЛАВА 8. ПРОДРОМУС СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

8.1 Инвентаризация растительности

На Дальнем Востоке России описания растительности, выполненные с позиций флороценологического подхода (Терийа и др., 2022), отсутствуют. До недавнего времени не было и валидно (т.е. в соответствии с требованиями МКФН) опубликованных синтаксонов растительности морей Дальнего Востока России. В настоящее время имеется только 2 таких работы (Дуленин, 2023, 2024б). За почти век целенаправленных исследований макрофитобентоса Дальнего Востока, данные, необходимые для описания растительности на флористических принципах так и не накоплены. Очевидно, что как в силу объективных особенностей сложения растительности региона (формирование АЗ отдельных видов, отсутствие их устойчивых сочетаний), так и в силу чисто технических причин (труднодоступность районов и крайне тяжелые условия проведения исследований), в собственном смысле слова флористическая классификация морской растительности Дальнего Востока скорее всего никогда не будет выполнена. Поэтому (с позиций МКФН) все синтаксоны, выделенные по литературным данным, описаны провизорно. При составлении продромуса решались задачи, во-первых, инвентаризации уже имеющихся описаний растительности на доминантных принципах по литературным данным, и во-вторых, синтаксономической классификаций выделенных сообществ.

Система флористической синтаксономии использована для того, чтобы сделать продромус удобочитаемым для широких кругов фитоценологов, использующих принципы МКФН. Эти принципы пригодны для синтаксономической классификации сообществ, описанных по доминантам (Василевич, 2010). Поскольку в водных сообществах основным критерием синтаксономической классификации растительности как раз и являются доминанты (Миркин, Наумова, 2012), синтаксоны выделены по доминантным видам, указанным в качестве диагностических. Описываемые морские сообщества моно- либо олигодоминантны (т.е. помимо ГД в них могут присутствовать доминанты подчиненных ярусов) и хорошо классифицируются, поэтому их синтаксономическая классификация близка к естественной, а объем предлагаемых синтаксонов велик. Классы и их подчиненные синтаксоны рассматриваются как петерсеновские сообщества соответствующих таксонов или экологических групп и поименованы по их названиям. Все ассоциации рассматриваются как ЭПС и выделены по одному наиболее обильному доминанту каждой ассоциации (Волвенко, 2018), который является ее диагностическим видом. Классы и их синтаксоны диагностируются, если в качестве доминанта главного яруса сообществ обнаруживается любой из их диагностических видов. Множество диагностических видов высших синтаксонов отражает множество их ассоциаций, поименованных по каждому из этих видов. Син-

таксоны выделены для бореальной зоны приазиатской части Тихого океана, включающей морские акватории Дальнего Востока России (Brummitt, 2001).

В качестве основы стандартной формы описания синтаксонов предлагаемого продромуса использована форма, предложенная ранее (Mucina, 2016) с некоторыми изменениями, связанными со спецификой настоящей работы и доминантного метода описания сообществ. Диагностические виды указаны только для высших синтаксонов. Для ассоциаций диагностическими видами являются их ГД. Кроме того, поскольку сообщества, описанные в соответствии с требованиями МКФН, в дальневосточных морях России отсутствуют, то синонимия предлагаемых синтаксонов не указана. Данные о синтаксонах неполны. По мере накопления сведений, в состав синтаксонов будут включаться другие ДВ, а сведения о географии их распространения и условиях обитания будут расширяться.

Идея встраивания сообществ, выделенных на основе доминантно-физиономического подхода в систему флористической синтаксономии не нова. Так, в наземной растительности, по данным В.И. Василевича (2010), «Около 5/6 ассоциаций выделено по доминантам, которые выступают единственными характерными видами ассоциаций». Такой опыт уже имеется для пресноводной растительности (Вейсберг, 2010). Очевидно, это связано с широким распространением флористической синтаксономии в настоящее время. Таким образом, использованный подход распространен и вполне продуктивен.

Встраивание синтаксонов, выделенных по доминантам, на основе концепции АЗ, в систему флористической синтаксономии имеет важное практическое преимущество по сравнению с выделением «флористических» синтаксонов, поскольку решает показанную в Главе 2 проблему их субъективности. Действительно, объем каждого синтаксона при нашем подходе однозначно определяется его ГД, что устраняет неопределенности при классификации, связанные с возможным субъективизмом авторов. Таким образом, еще одним следствием применения концепции АЗ оказывается тот факт, что исчезает объективная необходимость как в указании авторов номенклатурных комбинаций, так и в формировании консенсуса мнений исследователей по вопросу выделения каждого синтаксона. Эти обстоятельства не только радикально упрощают классификацию, но и делают ее результаты проверяемыми и воспроизводимыми.

Следующее практическое преимущество заключается в выявлении ЭПС. Такой подход соответствует принципу редукционизма (Миркин, Наумова, 2012), когда все множество описаний сводится к разумному минимуму классификационных единиц. В результате продромус получается максимально компактным и информативным, а избыточные и неоднозначные классификационные построения исключаются. Сведение количества классификационных единиц к минимуму используют и в рамках флористической методологии классификации донной морской растительности (Афанасьев и др., 2012).

В классической геоботанике существует проблема опознания ранее выделенных сообществ (Разумовский, 2011), когда геоботаник не может идентифицировать уже описанное сообщество непосредственно на местности. Редукционистский подход на основе модели ЭПС решает эту проблему, обеспечивая уверенное опознание сообществ как по результатам визуальных оценок ПП, так и по данным инструментального отбора проб. Выполненные нами наблюдения показывают, что наблюдатели различной квалификации – от ученых-альгологов до водолазов, вполне однозначно относят произвольные участки растительности к своим ассоциациям, опознавая (по аналогии с наземными сообществами – дубняками, ельниками и т.п.) «алярники», «сахаринники», «зостерники» и т.д. Даже визуально, без отбора проб со дна опознаются от 65 % ассоциаций в СЗЯМ до 83 % в СЗОМ (Дуленин, 2024а). Следует ожидать, что подобные результаты опознания сообществ будут и в других районах. Эти обстоятельства обеспечивают проверяемость и воспроизводимость гидрботанических описаний.

Использование концепции АЗ представляется полезным и для выделения высших синтаксонов. Поскольку определение АЗ, предложенное И.В. Волвенко (2018), подразумевает формирование адаптивных зон не только для видов, но и для высших таксонов, оно дает собственно экологическое основание для синтаксономической классификации растительности. В этом случае АЗ высшего таксона будет показывать распространение сообществ соответствующего ему синтаксона. Например, синтаксоны кл. *Zosteretea* будут выделены в границах АЗ представителей сем. *Zosteraceae* Dumortier (т.е. преимущественно, на рыхлых грунтах мелководий, в условиях умеренной или низкой гидродинамической нагрузки), синтаксоны кл. *Phaeophycetea* – в границах АЗ бурых водорослей (соответственно, от мелководий до максимальных глубин формирования сублиторальной растительности, на твердых грунтах, в условиях сильной, либо умеренной гидродинамической нагрузки) и т.д. Несмотря на то, естественная синтаксономическая классификация растительности – недостижимый на практике идеал, к которому можно лишь приближаться (Миркин и др., 1989), концепция АЗ представляется методологическим инструментом, который в наибольшей степени обеспечивает такое приближение.

Ниже приведен разработанный на основе концепции АЗ продромус сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России. Описания местообитаний синтаксонов представляют собой характеристики экологических условий формирования их АЗ.

Код: CHL

Класс: *Ulvophycetea* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества литоральных и сублиторальных зеленых макроводорослей класса *Ulvophyceae* K.R. Mattox et K.D. Stewart 1984 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Ulva clathrata*, *Ulva fenestrata*, *Ulva linza*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 20 м на естественных твердых грунтах и антропогенных субстратах, при гидродинамической нагрузке от сильной до слабой, у открытых берегов, во внешних и кутовых частях бухт и заливов, в условиях от олигосапробных до полисапробных.

Распространение: Нахождение сообществ класса следует ожидать во всех морях Дальнего Востока России. Помимо этого, сообщества зеленых водорослей класса *Ulvophyceae* распространены по всему миру.

Примечания: Для выделения класса и его сообществ использованы данные, полученные в СЗЯМ (Дуленин, 2021), дополненные литературными сведениями (Перестенко, 1980; Галышева, 2004; Ключкова, 1996; Скрипцова и др., 2018).

Код: CHL-01

Порядок: *Ulvetalia* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества сублиторальных макроводорослей порядка *Ulvales* Blackman et Tansley 1902 умеренных вод приазиатской части Тихого океана, принадлежащие II ярусу растительности.

Диагностические виды: Соответствуют таковым для класса.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 20 м, на твердых грунтах.

Распространение: Соответствует распространению класса (см. выше).

Примечания: Порядок может быть дополнен низшими синтаксонами в случае описания сообществ с доминированием других видов порядка *Ulvales*.

Код: CHL-02A

Союз: *Ulvion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей семейства *Ulvaceae* Японского моря.

Диагностические виды:

Местообитания: Соответствуют таковым для класса.

Распространение: Соответствует таковому у порядка.

Примечания: Соответствуют таковым для класса.

Код: CHL-02A01

Ассоциация: *Ulvetum clathratae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Ulva clathrata*.

Местообитания: Сублитораль до глубины 5 м, условия умеренной гидродинамической нагрузки, на твердых грунтах, олигосапробные местообитания при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Перестенко, 1980).

Russian Far East: AMU; КНА; **PRM**; SAK; KUR; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (Перестенко, 1980). Замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса.

Код: CHL-02A02

Ассоциация: *Ulvetum fenestratae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Ulva fenestrata* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Местообитания: Сублитораль до глубины 10 м, условия умеренной гидродинамической нагрузки, на твердых грунтах, олигосапробные условия, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: южное Приморье (Перестенко, 1980; Галышева, 2004; Скрипцова и др., 2018), материковое побережье Татарского пролива (Дуленин, 2024а). Весьма вероятно обнаружение фитоценозов ассоциации в северном Приморье, у западных берегов Сахалина и у материковых побережий Охотского моря и во всех предполагаемых районах распространения класса.

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; SAK; **KUR**; **КАМ**; **МАГ**.

Код: CHL-02A03

Ассоциация: *Ulvetum linzae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Ulva linza* восточной Камчатки.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 4 м, на твердых грунтах и антропогенных субстратах, при нормальной морской солености и опреснении.

Распространение: восточная Камчатка (Клочкова и др., 2009а).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; МАГ.

Код: РНА

Класс: *Phaeophycetea* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества литоральных и сублиторальных макроводорослей класса *Phaeophyceae* Kjellman 1891 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *A. kurilensis*, *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Costaria costata*, *Cymathere fibrosa*, *C. triplicata*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Ectocarpus siliculosus*, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *H. dentigerum*, *Kjellmaniella crassifolia*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinorhiza*, *L. yezoensis*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Punctaria plantaginea*, *Saccharina angustata*, *S. cichorioides*, *S. japonica*, *S. kurilensis*, *S. latissima*, *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *Scytosiphon lomentaria*, *Stephanocystis crassipes*, *Thalassiohyllum clathrus*.

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: 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, 2024а). 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; Евсеева, 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.

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; **КАМ**; **MAG**.

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

Код: **РНА-01В**

Союз: *Chordarion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей семейства Chordariaceae Greville 1830 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 10 м, на твердых грунтах, при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных местообитаниях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: заливы Находка (Галышева, 2004) и Петра Великого (Калита, Скрипцова, 2014), материковое и сахалинское побережья Татарского пролива (Клочкова, 1996), Берингово море: Анадырский залив (Толстикова, 1980), Тихий океан: восточная Камчатка (Перестенко, 1997).

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: **РНА-01В01**

Ассоциация: *Chordarietum flagelliformae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей с доминированием *Chordaria flagelliformis* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Местообитания: Совпадают с таковыми для союза.

Распространение: Совпадает с таковым для союза.

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; **КАМ**; **MAG**.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. источники, указанные для союза).

Код: **РНА-01В02**

Ассоциация: *Dictyosiphonetum foeniculaceae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей с доминированием *Dictyosiphon foeniculaceus* Берингова моря и Тихого океана.

Местообитания: Литораль и верхний этаж сублиторали, на заиленных и твердых грунтах, при умеренной или слабой гидродинамической нагрузке, в олиго- или мезосапробных местообитаниях, при нормальной морской солености или в условиях распреснения.

Распространение: Берингово море: Анадырский залив (Толстикова, 1980), Тихий океан: восточная Камчатка (Клочкова и др., 2009а). Вероятно формирование фитоценозов ассоциации у обоих берегов Татарского пролива (Клочкова, 1996).

Russian Far East: AMU; **KHA**; **PRM**; **SAK**; KUR; **KAM**; **MAG**.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. источники, указанные для союза).

Код: **РНА-01С**

Союз: *Ectocarpion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Ectocarpus* Lyngbye, 1819.

Диагностический вид: *Ectocarpus siliculosus*.

Местообитания: Сублитораль до глубины 5 м, на твердых грунтах, при умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море. Ранее сообщества были описаны в заливе Петра Великого (Перестенко, 1980).

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: **РНА-01С01**

Ассоциация: *Ectocarpetum siliculosae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей с доминированием *Ectocarpus siliculosus*.

Местообитания: Совпадают с таковыми для союза.

Распространение: Японское море: заливе Петра Великого (Перестенко, 1980).

Russian Far East: AMU; KHA; **PRM**; SAK; KUR; KAM; MAG.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (Перестенко, 1980).

Код: **РНА-01D**

Союз: *Punctarion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Punctaria* Greville, 1830.

Диагностический вид: *Punctaria plantaginea*.

Местообитания: Сублитораль до глубины 4 м на твердых грунтах при умеренной гидродинамической нагрузке в олигосапробных условиях.

Распространение: Японское море (Перестенко, 1980; Калита, Скрипцова, 2014).

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-01D01**Ассоциация:** *Punctarietum plantagineae* nom. prov.**Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Punctaria plantaginea*.**Местообитания:** Сублитораль до глубины 4 м, твердые грунты, сильная или умеренная гидродинамическая нагрузка, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.**Распространение:** Японское море. Ранее сообщества *Punctaria plantaginea* были выделены в зал. Петра Великого Японского моря (Перестенко, 1980; Калита, Скрипцова, 2014). Судя по косвенным данным, фитоценозы ассоциации могут формироваться у материкового и сахалинского берегов Татарского пролива (Клочкова, 1996).Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK;** KUR; КАМ; МАГ.**Примечания:** Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).**Код: РНА-01Е****Союз:** *Scytosiphonion* nom. prov.**Характеристика:** Морские сообщества макроводорослей рода *Scytosiphon* C.Agardh, 1820.**Диагностический вид:** *Scytosiphon lomentaria*.**Местообитания:** Сублитораль до глубины 4 м на твердых грунтах в олиго- и мезосапробных условиях при нормальной морской солености или в условиях опреснения.**Распространение:** Японское море (Скарлато и др., 1967; Клочкова, 1996).**Примечания:** Союз описан по литературным данным (см. выше).**Код: РНА-01Е01****Ассоциация:** *Scytosiphonetum lomentariae* nom. prov.**Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Scytosiphon lomentaria*.**Местообитания:** Совпадают с таковыми для союза.**Распространение:** Японское море. Ассоциация описана по литературным данным. Ранее сообщества *Scytosiphon lomentaria* были выделены в зал. Петра Великого Японского моря (Скарлато и др., 1967), а также у материкового и сахалинского берегов Татарского пролива (Клочкова, 1996).Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK;** KUR; КАМ; МАГ.**Примечания:** Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).**Код: РНА-01F****Союз:** *Desmarestion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Desmarestia* J.V.Lamouroux, 1813 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Desmarestia viridis*, *D. aculeata*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 12 м, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.

Распространение: Японское и Охотское моря.

Примечания: Союз описан по собственным данным (Дуленин, 2021). Замечания совпадают с таковыми для класса.

Код: РНА-01F01

Ассоциация: *Desmarestetum aculeatae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Desmarestia aculeata*.

Диагностический вид: *Desmarestia aculeata*.

Местообитания: Сублитораль, глубины 10-16 м, выходы твердых грунтов среди песков, олигосапробные местообитания, нормальная морская соленость.

Распространение: Охотское море: западная Камчатка.

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; MAG.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным, массовые поселения *Desmarestia aculeata* описаны у побережий западной Камчатки (Возжинская Блинова, 1970). Замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса.

Код: РНА-01F02

Ассоциация: *Desmarestetum viridae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Desmarestia viridis*.

Местообитания: Сублитораль, глубины 3-10 м, твердые галечно-валунные грунты, сильная или умеренная гидродинамическая нагрузка, олигосапробные условия, нормальная морская соленость.

Распространение: Японское и восточная часть Охотского моря. Ранее сообщества *Desmarestia viridis* были описаны для Японского моря в зал. Петра Великого (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980; Калита, Скрипцова, 2014), у западного Сахалина (Петров, Поздеев, 1992) и у южных Курил (Евсеева, 2007). Ассоциация *Desmarestetum viridae* впервые указана для северо-западной части Татарского пролива (Дуленин, 2021).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; КАМ; MAG.

Примечания: Замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Код: РНА-02**Порядок: *Laminariales* nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей порядка *Laminariales* Migula 1909, формирующие I ярус растительности умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *A. kurilensis*, *Costaria costata*, *Cymathere fibrosa*, *C. triplicata*, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *H. dentigerum*, *Kjellmaniella crassifolia*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *L. longipes*, *L. yezoensis*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Saccharina angustata*, *S. cichorioides*, *S. japonica*, *S. kurilensis*, *S. latissima*, *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *Stephanocystis crassipes*, *Thalassiophyllum clathrus*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 25 м на твердых грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного при сильной и умеренной гидродинамической нагрузки, в олиго- и мезосапробных условиях у открытых побережий и во внешних частях бухт и заливов при нормальной морской солености.

Распространение: На Дальнем Востоке России – Японское, Охотское, Берингово моря и Тихий океан. Сообщества водорослей порядка *Laminariales* распространены по всему миру (Encyclopedia ..., 2023).

Примечания: Синтаксон описан по данным автора из СЗЯМ и СЗОМ (Дуленин, 2021, 2023, 2024а) и литературным данным (Скарлато и др., 1967; Блинова, 1968, 1971, 2014; Возжинская, Селицкая, 1970; Рыбаков, 1971; Блинова, Гусарова, 1975; Гусарова, 1975; Лукин, 1979 (по: Блинова, 2014); Перестенко, 1980, 1996, 1997; Толстикова, 1980; Бывалина и др., 1985; Голиков и др., 1985; Фадеев, 1985; Петров, Поздеев, 1992; Клочкова, 1996; Пельтихина, 2000; Кашенко, 2002; Михайлова, 2000, 2006; Огородников, 2002, 2007; Селиванова, 2004; Кулепанов, Иванова, 2006; Суховеева, Подкорытова, 2006; Евсеева, 2007; Калита, Скрипцова, 2014; Михайлова и др., 2014).

Код: РНА-02А**Союз: *Agarion* nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей семейства *Agaraceae* Postels et Ruprecht 1840 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Agarum clathratum*, *Costaria costata*, *Thalassiophyllum clathrus*.

Местообитания: Литораль (Селиванова, 2004) и сублитораль до глубины 22 м (Дуленин, 2021, 2024б), условия сильной и умеренной гидродинамической нагрузки, на твердых грунтах при нормальной морской солености.

Распространение: Японское (Дуленин, 2021), южная часть Охотского (Перестенко, 1996) и Берингово моря (Селиванова, 2004), тихоокеанские побережья Камчатки (Перестенко,

1997), Курильских (Евсеева, 2007) и Командорских (Селиванова, 2004) островов. Сообщества представителей семейства *Agaraceae* в морях северной части Тихого и северо-западной части Атлантического океанов (Encyclopedia ..., 2023).

Примечания: Союз выделен по северо-западной части Татарского пролива (Дуленин, 2021, 2024б).

Код: РНА-02А01

Ассоциация: *Agaretum clathratae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей с доминированием *Agarum clathratum* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Местообитания: Литораль (Селиванова, 2004) и сублитораль до глубины 22 м, условия сильной и умеренной гидродинамической нагрузки, на твердых грунтах при уклоне дна от слабого до отвесного, олигосапробные местообитания у открытых берегов и во внешних частях бухт и заливов при нормальной морской солености. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Распространение: Японское море, Курильские острова, Берингово море, южная часть Охотского моря. Ранее сообщества *Agarum clathratum* выделены у западных (Петров, Поздеев, 1992) и восточных берегов Сахалина (Перестенко, 1996), у восточной Камчатки Командорских островов (Селиванова, 2004), и беринговоморских берегов Чукотки (Толстикова, 1980), у Курильских островов (Евсеева, 2007). Весьма вероятно нахождение фитоценозов ассоциации у берегов северного Приморья.

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; КАМ; МАГ.**

Примечания: Ассоциация *Agaretum clathratae* впервые указана в СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024б).

Код: РНА-02А02

Ассоциация: *Costarietum costatae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Costaria costata* бореальной зоны Японского моря.

Местообитания: Совпадают с таковыми для союза.

Распространение: Японское море: ранее сообщества *Costaria costata* описаны в заливе Петра Великого (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980; Кашенко, 2002; Калита, Скрипцова, 2014). Они формируются в заливе Владимира (Кулепанов, Иванова, 2006), у берегов южного Сахалина (Голиков и др., 1985) и северного Приморья (Суховеева, 1969). Охотское море: у южных Курильских островов (Скрипцова, 2024, личное сообщение). Возможно распространение сообществ с доминированием *Costaria costata* и у американских побережий Тихого океана в пределах бореальной зоны (Encyclopedia ..., 2023).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация *Costarietum costatae* впервые указана для СЗЯМ (Дуленин, 2021).

Код: **РНА-02А03**

Ассоциация: *Thalassiphyllium clathrae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей с доминированием *Thalassiphyllum clathrus* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Thalassiphyllum clathrus*.

Местообитания: Литораль (Селиванова, 2004) и сублитораль до глубин 17 м, в условиях сильной и умеренной гидродинамической нагрузки, на твердых грунтах, в олигосапробных местообитаниях, при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское море, Берингово море, Тихий океан. Ранее сообщества *Thalassiphyllum clathrus* выделены у восточных берегов Камчатки (Перестенко, 1997), у Командорских (Селиванова, 2004) и Курильских островов (Лукин, 1974, по: Блинова, 2014; Гусарова, 1975).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: **РНА-02В**

Союз: *Alarion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей сем. *Alariaceae* Setchell et N.L.Gardner 1925 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Alaria esculenta*, *Eualaria fistulosa*.

Местообитания: Сублитораль, глубины 0-18 м, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олиго- или мезосапробных местообитаниях, при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское (Возжинская, Селицкая, 1970; Блинова, 1971, 2014; Перестенко, 1996; Дуленин, 2023), Берингово (Толстикова, 1980), Японское (Клочкова, 1996) моря, Тихий океан (Перестенко, 1997; Краан, 2020). Союз выделен по северо-западной части Охотского моря (Дуленин, 2023).

Примечания: Замечания совпадают с таковыми для класса. В составе союза могут быть описаны ассоциации с доминированием других представителей сем. *Alariaceae*. Союз выделен по СЗОМ (Дуленин, 2023).

Код: **РНА-02В01**

Ассоциация: *Alarietum esculentae* Dulenin 2023.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Alaria esculenta* северной части Охотского моря.

Местообитания: Сублитораль до глубины 11 м, на твердых естественных грунтах при уклоне дна от незаметного до крутого, в условиях сильной гидродинамической нагрузки, у открытых берегов или в слабо защищенных от волнового воздействия бухтах и заливах, в олигосапробных местообитаниях, при нормальной морской солености. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Распространение: Показано, что представители рода *Alaria* северной части Охотского моря (Клочкова и др., 2019, Скрипцова, 2023, неопубликованные данные, личное сообщение) являются *Alaria esculenta*. Поскольку сообщества с доминированием *Alaria esculenta* формируются в морях и океанах бореальной и арктической зон северного полушария Земли (Encyclopaedia ..., 2023; Kraan, 2020), весьма вероятно что сообщества представителей *Alaria* в других районах – у Шантарских (Возжинская, Селицкая, 1970) и Курильских (Гусарова, 1975) островов, у берегов восточного Сахалина (Блинова, 2014), в Беринговом море – у берегов Анадырского залива (Толстикова, 1980) и восточной Камчатки (Перестенко, 1997), в Татарском проливе (Клочкова, 1996) также являются фитоценозами ассоциации *Alarietum esculentae*.

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; КАМ; МАГ.**

Примечания: Замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса. Ассоциация *Alarietum esculentae* описана автором по СЗОМ (Дуленин, 2023).

Код: РНА-02В02

Ассоциация: *Eualarietum fistulosae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Eularia fistulosa* восточной Камчатки, Командорских и Курильских островов.

Местообитания: Сублитораль до глубины 18 м, на твердых естественных грунтах у открытых берегов при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское и Берингово моря, Тихий океан. Ассоциация распространена у берегов восточной Камчатки (Перестенко, 1996; Подкорытова, Суховеева, 2006; Клочкова и др., 2009б), у Курильских (Гусарова, 1975; Лукин, 1979 (по: Блинова, 2014); Огородников, 2002; 2007) и Командорских островов (Сидоров, 1988).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; КАМ; МАГ.**

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02С

Союз: *Arthrotamnion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей сем. *Arthrothamnaceae* Petrov 1974 восточной части Охотского моря и прилегающей к нему части Тихого океана.

Диагностические виды: *Arthrothamnus bifidus*, *A. kurilensis*.

Местообитания: Сублитораль до глубины 15 м, условия сильной гидродинамической нагрузки, олигосапробные местообитания, нормальная морская соленость.

Распространение: Охотское море, Тихий океан. Союз распространен у тихоокеанских берегов Камчатки (Перестенко, 1997; Блинова, 2014), у охотоморских и тихоокеанских побережий Курильских островов (Гусарова, 1975; Евсева, 2007; Огородников, 2007).

Примечание: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02С01

Ассоциация: *Arthrotamnetum bifidae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Arthrothamnus bifidus* Охотского моря и прилегающей к нему части Тихого океана.

Местообитания: Сублитораль до глубины 15 м, на твердых естественных грунтах в условиях сильной гидродинамической нагрузки, у открытых берегов.

Распространение: Совпадает с распространением союза.

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; **KUR**; **КАМ**; MAG.

Примечание: Ассоциация описана по литературным данным (Гусарова, 1975; Евсева, 2007).

Код: РНА-02С02

Ассоциация: *Arthrotamnetum kurilensae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *A. kurilensis* Курильских островов и южного Сахалина.

Диагностический вид: *A. kurilensis*.

Местообитания: Сублитораль до глубины 10 м, на твердых естественных грунтах в условиях сильной гидродинамической нагрузки, у открытых берегов.

Распространение: Охотское море, Тихий океан. Ассоциация распространена у южных Курильских островов (Гусарова, 1975) и юго-восточных берегов Сахалина (Блинова, 2014).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; **SAK**; **KUR**; КАМ; MAG.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02Е

Союз: *Cymatherion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Cymathaere* J. Agardh, 1868 Курильских островов.

Диагностические виды: *Cymathere fibrosa*, *C. triplicata*

Местообитания: Сублитораль до глубины 20 м, преимущественно при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.

Распространение: Курильские острова (Гусарова, 1975; Евсеева, 2007).

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

Код: РНА-02Е01

Ассоциация: *Cymatheretum fibrosae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Cymathere fibrosa* южных Курильских островов.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 3-11 м, на галечных, валунных и скальных естественных естественных грунтах, при сильной гидродинамической нагрузке, у открытых берегов, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Тихоокеанская сторона южных Курильских островов (Гусарова, 1975; Евсеева, 2007).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; **KUR**; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02Е02

Ассоциация: *Cymatheretum triplicatae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Cymathere triplicata* северных Курильских островов.

Диагностические виды: *Cymathere triplicata*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 1-18 м, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: охотоморские побережья северных Курильских островов (Огородников, 2002, 2003).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; **KUR**; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02F

Союз: *Hedophyllion* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей рода *Hedophyllum* Setchell, 1901 Берингова и Охотского морей и северо-восточной части Тихого океана.

Диагностические виды: *Hedophyllum bongardianum*, *H. dentigerum*.

Местообитания: В сублиторали на твердых грунтах, на глубинах до 10 м у мысов и открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Тихий океан: восточная Камчатка (Перестенко, 1997), Берингово море: Командорские острова (Селиванова, 2004), Охотское море: южные Курильские острова (Евсеева, 2007).

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02F01

Ассоциация: *Hedophylletum bongardianae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Hedophyllum bongardianum* Берингова моря и северо-западной части Тихого океана.

Диагностический вид: *Hedophyllum bongardianum*.

Местообитания: Сублитораль, на глубинах до 10 м, на твердых естественных грунтах, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Берингово море: Командорские острова (Селиванова, 2004), северо-восточная Камчатка (Перестенко, 1997), Тихий океан: юго-восточная Камчатка (Селиванова, 2004).

Russian Far East: AMU; KHA; PRM; SAK; KUR; **КАМ; МАГ.**

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02F02

Ассоциация: *Hedophylletum dentigerae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *H. dentigerum* Берингова моря и северо-западной части Тихого океана.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 10 м, на твердых естественных грунтах, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Берингово море: Командорские острова (Селиванова, 2004), Тихий океан: юго-восточная Камчатка (там-же).

Russian Far East: AMU; KHA; PRM; SAK; KUR; **КАМ; МАГ.**

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02G

Союз: *Kjellmaniellion* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей рода *Kjellmaniella* Miyabe, 1902 Японского и южной части Охотского моря.

Диагностический вид: *Kjellmaniella crassifolia*.

Местообитания: Сублитораль, на твердых грунтах, на глубинах до 20 м у мысов и открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных местообитаниях, в условиях нормальной морской солености.

Распространение: В Японское море (Дуленин, 2021, 2024а), в Охотском море – южные Курильские острова (Гусарова, 1975) и восточный Сахалин (Бывалина и др., 1985).

Примечания: Союз выделен по СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а).

Код: РНА-02G01

Ассоциация: *Kjellmaniellum crassifoliae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Kjellmaniella crassifolia* Японского и южной части Охотского моря.

Местообитания: Сублитораль, валунные и галечные грунты, на глубинах 5-20 м при уклоне дна от незаметного до слабого, у мысов и открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: северо-западная часть Татарского пролива (Дуленин, 2021, 2024а), Охотское море: восточный Сахалин (Бывалина и др., 1985).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; **SAK**; KUR; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация *Kjellmaniellum crassifoliae* впервые указана в СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а). Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает в сентябре.

Код: РНА-02Н

Союз: *Pseudolessonion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Pseudolessonia* G.Y. Cho, N.G. Klochkova, T.N. Krupnova et Boo, 2006 северной части Охотского моря.

Диагностический вид: *Pseudolessonia laminarioides*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 6 м, при умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское море.

Примечания: Союз выделен по СЗОМ (Дуленин, 2023).

Код: РНА-02Н01

Ассоциация: *Pseudolessonietum laminarioidae* Dulenin 2023.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Pseudolessonia laminarioides* северной части Охотского моря.

Диагностические виды: *Pseudolessonia laminarioides*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 6 м с твердыми естественными грунтами, при уклоне дна от незаметного до слабого, в условиях умеренной гидродинамической нагрузки, преимущественно под защитой мысов от господствующего направления волн, а также во внешних частях бухт и заливов, в олигосапробных местообитаниях, при нормальной морской солености. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает к середине лета.

Распространение: Северная часть Охотского моря от Шантарских островов до западной Камчатки. Нахождение сообществ с доминированием *Pseudolessonia laminarioides* отмечали у Шантарских островов (Возжинская, Селицкая, 1970; Перестенко, 1996) и в северо-западной ча-

сти Охотского моря (Перестенко, 1996; Дуленин, 2023). Отмечено формирование собственных поселений псевдолессонии (без выделения сообществ) в северной и восточной части Охотского моря у побережий Магаданской области и западной Камчатки (Блинова, 1968, 1971).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация *Pseudolessonietum laminarioidae* описана по СЗОМ (Дуленин, 2023).

Код: РНА-02I

Союз: *Laminarion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Laminaria* J.V.Lamouroux умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *L. longipes*, *L. yezoensis*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 20 м, преимущественно условия сильной и умеренной гидродинамической нагрузки, олигосапробные местообитания.

Распространение: Охотское (Возжинская, Блинова, 1970; Блинова, 1971; Рыбаков, 1971; Перестенко, 1996; Дуленин, 2015) и Берингово моря (Селиванова, 2004), прилегающая к ним часть Тихого океана (Перестенко, 1997). Помимо азиатских, сообщества ламинарий могут быть обнаружены у американских берегов Тихого океана (Encyclopedia ..., 2023).

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02I01

Ассоциация: *Laminarietum appressirhizae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Laminaria appressirhiza* северной части Охотского моря.

Диагностические виды: *Laminaria appressirhiza*

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 20 м, на валунных и скальных естественных грунтах при уклоне дна от слабого до отвесного, при сильной гидродинамической нагрузке у мысов и у открытых берегов, в олигосапробных условиях при нормальной морской солёности.

Распространение: Охотское море: западная Камчатка (Возжинская, Блинова, 1970), северная часть моря (Блинова, 1971), СЗОМ (Дуленин, 2015), Шантарские острова (Рыбаков, 1971; Перестенко, 1996).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02I02

Ассоциация: *Laminarietum inclinatorhizae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Laminaria inclinatorhiza* северной части Охотского моря.

Местообитания: Сублитораль, на глубинах до 20 м, на валунных и скальных естественных грунтах, при уклоне дна от слабого до отвесного, при сильной гидродинамической нагрузке, у мысов и у открытых берегов, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Северная часть Охотского моря от Шантарских островов на западе до охотоморского побережья Камчатки на востоке. На доминирование вида в структуре растительности указывали В.Б. Возжинская и Е.И. Блинова (1970) у западной Камчатки, Е.И. Блинова (1971) – в северной части Охотского моря, О.С. Рыбаков (1971) – у Шантарских островов. Позднее было указано на формирование самостоятельных сообществ *Laminaria inclinatorhiza* в СЗОМ (Дуленин, 2015).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02I03

Ассоциация: *Laminarietum longipesae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Laminaria longipes* Берингова моря и прилегающей к нему части Тихого океана.

Диагностический вид: *Laminaria longipes*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 6 м, на валунных и скальных естественных грунтах при уклоне дна от слабого до отвесного, при сильной гидродинамической нагрузке, у открытых берегов, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Курильские острова, восточная Камчатка, Командорские острова. На доминирование вида в структуре растительности восточной Камчатки указывали Е.И. Блинова и И.С. Гусарова (1971), северных Курил – В.С. Огородников (2002, 2007). Ассоциации с доминированием *Laminaria longipes* выделены Л.П. Перестенко (1997) у восточной Камчатки и О.Н. Селивановой (2004) – у восточной Камчатки и у Командорских островов. Помимо азиатских, сообщества с доминированием вида могут быть обнаружены у американских берегов Тихого океана (Encyclopedia ..., 2023).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02I04

Ассоциация: *Laminarietum yezoensae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Laminaria yezoensis* Курильских островов (Encyclopedia ..., 2023).

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 20 м, на валунных и скальных естественных грунтах, при уклоне дна от слабого до отвесного, при сильной гидродинамической нагрузке, у открытых берегов, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Курильские острова. Сообщества с доминированием *Laminaria yezoensis* описаны у северных Курильских островов (Лукин, 1974 по: Блинова, 2014), ассоциация с доминированием этого вида выделена у южных Курильских островов И.С. Гусаровой (1975). Сообщества с доминированием *Laminaria yezoensis* могут быть обнаружены у американских берегов Тихого океана (Encyclopedia ..., 2023).

Russian Far East: AMU; KHA; PRM; SAK; **KUR**; KAM; MAG.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНА-02J

Союз: *Saccharinion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Saccharina* Stackhouse, 1809 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Saccharina angustata*, *S. cichorioides*, *S. japonica*, *S. kurilensis*, *S. latissima*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 22 м, преимущественно условия сильной и умеренной гидродинамической нагрузки, олигосапробные местообитания.

Распространение: Японское (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980; Фадеев, 1985; Петров, Поздеев, 1992; Паймеева, Гусарова, 1993; Ключкова, 1996; Кашенко, 2002; Гусарова, 2008, 2010; Калита, Скрипцова, 2014; Дуленин, 2021, 2024а), Охотское (Голиков и др., 1985; Гусарова и др., 1993; Дуленин, 2023) и Берингово (Толстикова, 1980; Перестенко, 1997; Селиванова, 2004) моря, прилегающие к ним части Тихого океана (Перестенко, 1997; Селиванова, 2004; Евсеева, 2007). Помимо этого сообщества с доминированием сахарин формируются в бореальных и арктических водах морей и океанов северного полушария Земли (Araújo et al., 2016; Kvile et al., 2022; Encyclopedia ..., 2023), в т.ч. в России в Белом и Баренцевом морях (Пельтихина, 2000; Михайлова, 2000, 2006; Михайлова и др., 2014).

Примечания: Союз *Saccharinion* выделен по СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а).

Код: РНА-02J01

Ассоциация: *Saccharinetum angustatae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Saccharina angustata* тихоокеанского побережья южных Курильских островов.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 25 м, на валунных и скальных естественных грунтах, при сильной гидродинамической нагрузке, у открытых берегов, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Тихоокеанские побережья южных Курильских островов (Евсеева, 2007).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; **KUR**; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным, выделена Н.В. Евсеевой (2007).

Код: РНА-02J02

Ассоциация: *Saccharinetum cichorioidae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Saccharina cichorioides*.

Диагностический вид: *Saccharina cichorioides*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 15 м, с твердыми естественными грунтами, при уклоне дна от незаметного до вертикального, при умеренной гидродинамической нагрузке, у открытых побережий и во внешних частях бухт и заливов, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: сообщества с доминированием *Saccharina cichorioides* описаны на отдельных участках зал. Петра Великого (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980, Гусарова, 2008; Калита, Скрипцова, 2014). Указано на доминирование этого вида в структуре растительности у материковых и сахалинских берегов Татарского пролива (Клочкова, 1996). Ассоциация *Saccharinetum cichorioidae* впервые указана в СЗЯМ севернее 50° с.ш. (Дуленин, 2021, 2024а).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; КАМ; МАГ.

Примечания: Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Код: РНА-02J03

Ассоциация: *Saccharinetum japonicae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Saccharina japonica* Японского и Охотского морей.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 22 м, на твердых естественных грунтах, при уклоне дна от незаметного до крутого, преимущественно при сильной гидродинамической нагрузке, у открытых берегов и мысов, в олигосапробных местообитаниях при нормальной морской солености. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Распространение: Японское и южная часть Охотского моря. Ранее сообщества *Saccharina japonica* выделены для Японского моря в зал. Посьет (Скарлато и др., 1967), у о. Монерон (Фадеев, 1985), у материковых побережий северного Приморья (Паймеева, Гусарова,

1993; Гусарова, 2010), у о. Фуругельма (Кашенко, 2002), у юго-западных берегов Сахалина (Петров, Поздеев, 1992), в СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а), для Охотского моря у берегов юго-восточного Сахалина (Голиков и др., 1985), у южных Курил (Евсеева, 2007).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация *Saccharinetum japonicae* описана в СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а).

Код: РНА-02J04

Ассоциация: *Saccharinetum kurilensae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Saccharina kurilensis*.

Диагностический вид: *Saccharina kurilensis*.

Местообитания: Сублитораль, на глубинах 2-15 м с галечными, валунными, глыбовыми и скальными грунтами, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, у открытых побережий, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Южные Курильские острова (Евсеева, 2007).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; **KUR**; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация *Saccharinetum kurilensae* выделена по литературным данным. Ассоциация с доминированием *Saccharina kurilensis* описана Н.В. Евсеевой (2007).

Код: РНА-02J05

Ассоциация: *Saccharinetum latissima* Dulenin 2023.

Характеристика: Сублиторальные сообщества макроводорослей морей с доминированием *Saccharina latissima* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностический вид: *Saccharina latissima*.

Местообитания: Сублитораль, глубины до 9 м, твердые естественные или внесенные искусственные грунты, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, олигосапробные условия, с соленостью 24-35 ‰.

Распространение: Тихий океан - восточная Камчатка (Перестенко, 1997), Берингово море – Анадырский залив (Толстикова, 1980); Охотское море – повсеместно, кроме Курильских островов (Блинова, 1968; Голиков и др., 1985; Гусарова и др., 1993; Перестенко, 1996, Дуленин, 2023), Японское море – залив Петра Великого (Перестенко, 1980). Помимо этого сообщества с доминированием *Saccharina latissima* формируются в бореальных и арктических водах морей и океанов северного полушария Земли (Araujo et al., 2016; Kvile et al., 2022; Encyclopedia ..., 2023), в т.ч. в России в Белом и Баренцевом морях (Пельтихина, 2000; Михайлова, 2000, 2006; Михайлова и др., 2014).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; **КАМ**; **МАГ**.

Код: РНА-03**Порядок: *Sargassetalia* nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей сем. *Sargassaceae* Kützing 1843 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *Stephanocystis crassipes*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 10 м, при сильной, умеренной и слабой гидродинамической нагрузке, олиго- и мезосапробные местообитания.

Распространение: Охотское (Гусарова и др., 1993; Евсеева, 2007; Дуленин, 2023) и Японское моря (Скарлато и др., 1967; Погребов, Кашенко, 1976; Перестенко, 1980; Бывалина и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992; Калита, Скрипцова, 2014; Скрипцова и др., 2018; Дуленин, 2023).

Примечания: Порядок *Sargassetalia* выделен по СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а).

Код: РНА-03А**Союз: *Sargassion* nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Sargassum* C.Agardh, 1820 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: Совпадают с таковыми для порядка.

Местообитания: Совпадают с таковыми для порядка.

Распространение: Совпадает с таковым для порядка.

Примечания: Союз *Sargassion* описан по СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а). Сообщества рода *Sargassum* могут быть обнаружены по всему миру (Encyclopedia ..., 2023).

Код: РНА-03А01**Ассоциация: *Sargassetum miyabae* nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Sargassum miyabei*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 10 м, на твердых естественных грунтах, при уклоне дна от незаметного до крутого, у открытых берегов, а также во внешних и кутовых частях бухт и заливов, при сильной, умеренной или слабой гидродинамической нагрузке, в олиго- и мезосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское и Охотское моря. Сообщества с доминированием *Sargassum miyabei* описывали в заливе Петра Великого Японского моря (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980) и у западного побережья Сахалина (Петров, Поздеев, 1992). Ассоциация *Sargassetum miyabae* впервые указана в СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; **KUR**; **КАМ**; **MAG**.

Примечания: Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Код: РНА-03А02

Ассоциация: *Sargassetum pallidae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Sargassum pallidum* Японского моря.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 3-10 м, на твердых естественных грунтах, при уклоне дна от незаметного до слабого, у открытых берегов или во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море. Сообщества с доминированием *Sargassum pallidum* описаны в зал. в Петра Великого (Скарлато и др., 1967; Погребов, Кашенко, 1976; Перестенко, 1980; Калита, Скрипцова, 2014), у берегов южного Сахалина (Петров, Поздеев, 1992) и т.д. Ассоциация *Sargassetum pallidae* впервые описана в СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; КАМ; МАГ.**

Примечания: Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Код: РНА-03В

Союз: *Stephanocystion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Stephanocystis* Trevisan, 1843 Японского и Охотского морей.

Диагностические виды: *Stephanocystis crassipes*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 2-10 м, на твердых естественных грунтах, преимущественно во внешних или внутренних частях бухт и заливов, под защитой мысов, при умеренной гидродинамической нагрузке, в олиго- и мезосапробных условиях.

Распространение: Японское (Перестенко, 1980; Бывалина и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992; Скрипцова и др., 2018; Дуленин, 2021) и Охотское (Евсеева, 2007) моря. Помимо этого, сообщества рода *Stephanocystis* могут быть обнаружены у американских побережий Тихого океана (Encyclopedia ..., 2023).

Примечания: Союз *Stephanocystion* впервые указан в СЗЯМ (Дуленин, 2021).

Код: РНА-03В01

Ассоциация: *Stephanocystetum crassipae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Stephanocystis crassipes* Японского и Охотского морей.

Диагностический вид: *Stephanocystis crassipes*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 2-10 м, на твердых естественных грунтах при уклоне дна от незаметного до слабого, у открытых берегов под защитой мысов от прямого действия волн, во внешних и кутовых частях бухт и заливов, при умеренной и слабой гидродинамической нагрузке, в олиго- и мезосапробных условиях.

Распространение: Японское и Охотское моря. В Японском море сообщества с доминированием *Stephanocystis crassipes* описаны в зал. Петра Великого Японского моря (Перестенко, 1980; Скрипцова и др., 2018), в СЗЯМ (Дуленин, 2024б), у берегов западного Сахалина (Бывалина и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992), в Охотском море – у западной Камчатки (Блинова, 1969, 1971), у Шантарских островов (Возжинская, Селицкая, 1970), в северной части Охотского моря (Блинова, 1971), у южных Курильских островов (Евсеева, 2007), в СЗОМ (Дуленин, 2023). Ассоциация *Stephanocystetum crassipae* впервые указана для СЗЯМ (Дуленин, 2021).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; КАМ; МАГ.**

Примечания: Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета. Ранее (Дуленин, 2023) ГД сообществ саргассовых водорослей СЗОМ по своим морфологическим признакам был опознан, как *Sargassum miyabei*, а его фитоценозы отнесены к ассоциации *Sargassetum miyabae*. После этого А.В. Скрипцова (2023, неопубликованные данные) по результатам молекулярно-генетического анализа определила образцы саргассовых водорослей из СЗОМ как *Stephanocystis crassipes*. Вследствие этого фитоценозы саргассовых водорослей СЗОМ отнесены к ассоциации *Stephanocystetum crassipae*.

Код: RHO

Класс: *Rhodophyta* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества красных макроводорослей Rhodophyta умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Ahnfeltia fastigiata*, *Antithamnion sparsum*, *Boreolithothamnion phymatodeum*, *B. sonderi*, *Bossiella compressa*, *Ceramium condoi*, *Chondrus crispus*, *C. pinnulatus*, *Clathromorphum circumscriptum*, *C. loculosum*, *Congregatocarpus kurilensis*, *Corallina pilulifera*, *C. officinalis*, *Crossocarpus lamuticus*, *Hideophyllum yezoense*, *Hildenbrandia rubra*, *Melyvonnea erubescens*, *Mesophyllum erubescens*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Neopolyporolithon arcticum*, *Neorhodomela larix*, *Polysiphonia morrowii*, *Ptilota asplenioides*, *P. filicina*, *Odonthalia corymbifera*, *Rhodomela teres*, *Tichocarpus crinitus*, *Turnerella mertensiana*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 40 м, преимущественно при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, преимущественно олиго- и мезосапробные условия.

Распространение: Все морские акватории Дальнего Востока России (Петров, Поздеев, 1992; Ключкова, 1996; Перестенко, 1997; Галышева, 2004; Селиванова, 2004; Дуленин, 2021; 2023, 2024а)

Код: **РНО-01**

Порядок: *Corallinetales articulatae* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества порядка членистых известковых макроводорослей III яруса умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Bossiella compressa*, *Corallina pilulifera*, *C. officinalis*.

Местообитания: Литораль и сублитораль на глубинах до 22 м, при сильной, умеренной и слабой гидродинамической нагрузке, олиго- и мезосапробные условия.

Распространение: Японское (Петров, Поздеев, 1992; Ключкова, 1996; Галышева, 2004; Дуленин, 2021, 2024б), Охотское (Дуленин, 2023), Берингово моря (Перестенко, 1997; Селиванова, 2004), Тихий океан (Перестенко, 1997; Селиванова, 2004). По всему миру (Encyclopedia ..., 2023).

Код: **РНО-01А**

Союз: *Coralliniales articulatae* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества порядка членистых известковых макроводорослей порядка *Corallinales* P.C.Silva et H.W.Johansen 1986 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: Соответствуют таковым для порядка.

Местообитания: Сублитораль на глубинах от 3 до 20 м, преимущественно при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, олигосапробные условия.

Распространение: Японское море: южное Приморье (Галышева, 2004), южный Сахалин (Петров, Поздеев, 1992), Татарский пролив (Ключкова, 1996; Дуленин, 2021). Крайне вероятно нахождение сообществ союза во всех морских акваториях северо-западной Пацифики (Ключкова и др., 2009б).

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

Код: **РНО-01А01**

Ассоциация: *Bossielletum compressae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Bossiella compressa*.

Диагностический вид: *Bossiella compressa*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах от 3-20 м, на твердых естественных грунтах, преимущественно у открытых берегов и мысов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солёности.

Распространение: Японское море, СЗЯМ (Дуленин, 2021). Судя по имеющемуся описанию (Клочкова, 1996), должна быть распространена и у западных берегов Сахалина. Вероятно нахождение у открытых берегов северного Приморья.

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK**; KUR; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация *Bossielletum compressae* впервые описана в СЗЯМ (Дуленин, 2021).

Код: РНО-01А02

Ассоциация: *Corallinetum piluliferae* nom. prov.

Характеристика: Морские литоральные и сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Corallina pilulifera*.

Диагностический вид: *Corallina pilulifera*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 5 м, на твердых естественных грунтах, при сильной либо умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: у материкового и сахалинского побережий Татарского пролива (Петров, Поздеев, 1992; Клочкова, 1996), в южном Приморье (Галышева, 2004).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK**; KUR; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНО-01А03

Ассоциация: *Corallinetum officinaleae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Corallina officinalis*.

Диагностический вид: *Corallina officinalis*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 5 м, на твердых естественных грунтах, при сильной либо умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: у материкового и сахалинского побережий Татарского пролива (Петров, Поздеев, 1992; Клочкова, 1996), в южном Приморье (Галышева, 2004).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK**; KUR; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНО-02

Порядок: *Rhodophytalia crustae* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества красных корковых водорослей IV яруса умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Boreolithotamnion sonderi*, *Clathromorphum loculosum*, *Hildenbrandia rubra*, *Lithotamnion phymatodeum*, *Melyvonnea erubescens*, *Neopolyporolithon arcticum*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 0-20 м, преимущественно при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.

Распространение: Морские акватории Дальнего Востока России (Паймеева, Гусарова, 1993; Перестенко, 1996; Гусарова и др., 2012; Блинова, 2014; Дуленин, 2021, 2024а). По всему миру (Encyclopedia ..., 2023).

Примечания: Из-за слабой изученности нижнего яруса донной растительности и сложностей в определении видовой принадлежности корковых известковых водорослей, некоторые ассоциации союза не выделены и могут быть описаны позднее, при накоплении достаточного количества первичных описаний.

Код: РНО-02А

Союз: *Corallinion crustae* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества красных известковых корковых макроводорослей порядка *Corallinales* P.C.Silva et H.W.Johansen 1986 умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Boreolithotamnion sonderi*, *Clathromorphum loculosum*, *Melyvonnea erubescens*, *Neopolyporolithon arcticum*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 0-20 м, преимущественно при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, олигосапробные местообитания.

Распространение: Морские акватории Дальнего Востока России (Паймеева, Гусарова, 1993; Перестенко, 1996; Гусарова и др., 2012; Блинова, 2014; Дуленин, 2021, 2024а). По всему миру (Encyclopedia ..., 2023).

Примечания: Те же, что и для порядка *Rhodophytalia crustae*.

Код: РНО-02А01

Ассоциация: *Boreolithotamnetum sonderae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Boreolithotamnion sonderi*.

Диагностический вид: *Boreolithotamnion sonderi*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 15-20 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское море: западное материковое побережье (Перестенко, 1996).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; SAK; KUR; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: RHO-02A02**Ассоциация:** *Clathromorphetum loculosae* **nom. prov.****Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей южных Курильских островов с доминированием *Clathromorphum loculosum*.**Диагностический вид:** *Clathromorphum loculosum*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах 10-30 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях при нормальной морской солености.**Распространение:** Охотское море и Тихий океан: южные Курильские острова (Лукин, 1979, по: Блинова, 2014).Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; **KUR**; КАМ; МАГ.**Примечания:** Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).**Код: RHO-02A03****Ассоциация:** *Clathromorphetum nereostratae* **nom. prov.****Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Командорских островов с доминированием *Clathromorphum nereostratum*.**Диагностический вид:** *Clathromorphum nereostratum*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах 2-30 м, на твердых естественных грунтах, в олигосапробных условиях при нормальной морской солености.**Распространение:** Берингово море и Тихий океан: Командорские острова (Селиванова, 1998, 2004).Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; МАГ.**Примечания:** Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).**Код: RHO-02A04****Ассоциация:** *Melyvonnetum erubescensae* **nom. prov.****Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Melyvonnea erubescens*.**Диагностический вид:** *Melyvonnea erubescens*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах 10-30 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.**Распространение:** Японское море: Приморье (Паймеева, Гусарова, 1993; Гусарова и др., 2012).Russian Far East: AMU; КНА; **PRM**; SAK; KUR; КАМ; МАГ.**Примечания:** Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: РНО-02А05**Ассоциация:** *Neopolyporolithetum arcticae* nom. prov.**Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Neopolyporolithon arcticum* южных Курильских островов.**Диагностический вид:** *Neopolyporolithon arcticum*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах 10-30 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.**Распространение:** южные Курильские острова (Лукин, 1979, по: Блинова, 2014).Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; **KUR**; КАМ; МАГ.**Примечания:** Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).**Код: РНО-02В****Союз:** *Hildenbrandion* nom. prov.**Характеристика:** Морские сообщества красных кожистых корковых водорослей умеренных вод приазиатской части Тихого океана.**Диагностический вид:** *Hildenbrandia rubra*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах 0-20 м, преимущественно при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке.**Распространение:** Морские акватории Дальнего Востока России. Морские сообщества красных кожистых корковых водорослей могут быть обнаружены по всему миру (Encyclopedia ..., 2023).**Примечания:** Союз выделен по литературным данным (Петров, Поздеев, 1992; Ключкова, 1996) на основании данных, полученных в Татарском проливе, однако с высокой вероятностью он может быть распространен и в других морских акваториях Дальнего Востока.**Код: РНО-02В01****Ассоциация:** *Hildenbrandietum prototipae* nom. prov.**Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Hildenbrandia rubra*.**Диагностический вид:** *Hildenbrandia rubra*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах до 20 м, на валунах, глыбах и скалах, у открытых берегов при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.**Распространение:** Японское море: материковое и сахалинское побережья Татарского пролива (Петров, Поздеев, 1992; Ключкова, 1996). Весьма вероятно формирование фитоценозов ассоциации в других морских акваториях Дальнего Востока России.

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; KUR; KAM; MAG.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше). Прочие замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса.

Код: **РНО-03**

Порядок: *Rhodophytalia mesoalgosae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей отдела Rhodophyta формирующие растительность II яруса умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностические виды: *Ahnfeltia fastigiata*, *Antithamnion sparsum*, *Chondrus crispus*, *C. pinnulatus*, *Ceramium condoi*, *Congregatocarpus kurilensis*, *Crossocarpus lamuticus*, *Hideophyllum yezoense*, *Neohyrophyllum middendorffii*, *Neorhodomela larix*, *Tichocarpus crinitus*, *Turnerella mertensiana*, *Odonthalia corymbifera*, *Rhodomela teres*, *Polysiphonia morrowii*, *Ptilota asplenioides*, *P. filicina*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 40 м, условия сильной и умеренной гидродинамической нагрузки.

Распространение: все морские акватории Дальнего Востока России.

Примечания: Порядок описан по собственным (Дуленин, 2021, 2023, 2024а) и литературным данным (Блинова, 1971, 2014; Возжинская, Блинова, 1970; Перестенко, 1980, 1996, 1997; Петров, Поздеев, 1992; Иванова и др., 1994; Клочкова, 1996; Чербаджи, Титлянов, 1998; Суховеева, Подкорытова, 2006; Гусарова, 2008, 2010; Евсеева, 2007; Гусарова и др., 2012; Калинта, Скрипцова, 2014).

Код: **РНО-03А**

Союз: *Ahnfeltion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Ahnfeltia* E.M.Fries, 1836 Японского и Охотского морей.

Диагностический вид: *Ahnfeltia fastigiata*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 38 м (Суховеева, Подкорытова, 2006), полузащищенные и защищенные участки с рыхлыми грунтами, при умеренной гидродинамической нагрузке, в олиго- и мезосапробных условиях.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Перестенко, 1980; Иванова и др., 1994; Суховеева, Подкорытова, 2006); Охотское море: залив Измены острова Кунашир (Иванова и др., 1994; Евсеева, 2007), лагуна Буссе южного Сахалина (Чербаджи, Титлянов, 1998)

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: **РНО-03А01**

Ассоциация: *Ahnfeltietum fastigiatae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества неприкрепленных макроводорослей с доминированием *Ahnfeltia fastigiata* Японского и Охотского морей.

Диагностический вид: *Ahnfeltia fastigiata*.

Местообитания: Соответствуют таковым для союза.

Распространение: Соответствует таковой для союза.

Russian Far East: AMU; KHA; **PRM; SAK; KUR;** KAM; MAG.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: **РНО-03В**

Союз: *Chondrion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Chondrus* Stackhouse, 1797 Японского и Охотского морей.

Диагностические виды: *Chondrus crispus*, *C. pinnulatus*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 5 м, при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных местообитаниях.

Распространение: Японское (Перестенко, 1980) и Охотское (Блинова, 1971) моря.

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: **РНО-03В01**

Ассоциация: *Chondretum crispae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Chondrus crispus*.

Диагностический вид: *Chondrus crispus*.

Местообитания: Сублитораль, на глубинах до 9 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов и во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское море: северо-восточное побережье (Блинова, 1971).

Russian Far East: AMU; KHA; PRM; SAK; KUR; KAM; **MAG.**

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: **РНО-03В02**

Ассоциация: *Chondretum pinnulatae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Chondrus pinnulatus* Японского моря.

Диагностический вид: *Chondrus pinnulatus*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 5 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов и во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Перестенко, 1980).

Russian Far East: AMU; КНА; **PRM**; SAK; KUR; КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: **RHO-03C**

Союз: *Crossocarpion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей с доминированием рода *Crossocarpus* Охотского моря.

Диагностический вид: *Crossocarpus lamuticus*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 19 м, при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.

Распространение: северная часть Охотского моря (Блинова, 1971; Перестенко, 1996).

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: **RHO-03C01**

Ассоциация: *Crossocarpetum lamuticae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Crossocarpus lamuticus* Охотского моря.

Диагностический вид: *Crossocarpus lamuticus*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 19 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов и во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузки, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское море: северо-восточное побережье (Блинова, 1971), Шантарские острова и СЗОМ (Перестенко, 1996).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; SAK; KUR; КАМ; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: **RHO-03D**

Союз: *Tichocarpion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Tichocarpus* Охотского моря.

Диагностический вид: *Tichocarpus crinitus*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 10 м, при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.

Распространение: Охотское море (Блинова, 1971).

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше). Замечания совпадают с таковыми для класса.

Код: **RHO-03D01**

Ассоциация: *Tichocarpetum crinitae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Tichocarpus crinitus* Охотского моря.

Диагностический вид: *Tichocarpus crinitus*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 10 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов и во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское море: северо-восточная часть, западная Камчатка (Блинова, 1971).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше). Поскольку *Tichocarpus crinitus* является массовым видом (Клочкова, 1996), а его обилие превышает пороги доминирования (Дуленин, 2020б), весьма вероятно нахождение ассоциаций вида и в Японском море.

Код: **РНО-03Е**

Союз: *Turnerellion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей рода *Turnerella* приазиатских умеренных вод Тихого океана.

Диагностический вид: *Turnerella mertensiana*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 8-40 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, в условиях сильной или умеренной гидродинамической нагрузки, в олигосапробных местообитаниях при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: Приморье (Перестенко, 1980; Гусарова, 2010), Берингово море и Тихий океан: восточная Камчатка (Перестенко, 1997). Не исключено формирование сообществ союза в Охотском море в сходных экологических условиях.

Примечания: Союз описан по литературным данным (см. выше).

Код: **РНО-03Е01**

Ассоциация: *Turnerelletum mertensiana* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Turnerella mertensiana* Японского моря.

Диагностический вид: *Turnerella mertensiana*.

Местообитания: Совпадают с таковыми для союза.

Распространение: Совпадает с таковым для союза.

Russian Far East: AMU; КНА; **PRM**; SAK; KUR; **КАМ**; **МАГ**.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: РНО-03F**Союз: *Ceramiacion* nom. prov.****Характеристика:** Морские сообщества макроводорослей семейства *Ceramiaceae* Dumortier 1822 Японского и Охотского морей.**Диагностические виды:** *Antithamnion sparsum*, *Ceramium condoi*, *Ptilota filicina*, *Ptilota asplenioides*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах до 12 м, при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.**Распространение:** Японское (Перестенко, 1980; Гусарова, 2008; Гусарова и др., 2012; Дуленин, 2021) и Охотское (Возжинская, Блинова, 1970; Перестенко, 1996) моря.**Примечания:** Союз выделен по литературным данным (см. выше).**Код: РНО-03F01****Ассоциация: *Antithamnetum sparsae* nom. prov.****Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Antithamnion sparsum* Японского моря.**Диагностический вид:** *Antithamnion sparsum*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах 10-20 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.**Распространение:** Японское море: южное Приморье (Перестенко, 1980).Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; KAM; MAG.****Примечания:** Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).**Код: РНО-03F02****Ассоциация: *Campylaephoretum condoae* nom. prov.****Характеристика:** Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Ceramium condoi* (Yendo) Barros-Barreto et Maggs Японского моря.**Диагностический вид:** *Campylaephora kondoi*.**Местообитания:** Сублитораль на глубинах до 2 м, на твердых естественных грунтах и на устричниках, на открытых участках и во внешних частях бухт и заливов, присильной либо умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.**Распространение:** Японское море: материковое и сахалинское побережья Татарского пролива (Клочкова, 1996), залив Петра Великого (Гусарова, 2008).Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; KAM; MAG.**

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным. Замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса.

Код: RHO-03F03

Ассоциация: *Ptilotetum asplenioidae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Ptilota asplenioides* Японского и Охотского морей.

Диагностический вид: *Ptilota asplenioides*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 5-12 м, на твердых естественных грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного, у открытых берегов и во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: северо-западная часть Татарского пролива (Дуленин, 2021), Охотское море – западная Камчатка (Возжинская, Блинова, 1970), возможно нахождение ассоциации в СЗОМ (Дуленин, 2023).

Russian Far East: AMU; **КНА**; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; MAG.

Примечания: Ассоциация *Ptilotetum asplenioidae* описана в СЗЯМ (Дуленин, 2021). Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Код: RHO-03F04

Ассоциация: *Ptilotetum filicinae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Ptilota filicina* Японского моря.

Диагностический вид: *Ptilota filicina*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 5 м, на твердых естественных грунтах во внешних частях бухт и заливов, при умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Перестенко, 1980).

Russian Far East: AMU; КНА; **PRM**; SAK; KUR; КАМ; MAG.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см выше). Замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса.

Код: RHO-03G

Союз: *Delesseriacion* nom. prov.

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей сем. *Delesseriaceae* Вогу 1828 Японского и Охотского морей.

Диагностические виды: *Congregatocarpus kurilensis*, *Hideophyllum yezoense*, *Neohydrophyllum middendorfi*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 13 м, при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.

Распространение: Японское (Петров, Поздеев, 1992) и Охотское (Перестенко, 1996) моря.

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

Код: RHO-03G01

Ассоциация: *Congregatocarpum kurilensae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Японского моря с доминированием *Congregatocarpus kurilensis*.

Диагностический вид: *Congregatocarpus kurilensis*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 7-13 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: юго-западный Сахалин (Петров, Поздеев, 1992), северо-западная часть Татарского пролива у мыса Красный Партизан.

Russian Far East: AMU; KHA; PRM; **SAK**; KUR; KAM; MAG.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным и собственным данным. Было описано 2 фитоценоза с доминированием *Congregatocarpus kurilensis* (Петров, Поздеев, 1992). В СЗЯМ также было отмечено 2 фитоценоза с доминированием вида (Дуленин, неопубликованные данные). Суммирование этих данных позволило провизорно описать ассоциацию.

Код: RHO-03G02

Ассоциация: *Neohyphyllum middendorfae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Охотского моря с доминированием *Neohyphyllum middendorfae*.

Диагностический вид: *Neohyphyllum middendorfae*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 5-6 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, при сильной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Охотское море: СЗОМ, восточный Сахалин (Перестенко, 1996).

Russian Far East: AMU; **KHA**; PRM; **SAK**; KUR; KAM; MAG.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: RHO-03G03

Ассоциация: *Hideophylletum yezoensae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей Берингова моря с доминированием *Hideophylletum yezoense*.

Диагностический вид: *Hideophyllum yezoense*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 8-15 м, на твердых естественных грунтах, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Берингово море: восточная Камчатка (Перестенко, 1997).

Russian Far East: AMU; КНА; PRM; SAK; KUR; **КАМ**; MAG.

Примечания: Ассоциация выделена по литературным данным (см. выше).

Код: **РНО-03Н**

Союз: *Rhodomelacion* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сообщества макроводорослей семейства Rhodomelaceae Японского моря.

Диагностические виды: *Neorhodomela larix*, *Odonthalia corymbifera*, *Rhodomela teres*, *Polysiphonia morrowii*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубин 12 м, при сильной и умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях.

Распространение: Японское море (Перестенко, 1980; Ключкова, 1996; Дуленин, 2021).

Примечания: Союз выделен по литературным (Перестенко, 1980; Ключкова, 1996) и собственным (Дуленин, 2021) данным.

Код: **РНО-03Н01**

Ассоциация: *Neorhodomeletum larixae* **nom. prov.**

Характеристика: Морские сублиторальные и литоральные сообщества макроводорослей с доминированием *Neorhodomela larix* Японского моря.

Диагностический вид: *Neorhodomela larix*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 12 м, на твердых естественных грунтах, у открытых берегов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных местообитаниях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: СЗЯМ и западный Сахалин (Ключкова, 1996). Вероятно нахождение ассоциации в северном Приморье.

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; KUR; КАМ; MAG.

Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Код: **РНО-03Н02**

Ассоциация: *Odonthalietaletum corymbiferae* Dulenin 2024.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Odonthalia corymbifera* Японского моря.

Диагностический вид: *Odonthalia corymbifera*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах 4-10 м, на твердых естественных грунтах, при уклоне от незаметного до слабого, у открытых побережий и во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Перестенко, 1980), СЗЯМ (Дуленин, 2021, 2024а), западный Сахалин (Петров, Поздеев, 1992), южные Курилы (Гусарова, 1975).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR;** КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация *Odonthalietum corymbiferae* описана в СЗЯМ (Дуленин, 2021).

Код: **РНО-03Н03**

Ассоциация: *Rhodomelium teresae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Rhodomela teres* Японского моря.

Диагностический вид: *Rhodomela teres*.

Местообитания: Сублитораль на глубинах до 5 м на твердых естественных грунтах, во внешних частях бухт и заливов, при сильной или умеренной гидродинамической нагрузке, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Перестенко, 1980).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR;** КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше). Замечания преимущественно совпадают с таковыми для класса.

Код: **РНО-03Н04**

Ассоциация: *Polysiphonietum morrowae* nom. prov.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества макроводорослей с доминированием *Polysiphonia morrowii* Японского моря.

Диагностический вид: *Polysiphonia morrowii*.

Местообитания: Сублитораль, на глубинах 1-3 м, на твердых естественных грунтах, у открытых побережий, в олигосапробных условиях, при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Калита, Скрипцова, 2014).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR;** КАМ; МАГ.

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: **ZOS**

Класс: *Zosteretea* Pignatti 1953.

Характеристика: Растительность подводных морских лугов умеренных вод, сложенная представителями сем. *Zosteraceae* Dumortier.

Диагностические виды: *Zostera asiatica*, *Z. japonica*, *Z. marina*.

Местообитания: Литораль и сублитораль до глубины 15 м, на песчаных, илистых и каменистых грунтах, в морских и солоноватых водах, у открытых побережий, бухт и заливов, при слабой, при умеренной и сильной гидродинамической нагрузке, в мезо- и олигосапробных условиях.

Распространение: Все морские акватории Дальнего Востока России и приазиатской части бореальной зоны Тихого океана.

Примечания: Подводные луга морских трав распространены в морях и океанах северного полушария Земли, а также Австралии, Новой Зеландии, южной Африки (Iurmanov, 2022). Класс *Zosteretea* Pignatti 1953 первоначально выделен для европейских вод по флористическим критериям. В состав диагностических видов синтаксона могут быть включены новые доминантные виды сем. *Zosteraceae*. Для описания дальневосточных сообществ использованы данные, полученные в северо-западных частях Японского и Охотского морей (Дуленин, 2021, 2023, 2024a).

Код: ZOS-01

Порядок: *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953

Характеристика: Растительность лугов морских трав сем. *Zosteraceae* умеренных вод.

Диагностические виды: Совпадают с таковыми для класса.

Местообитания: Литораль и сублитораль на глубинах до 15 м, на рыхлых грунтах с незаметным или слабым уклоном дна, у открытых побережий, а также во внешних и кутовых частях бухт и заливов, при сильной, умеренной и слабой гидродинамической нагрузке, в олиго-, мезо-, и полисапробных местообитаниях, при солености от 9 ‰ до нормальной морской.

Распространение: Все морские акватории Дальнего Востока России и приазиатской части бореальной зоны Тихого океана.

Примечания: Совпадают с таковыми для класса.

Код: ZOS-01A

Союз: *Zosterion* Christiansen 1934 in den Hartog 2016.

Характеристика: Растительность многолетних морских лугов, образованных представителями рода *Zostera* Linnaeus, 1753 умеренных вод северного полушария и местами, вод Северного Ледовитого океана (den Hartog 2016).

Диагностические виды: Совпадают с таковыми для класса.

Местообитания: Илистая, илисто-песчаная и песчаная верхняя и средняя сублитораль, при незаметном либо слабом уклоне дна, с соленостью вод от 9 до 35‰, при умеренной

или слабой гидродинамической нагрузке, у открытых, полузащитенных побережий и в кутовых частях бухт и заливов, в олиго- мезо- и полисапробных условиях. Наибольшего развития растительный покров союза достигает во второй половине лета.

Распространение: Совпадает с таковым для порядка.

Примечания: Совпадают с таковыми для класса.

Код: ZOS-01A01

Ассоциация: *Zosteretum marinae* (Van Goor 1921) Harmsen 1936.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества цветкового растения взморника морского *Zostera marina* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностический вид: *Zostera marina*.

Местообитания: Илистая, илесто-песчаная и песчаная верхняя и средняя сублитораль от тропиков до арктических районов с соленостью вод от 9 до 35‰. Условия умеренной или слабой гидродинамической нагрузки, в кутовых частях бухт и заливов, при незаметном либо слабом уклоне дна, в олиго-, мезо- и полисапробных условиях. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Распространение: В Японском море – материковое побережье (Щапова, 1957), зал. Петра Великого (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980; Фадеев, 1980; Калита, Скрипцова, 2018, Дуленин, 2021, 2024а), западный Сахалин (Петров, Поздеев, 1992). В Охотском море – мелководные участки заливов северо-западного материкового побережья (Дуленин, 2023), северной части Охотского моря и западной Камчатки (Блинова, 1971), южных Курильских островов (Евсеева, 2007). В Беринговом море и Тихом океане – восточное побережье Камчатки (Перестенко, 1997). У американских берегов Берингова моря, включая Берингов пролив и ближайшие к Командорским Алеутские острова (McRoy, 1968), поселения зостеры морской отмечены на множестве участков. Вероятно нахождение ассоциации у материковых побережий Берингова моря (на Чукотке) и на Командорских островах.

Кроме того, сообщества зостеры морской формируются в морях и океанах северного полушария Земли за исключением Индийского океана (Gundersen et al., 2017). В России, помимо Дальнего Востока, эти сообщества присутствуют в Белом (Вехов, 1992, по: Блинова, 2007), Балтийском (Кукк, 1978), Баренцевом (Голуб, Соколов, 1998), Каспийском (Голуб, Соколов, 1998), Черном морях (Калугина-Гутник, 1975).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR; КАМ; МАГ.**

Примечания: Ассоциация *Zosteretum marinae* (Van Goor 1921) Harmsen 1936 была описана для европейских морей умеренного пояса (Mucina et al., 2016).

Код: ZOS-01B02

Ассоциация: *Zosteretum asiaticae* Ohba et Miyata 2007 in den Hartog 2016.

Характеристика: Сублиторальные сообщества цветкового растения взморника азиатского *Zostera asiatica* умеренных вод приазиатской части Тихого океана.

Диагностический вид: *Zostera asiatica*.

Местообитания: Морские воды, сублитораль до глубины как минимум 15 м, на рыхлых (песчаные и илистые) грунтах, при уклоне дна от незаметного до слабого, у открытых побережий, во внешних и кутовых частях бухт и заливов, при слабой, умеренной и сильной гидродинамической нагрузке, в олиго-, мезо- и полисапробных условиях. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

Распространение: Южная часть Охотского, Японское и северная часть Желтого моря (Plants ..., 2023). В России: Японское море – зал. Петра Великого (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980; Фадеев, 1980; Гусарова и др., 2012), западная часть Татарского пролива (Дуленин, 2021), западный Сахалин (Суховеева, Подкорытова, 2006); Охотское море – восточный Сахалин (Суховеева, Подкорытова, 2006) и южные Курилы (Евсеева, 2007).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR;** КАМ; МАГ, СЛУ

Примечания: на Дальнем Востоке России ассоциация описана по СЗЯМ (Дуленин, 2021).

Код: ZOS-01B03

Ассоциация: *Zosteretum japonicae* nom. prov.

Характеристика: Сообщества сублиторальной каймы цветкового растения взморника японского *Zostera japonica* Японского и Охотского морей.

Диагностические виды: *Zostera japonica*

Местообитания: Морские воды, сублиторальная кайма до глубины 0,5 м, на рыхлых грунтах.

Распространение: Японское море: зал. Петра Великого (Гусарова, 2008), Охотское море: южные Курильские острова (Евсеева, 2007).

Russian Far East: AMU; **КНА; PRM; SAK; KUR;** КАМ; МАГ, СЛУ

Примечания: Ассоциация описана по литературным данным (см. выше).

Код: РНУ

Класс: *Phyllospadicetea* den Hartog 1977⁹

Характеристика: Растительность подводных морских лугов прибойных местообитаний на галечных и валунных субстратах умеренной зоны северной Пацифики с доминированием представителей рода *Phyllospadix*.

⁹ В соответствии с изложенной автором схемой выделения синтаксонов (см. Главу 3), сообществам филлоспадикса следовало бы присвоить ранг союза и поместить их в класс *Zosteretea*. Однако den Hartog (2016), ранее выделивший синтаксоны сообществ морских трав рода *Phyllospadix*, предложил иную синтаксономию, от которой автор не счел нужным отступать в настоящей работе.

Диагностические виды: *Phyllospadix iwatensis*, *Phyllospadix japonicus* Makino, *Phyllospadix scouleri* W.J. Hooker, *Phyllospadix serrulatus* Ruprecht ex Ascherson, *Phyllospadix torreyi* S. Watson.

Местообитания: Галечные, валунные и скалистые грунты литорали и сублиторали на глубинах до 10 м.

Распространение: Северная Пацифика (den Hartog, 2016; Plants ..., 2023).

Примечания: Для диагностических видов класса в различных районах северной Пацифики имеются АЗ и формируются ЭПС с их доминированием. Однако описание ассоциаций, сформированных ЭПС этих видов не входит в задачи настоящей работы.

Код: РНУ-01

Порядок: *Phyllospadicetalia* den Hartog 1977

Характеристика: Совпадает с таковой для класса.

Диагностические виды: Совпадают с таковыми для класса.

Местообитания: Совпадают с таковыми для класса.

Распространение: Совпадает с таковым для класса.

Код: РНУ-01А

Союз: *Phyllospadion* den Hartog 1977 in den Hartog, 2016.

Характеристика: Совпадает с таковой для класса.

Диагностические виды: Совпадают с таковыми для класса.

Местообитания: Совпадают с таковыми для класса.

Распространение: Совпадает с таковым для класса.

Код: РНУ-01А01

Ассоциация: *Phyllospadicetum iwatensis* den Hartog, 1977 in den Hartog, 2016.

Характеристика: Морские сублиторальные сообщества цветкового растения филлоспадикса иватенского.

Диагностический вид: *Phyllospadix iwatensis*.

Местообитания: Сублитораль с валунными и крупногалечными грунтами на глубинах до 10 м при незаметном либо слабом уклоне дна, у открытых побережий, а также во внешних частях бухт и заливов, в условиях сильной или умеренной гидродинамической нагрузки, в олигосапробных местообитаниях при нормальной морской солености.

Распространение: Японское море: залив Петра Великого (Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980), южное Приморье (Фадеев, 1980), залив Владимира (Кулепанов, Иванова, 2006), материковая часть Татарского пролива (Дуленин, 2021), западный Сахалин (Петров, Поздеев, 1992), у побережий Японии, Кореи, Китая и американских побережий от Аляски до Калифорнии (Plants ..., 2023).

Russian Far East: AMU; **КНА**; **PRM**; **SAK**; KUR; KAM; MAG

Примечания: Ассоциация описана у СЗЯМ. Наибольшего развития растительный покров ассоциации достигает во второй половине лета.

8.2 Общая синтаксономическая структура сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России

Предложенный продромус содержит характеристики 5 классов, 9 порядков, 31 союза и 67 ассоциаций сублиторальной растительности Дальнего Востока России. Всего он включает 112 синтаксонов разного ранга (табл. 8.2.1). Географическое распределение ассоциаций в пределах выделенных районов показано на рис. 8.2.1.

Таблица 8.2.1 – 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

Рассмотрим состав отдельных классов растительности. Наиболее бедны в сублиторали дальневосточных морей России сообщества зеленых водорослей: в составе класса *Ulvophycetea* выделен единственный порядок с одним подчиненным союзом и тремя ассоциациями (табл. 8.2.2). В ходе дальнейших исследований некоторые сообщества зеленых водорослей еще могут быть описаны. Например, по данным автора, в СЗЯМ вполне возможно формирование сообществ с доминированием *Codium fragile*, хотя имеющихся материалов пока недостаточно для описания ассоциаций. По-видимому, класс может быть дополнен синтаксонами низшего порядка в случае весьма вероятного описания сообществ с доминированием водорослей родов *Acrosiphonia* J.Agardh, *Cladophora* Kützing, *Chaetomorpha* Kützing (Клочкова, 1996, Клочкова и др., 2009), и вероятно, других обитателей мелководий. Однако, например в СЗЯМ частота встречаемости асс. *Ulvetum fenestratae* составила 1 % (Дуленин, 2021), а в СЗОМ ежегодно фитоценозы этой ассоциации встречаются лишь единично. Ясно, что сообщества зеленых водорослей не играют значительной роли ни в каких регионах Дальнего Востока России. В некоторой степени это показывает степень общего экологического благополучия прибрежных морских акваторий, поскольку массовое развитие зеленых водорослей наблюдается в экологически неблагоприятных, эвтрофицированных и нарушенных местообитаниях (Клочкова, Березовская, 2001).

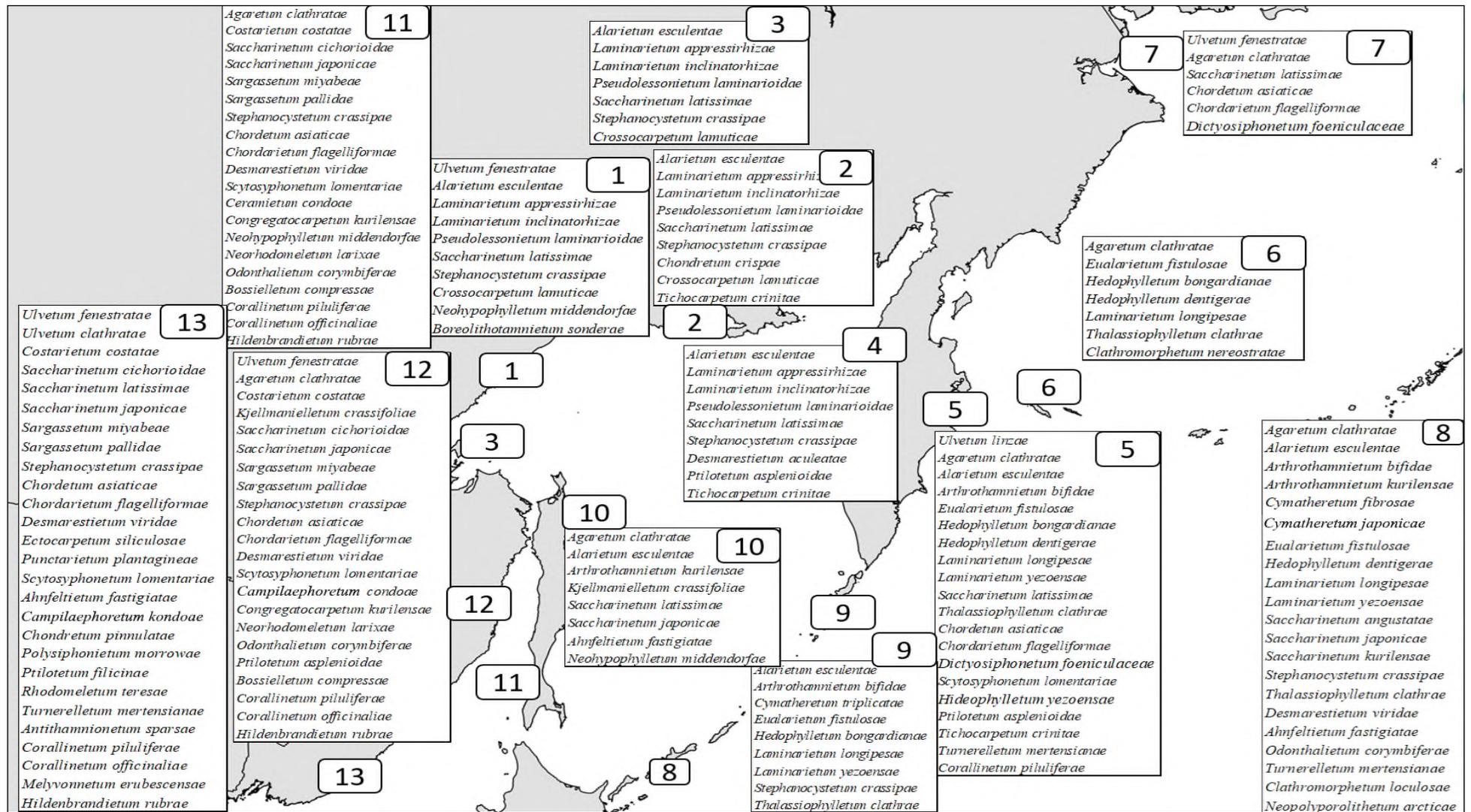


Рисунок 8.2.1 – Географическое распределение выделенных ассоциаций сублиторальной морской растительности в районах Дальнего Востока России. Цифрами обозначены районы: 1 – СЗОМ, 2 – север Охотского моря, 3 – Шантарские острова, 4 – западная Камчатка, 5 – восточная Камчатка, 6 – Командорские острова, 7 – Чукотка, 8 – южные Курильские острова, 9 – северные Курильские острова, 10 – восточный Сахалин, 11 – западный Сахалин, 12 – СЗЯМ, 13 – Приморье

Таблица 8.2.2 – Синтаксономия сообществ зеленых макроводорослей класса *Ulvophycetea* (3 ассоциации) сублиторали дальневосточных морей России

Порядок/число ассоциаций	Союз/число ассоциаций	Ассоциации
<i>Ulvetalia</i> /3	<i>Ulvion</i> /3	<i>Ulvetum clathratae</i> <i>Ulvetum fenestratae</i> <i>Ulvetum linzae</i>

Синтаксономический состав следующего класса *Phaeophycetea* (табл. 8.2.3), напротив, наиболее богат и включает 3 порядка, 17 союзов и 34 ассоциации. Количественно растительность класса хорошо иллюстрируют модельные районы: в СЗЯМ сообществами бурых водорослей занято 43 % площади дна, а в СЗОМ – 73 %, соответственно. Самый богатый порядок – *Laminaretalia*, который включает более $\frac{3}{4}$ ассоциаций класса.

Представители этого порядка формируют сообщества на 33 % площади дна в СЗЯМ и на 52 % – в СЗОМ. Два наиболее богатых ассоциациями союза вполне ожидаемы: *Laminarion* и *Saccharinion*. Вместе они формируют 9 ассоциаций растительности. Собственно, именно сахарины и ламинарии в наибольшей степени определяют облик растительности дальневосточных морей России.

Гораздо беднее по количеству подчиненных синтаксонов порядок *Sargassetalia*. Это вполне объяснимо, учитывая, что по мере продвижения с юга на север, саргассовые водоросли играют все меньшую роль в структуре растительности. Так, у берегов Японии поселения саргассумов широко распространены (Toshinobu et al., 2002), на гидрботанических профилях количественно преобладали 5 их видов (по: Taniguti, 1962), в Японском море обнаружены ЭПС трех видов, в российской части Охотского моря отмечены ЭПС только одного вида, а в Беринговом море сообщества саргассовых водорослей не отмечены. Аналогичная ситуация складывается и в бассейне Атлантического океана: в южных морях преобладают сообщества саргассовых водорослей (Калугина-Гутник, 1975; Sales, 2010), а в северных – ламинариевых (Возжинская, 1986; Kvile et al., 2022). Таким образом, количество АЗ саргассовых водорослей в регионах от субтропических до арктических вполне может выступать в качестве индекса его терморопности.

Таблица 8.2.3 – Синтаксономия сообществ бурых макроводорослей класса *Phaeophycetea* (34 ассоциаций) сублиторали дальневосточных морей России

Порядок/число ассоциаций	Союз/число ассоциаций	Ассоциации
<i>Phaeophycetalia mesoalgosae</i> /8	<i>Chordacion</i> /1	<i>Chordetum asiaticae</i>
	<i>Chordarion</i> /2	<i>Chordarietum flagelliformae</i> <i>Dictyosiphonetum foeniculaceae</i>
	<i>Ectocarpion</i> /1	<i>Ectocarpetum siliculosae</i>
	<i>Punctarion</i> /1	<i>Punctarietum plantagineae</i>
	<i>Scytosiphonion</i> /1	<i>Scytosiphonetum lomentariae</i>
	<i>Desmarestion</i> /2	<i>Desmarestetum aculetae</i> <i>Desmarestetum viridae</i>
<i>Laminaretalia</i> /23	<i>Agarion</i> /2	<i>Agaretum clathratae</i> <i>Thalassiohyllletum clathrae</i>
	<i>Alarion</i> /2	<i>Alarietum esculentae</i> <i>Eualarietum fistulosae</i>
	<i>Arthrotamnion</i> /2	<i>Arthrotamniatum bifidae</i> <i>Arthrotamniatum kurilensae</i>
	<i>Costarion</i> /1	<i>Costarietum costatae</i>
	<i>Cymatherion</i> /2	<i>Cymatheretum fibrosae</i> <i>Cymatheretum triplicatae</i>
	<i>Hedophyllion</i> /2	<i>Hedophylletum bongardianae</i> <i>Hedophylletum dentigerae</i>
	<i>Kjellmaniellion</i> /1	<i>Kjellmaniellletum crassifoliae</i>
	<i>Pseudolessonion</i> /1	<i>Pseudolessonietum laminarioi- dae</i>
	<i>Laminarion</i> /4	<i>Laminarietum appressirhizae</i> <i>Laminarietum inclinatorhizae</i> <i>Laminarietum longipae</i> <i>Laminarietum yezoensae</i>
<i>Saccharinion</i> /5	<i>Saccharinetum angustae</i> <i>Saccharinetum cichorioidae</i> <i>Saccharinetum japonicae</i> <i>Saccharinetum kurilensae</i> <i>Saccharinetum latissimae</i>	
<i>Sargassetalia</i> /3	<i>Sargassion</i> /2	<i>Sargassetum miyabeae</i> <i>Sargassetum pallidae</i>
	<i>Stephanocystion</i> /1	<i>Stephanocystetum crassipae</i>

Второй по количеству синтаксонов класс растительности – *Rhodophytea* (табл. 8.2.4), насчитывающий 26 ассоциаций. Внутри класса на основе подхода, использовавшегося К.М. Петровым (Петров, Поздеев, 1992; Петров, 2004) выделено 3 порядка, в которые объединены водоросли различных жизненных форм, формирующие разные ярусы растительности: *Rhodophytalia mesoalgosae* – сообщества кустистых водорослей II яруса, *Rhodophytalia calcareum-articulatae* – сообщества известковых членистых водорослей III яруса и *Rhodophytalia crustae* – сообщества корковых водорослей IV яруса. В данном случае синтаксоны выделены по экологическому

принципу. Фактически, сообщества, формирующие эти синтаксоны, представляют собой АЗ соответствующих жизненных форм и их групп.

Таблица 8.2.4 – Синтаксономия сообществ красных макроводорослей класса *Rhodophytea* (26 ассоциаций) сублиторали дальневосточных морей России

Порядки/число ассоциаций	Союзы/число ассоциаций	Ассоциации
<i>Rhodophytalia calcareum-articulatae</i> /3	<i>Corallinion articulatae</i> /3	<i>Bossielletum compressae</i> <i>Corallinetum piluliferae</i> <i>Pachiarthronetum cretaceae</i>
<i>Rhodophytalia crustae</i> /6	<i>Corallinion crustae</i> /5	<i>Boreolithotamnietum sonderae</i> <i>Clathromorphetum loculosae</i> <i>Clathromorphetum nereostratae</i> <i>Melyvonnetum erubescensae</i> <i>Neopolyporolithetum arcticae</i>
	<i>Rhodophytion coriaceum-crustae</i> /1	<i>Hildenbrandietum prototipae</i>
<i>Rhodophytalia mesoalgosae</i> /17	<i>Ahnfeltion</i> /1	<i>Ahnfeltietum fastigiatae</i>
	<i>Chondrion</i> /2	<i>Chondretum crispae</i> <i>Chondretum pinnulatae</i>
	<i>Crossocarpion</i> /1	<i>Crossocarpetum lamuticae</i>
	<i>Tichocarpion</i> /1	<i>Tichocarpetum crinitae</i>
	<i>Turnerellion</i> /1	<i>Turnerelletum mertensianaе</i>
	<i>Ceramiacion</i> /4	<i>Antithamnietum sparsae</i> <i>Campilaephoretum kondoae</i> <i>Ptilotetum asplenioidae</i> <i>Ptilotetum filicinae</i>
	<i>Delesseriacion</i> /3	<i>Congregatocarpetum kurilensae</i> <i>Neohypophylletum middendorfae</i> <i>Hideophylletum yezoensae</i>
	<i>Rhodomelacion</i> /4	<i>Neorhodomelietum larixae</i> <i>Odonthalietum corymbiferae</i> <i>Odonthalietum teresae</i> <i>Polysiphonietum morrowae</i>

Порядок *Rhodophytalia calcareum-articulatae* насчитывает лишь 3 ассоциации, которые формируют наиболее массовые сублиторальные членистые известковые водоросли Дальнего Востока. Порядок *Rhodophytalia crustae* более богат: он содержит 2 союза и 5 ассоциаций. Союз *Rhodophytion calcareum-crustae* включает 4 ассоциации КИВ. Очевидно, что при целенаправленном изучении сообществ КИВ, количество их ассоциаций может быть значительно увеличено. Например, в СЗЯМ автор отмечал сообщества *Clathromorphum circumscriptum*, количественных данных по которым в настоящее время недостаточно для описания соответствующей ассоциации. Поселения КИВ часто располагаются на глубинах более 20 м, где, как правило, не

проводится водолазных съемок. Вследствие этого, данные с таких глубин обычно ограничиваются съемками с ТНПА, качество которых позволяет зафиксировать наличие сообществ, принадлежащих к этому союзу, но в большинстве случаев не дает возможности отнести сообщество к определенной ассоциации. Кроме того, порядок включает союз *Rhodophytion coriaceum-crustae*, содержащий единственную ассоциацию красных кожистых корковых водорослей *Hildenbrandietum prototipae*. Самый богатый порядок класса – *Rhodophytalia mesoalgosae*, содержащий легко наблюдаемые и неплохо визуалью опознаваемые сообщества наиболее массовых кустистых и пластинчатых красных водорослей II яруса. Его союзы содержат от одной до 4 ассоциаций.

Четвертый класс – *Zosteretea*, представляет собой растительность морских трав мягких грунтов (табл. 8.5). Он беден по составу и включает 1 порядок, 1 союз и 3 ассоциации. Все его синтаксоны сформированными представителями рода *Zostera*. Как и в случае с саргассовыми водорослями, количество сообществ класса в разных районах уменьшается с юга север. У берегов Японии подводные луга морских трав могут образовывать от 3 до 7 видов (Miki, 2011; Kirihara et al., 2013), однако их описание не входит в задачи этой работы. В южном Приморье отмечено 3 ассоциации: *Zosteretum asiaticae*, *Zosteretum japonicae*, *Zosteretum marinae*. В северной части Японского моря отмечаются уже только две ассоциации: *Zosteretum asiaticae*, *Zosteretum marinae*. В северных же Беринговом и Охотском морях может быть обнаружена лишь ассоциация *Zosteretum marinae*. При этом, у материковых побережий Охотского моря луга зостеры морской отмечаются лишь на единичных участках (Белый, 2011; Дуленин, 2015). Такая же закономерность наблюдается и на западе Евразии: в Черном море имеются сообщества *Z. marina* и *Z. nolti* (Афанасьев и др., 2012), а в Белом, Баренцевом море и Балтийском морях формируются только сообщества с доминированием *Zostera marina* (Кукк, 1978; Вехов, 1992, по: Блинова, 2007; Голуб, Соколов, 1998). Впрочем, поскольку вообще в европейских морях состав сообществ морских трав сем. *Zosteraceae* беден и ограничивается этими двумя видами, ясно, что для Европы показанную закономерность можно отследить более грубо.

Таблица 8.2.5 – Синтаксономия сообществ морских трав класса *Zosteretea* (3 ассоциации) сублиторали дальневосточных морей России

Порядок/число ассоциаций	Союз/число ассоциаций	Ассоциации
<i>Zosteretalia/3</i>	<i>Zosterion /3</i>	<i>Zosteretum marinae</i> <i>Zosteretum asiaticae</i> <i>Zosteretum japonicae</i>

Пятый класс – *Phyllospadetea* – растительность морских трав жестких грунтов. В морях российского Дальнего Востока в классе представлена единственная ассоциация *Phyllospadictum iwatensis* из южных районов Дальнего Востока.

Использование концепции АЗ для термотропной характеристики растительности.

Описанные выше закономерности, выраженные в изменении количества сообществ представителей разных систематических групп с юга на север, показывают, что соотношения между структурными элементами растительного покрова можно использовать для характеристики термотропности сублиторальной растительности районов Дальнего Востока. Для этого применимы по крайней мере три коэффициента: соотношение числа ассоциаций красных и бурых водорослей (R/P), количество ассоциаций с доминированием водорослей сем. *Sargassaceae* (S) и количество ассоциаций с доминированием морских трав сем. *Zosteraceae* (Z). Для большей информативности последние два коэффициента можно суммировать, получив один общий коэффициент $S+Z$ (табл. 8.2.6).

Таблица 8.2.6 – Термотропные характеристики сублиторальной растительности дальневосточных морей России (пояснения см. в тексте)

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 России, среднее	0,45	1,33	2	2,33	Умеренно-холодноводная

Ранее Н.Г. Ключковой для термотропной характеристики дальневосточных флор был использован коэффициент Фельдмана (Фельдман, 1937, по Ключковой, 1998), показывающий соотношение количества видов красных и бурых водорослей (R/P). Преобладание видов красных водорослей ($R/P > 1$) показывало относительную тепловодность флоры, преобладание бурых ($R/P < 1$) – ее холодноводность. Представляется целесообразным применить коэффициент Фельдмана, по аналогии, и для анализа растительности, вычислив соотношения количества ассоциаций красных и бурых водорослей. В целом для Дальнего Востока России $R/P = 0,84$, что должно характеризовать дальневосточную растительность как умеренно холодноводную. Это неудивительно, учитывая преобладание относительно холодноводных районов (побережья Охотского и Берингова морей) в регионе. Впрочем, тесты Манна-Уитни ($p = 0,83$) и Колмогорова-Смирнова ($p = 0,99$), примененные для сравнения количеств синтаксонов красных и бурых водорослей (второго и третьего столбцов таблицы 8.2.1) показывают, что небольшое превышение количеств синтаксонов красных водорослей с большой вероятностью может быть случайным, отражая худшую изученность сообществ растительности нижних ярусов, сложенных преимущественно красными водорослями. Это хорошо иллюстрируют наши результаты, полученные в СЗОМ, где в силу специфики исследований все сообщества красных водорослей объединены в одну группу, из-за чего коэффициент R/P по району низок и равен 0,25. Однако учет литературных дан-

ных (Перестенко, 1996), из которых следует, что по крайней мере еще для трех видов: *Boreolithotamnion sonderi*, *Antithamnion sparsum* и *Crossocarpus lamuticus* в СЗОМ формируются адаптивные зоны, позволяет скорректировать этот коэффициент по району до 1.

В целом, набор проверяемых коэффициентов позволяют дать количественные характеристики термотропности растительности и охарактеризовать растительность Берингова и Охотского морей как холодноводную, растительность Японского моря – как умеренно тепловодную, а растительность дальневосточных морей в целом – как умеренно-холодноводную, что легко объяснимо преобладанием на Дальнем Востоке морских акваторий с относительно бедной холодноводной растительностью.

Обозначим возможности практического использования количественных термотропных характеристик растительности. Несмотря на снижение популярности биоиндикации (Миркин и др., 2001; Пузаченко, 2004), предложенные коэффициенты можно использовать не только для характеристики растительности больших районов, но и для косвенной оценки качества окружающей среды локальных участков. Например, в СЗОМ залив Алдома характеризуется наличием двух ассоциаций-индикаторов тепловодности: *Stephanocystetum crassipae* и *Zosteretum marinae*. Следовательно, в заливе коэффициент $S+Z=2$, т.е. достигает максимальной для Охотского моря величины. Это позволяет ожидать, что воды залива хорошо прогреваются. Вследствие этого он может иметь повышенное рыбохозяйственное значение. Действительно, летом на мелководьях залива вода прогревается до максимальных в СЗОМ 14 °С. Здесь расположено крупнейшее в районе нерестилище сельди. По неопубликованным данным ХабаровскНИРО и наблюдениям автора, в залив отмечаются массовые заходы лососей, корюшек, белух и ластоногих. В близлежащих полузащищенных акваториях за счет присутствия фитоценозов ассоциации *Stephanocystetum crassipae* коэффициент $S+Z=1$, а их хозяйственная ценность исчерпывается наличием нерестилищ сельди. Соседние открытые побережья, где растительность сложена ламинариевыми водорослями, а сообщества саргассов и трав отсутствуют, являются потенциальными нерестилищами сельди, которая нерестится на них не ежегодно. В СЗЯМ ситуация аналогична: наибольшей рыбохозяйственной ценностью отличаются заливы Советская Гавань и Чихачева, где коэффициенты $S+Z=5$. Соседние открытые побережья с $S+Z=2$ или 3 и имеют значительно меньшее рыбохозяйственное значение.

Поскольку смысл и объем синтаксона устанавливается объективно, по ГД его сообществ, то исчезает необходимость указания автора синтаксона для установления его смысла и объема, как это предписывает МКФН (Терийа и др., 2022). В случаях, когда построение подобной синтаксономии возможно, она представляется более удобной, чем флористическая, где классификация строится на основе консенсуса мнений исследователей, что ведет к неопределенностям, частым ревизиям синтаксонов, вызывает необходимость указания автора и года описания син-

таксона, без чего установить его смысл и объем бывает невозможно (Терийа и др., 2022). Кроме того, предложенный подход позволяет выделять ассоциации и синтаксоны высшего порядка провизорно, на основе литературных, архивных данных или фотографий сообществ. При этом синтаксоны не теряют диагностической ценности и пригодны для однозначного опознания растительных сообществ непосредственно в природе.

Предложенная синтаксономия экологически оправдана. Проиллюстрируем это на примере растительности СЗЯМ (рис. 8.2.2). Внутри сложной АЗ растительности района зоны класса *Phaeorhycetea* формируются сообщества с доминированием представителей порядков *Laminaretalia* и *Sargassetalia*. Внутри АЗ первого порядка формируется зоны союза *Saccharinion*, внутри которой, в свою очередь формируются АЗ отдельных видов, образующие фитоценозы в сходных экологических условиях на твердых грунтах у открытых побережий, но сменяющих друг друга по градиенту широты (*Saccharinetum japonicae* – *S. cichorioidae*). Эти примеры можно продолжать: ассоциации союза *Saccharinion* сменяются (как правило, с глубиной) ассоциациями, принадлежащими союзам *Costarietum*, *Desmarestetum*, *Agaretum*, *Kjellmaniellatum*. На мелководьях твердых грунтов ассоциации порядка *Laminaretalia* сменяются ассоциациями порядка *Sargassetalia*. При снижении гидродинамической нагрузки сообщества класса *Phaeorhycetea* сменяются сообществами морских трав – на мягких грунтах это ассоциации класса *Zosteretea*, а на мелководьях с твердыми грунтами – единственная ассоциация класса *Phyllospadetea*. Представленные в настоящей главе и в главах 4-7 результаты показывают, что высказанная в главе 2 гипотеза относительно структуры сообществ сублиторальной растительности верна: они представляют собой систему АЗ, сужающихся и расходящихся в неоднородных экологических условиях.

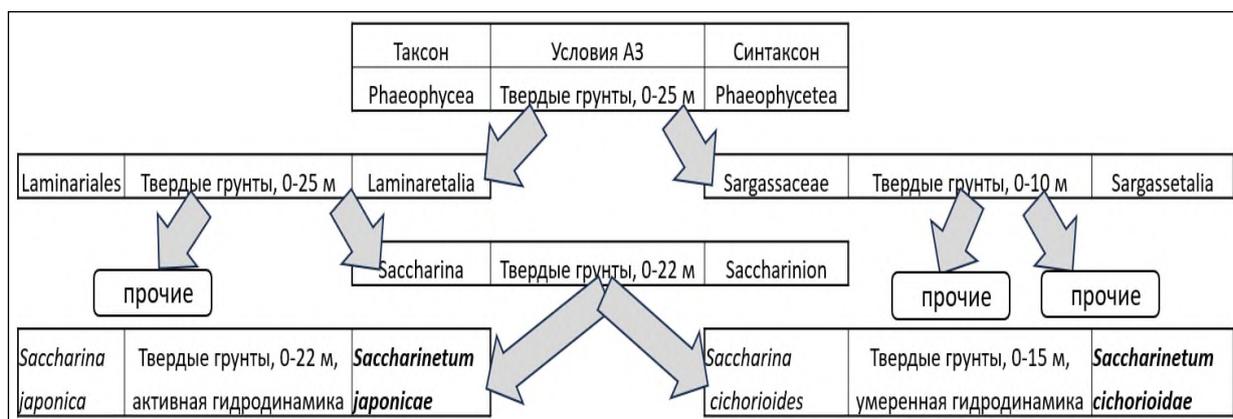


Рисунок 8.2.2 – Расхождение и сужение АЗ растительности в разных экологических условиях, соответствие между таксонами и синтаксонами

Итак, применение концепции АЗ к синтаксономической классификации сообществ сублиторальной растительности позволяет:

- 1) Выделить формирующие ЭПС виды из разнообразных описаний растительности, выполненных разными авторами, приведя таким образом 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 на основании гидрботанических описаний;
- 3) На основании выполненных описаний составить продромус сублиторальной морской растительности не только модельных районов, но и всех морей Дальнего Востока России.

С точки зрения требований МКСН (Терийа и др., 2022), синтаксоны, выделенные провизорно, не могут считаться валидными. Все синтаксоны за пределами районов исследований выделены и описаны по литературным данным, которые также не содержат первичных описаний. Однако эти обстоятельства являются недостатками только с точки зрения методологии флороценотического подхода. С позиций доминантного подхода и концепции АЗ эти недостатки мнимые, поскольку концепция АЗ позволяет выделять и однозначно классифицировать сообщества даже при минимуме имеющихся данных.

Составленный продромус является полевым рабочим инструментом, который позволяет любому исследователю легко отнести наблюдаемые им сообщества к выделенным синтаксонам просто на основании опознания видов, определяющих физиономический облик сообщества. По мере накопления данных, он может быть снабжен фотографиями, иллюстрирующими облик сообществ, как это сделано для растительности модельных районов. Для растительности I яруса это практически всегда можно сделать визуально. Что касается растительности нижних ярусов, верность их визуальной идентификации зависит от условий наблюдения и выраженности видовых признаков ГД идентифицируемых сообществ. В любом случае, доступными для визуального определения остаются синтаксоны ранга союза или порядка. Во многих случаях для опознания ассоциаций в таких условиях необходим инструментальный отбор проб.

Продромус не претендует на исчерпывающую полноту в силу недостаточной изученности сублиторальной растительности большинства районов Дальнего Востока. Особенно это касается труднодоступных северных районов, где в большинстве случаев имеются лишь довольно общие словесные характеристики растительности без описания сообществ, как таковых (Блинова, 1968, 1969, 1971; Гусарова, 1975; Толстикова, 1980; Перестенко, 1996, 1997 и т.д.). Кроме того, поскольку съемки больших открытых районов выполняются в экспедиционном режиме, при помощи водолазных ботов с большой осадкой, работающих на глубинах не менее 3 м, то мелководья остаются недообследованными по техническим причинам. Однако любые вновь выявленные сообщества могут быть отнесены либо к уже выделенным синтаксонам, либо к но-

вым, которые могут быть описаны во время дальнейших исследований. Необходимо понимать, что предложенный подход к описанию и классификации растительности, по-видимому, безальтернативен для условий не только российского Дальнего Востока, но и для других труднодоступных районов, в частности, Арктики. Действительно, если за почти век целенаправленных альгологических исследований на Дальнем Востоке констатируется недостаточная изученность даже наиболее хорошо обследованных южных его районов (Калита, Скрипцова, 2014), очевидно, что флористический подход в силу его специфики и жестких рамок МКФН не позволит это сделать и в обозримом будущем.

Вполне очевидно, что выработанная методика классификации морской сублиторальной растительности вполне 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 АЗ. Однако необходимо очертить и границы применимости предложенного подхода. Вполне ясно, что в тех тропических районах, где доминирование отдельных видов не выражено, такой подход будет неприменим. Вероятно, его возможности будут снижены и при классификации донной морской растительности субтропических вод.

ГЛАВА 9. НЕКОТОРЫЕ ПРАКТИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ ПРИМЕНЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ АДАПТИВНОЙ ЗОНЫ

9.1 Оценка промысловых ресурсов макрофитов СЗЯМ

В обобщениях, посвященных морской растительности, характеристики отдельных сообществ содержат данные, пригодные для оценки промысловых ресурсов макрофитов (Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986). Это касается работ по морской растительности Дальнего Востока России (Петров, Поздеев, 1992; Селиванова, 2004; Огородников, 2007 и т.д.). Однако они не содержат методик учета ресурсов на основании характеристик сообществ. Несмотря на то, что одной из задач геоботаники как науки является рациональное использование растительных ресурсов (Шенников, 1964; Быков, 1978), большинство описаний сообществ для этого непригодны (Taniguti, 1962; den Hartog, 2016; Mucina et al, 2016 и т.д.).

Между тем, концепция АЗ позволяет решить эту задачу. То обстоятельство, что на отдельных участках формируются АЗ конкретных видов, означает, что на таких участках показатели обилия этих видов будут максимальными. Ясно, что именно такие участки привлекательны для промысла. Описания сообществ в этом случае будут содержать промысловые характеристики видов. Нужно отметить, что И.В. Волвенко (Volvenko, 2022) полагает, что АЗ промысловых видов не могут быть напрямую использованы для оценки их запасов, однако это справедливо для подвижных пелагических видов, распределение которых он исследовал. В нашем же случае речь идет о неподвижных макрофитах. Предположим, что именно ГД ассоциаций будут формировать промысловые ресурсы растительности. Тогда площадь, занятая каждой ассоциацией, будет равна площади промысловых поселений вида, а биомасса ГД будет равна его запасу. Для проверки этого предположения сравним оценки запаса макрофитов, выполненных двумя способами – традиционно применяющимся по площади поселений УБМ видов (Дуленин, 2012; Ресурсы ..., 2020) и расчетом через площадь АЗ и биомассу ГД (Дуленин, 2024а).

В течение текущего столетия, впервые с начала промыслово-биологических исследований макрофитов 20-30-х гг. прошлого века (Зинова, 1928, 1940; Гайл, 1935, 1936, 1949), в СЗЯМ были практически полностью учтены промысловые ресурсы макрофитов (Дуленин, 2012). По результатам этих работ объем промысловых запасов макрофитов оценивался в 303 тыс. т на площади 58,5 км² (табл. 9.1.1). Оценка запасов саргассумов, стефаноцистиса и сахарины цикориевидной выполнена впервые. В связи с полным обследованием прибрежной зоны, по объектам, перечисленным в таблице 9.1.1, существенного увеличения оценок запаса в результате будущих исследований не предвидится.

Таблица 9.1.1 – Сведения о промысловых макрофитах СЗЯМ
(по: Ресурсы ..., 2020, с исправлениями)

Вид	УБМ, $m \pm SE$, кг	Площадь, $км^2$	Пром. запас, Σ , тыс. т
<i>Saccharina japonica</i>	8,5±0,6	8,63	81
<i>S. cichorioides</i>	6,7±0,9	0,9	6
<i>Sargassum</i> spp.	7,8±0,77	10,11	76
<i>Stephanocystis crassipes</i>	5,9±0,43	3,03	15
<i>Zostera asiatica</i>	3,1±0,23	17	50
<i>Z. marina</i>	3±0,3	6,4	32
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	7,2±0,39	6	43
Всего:		58,5	303

Использование концепции АЗ позволяет оценить конкретные ресурсы растительных сообществ, причем сделать это более полно (табл. 9.1.2), вычислив долю ГД в сообществе и фитомассу не только промысловых ГД, но и ассоциаций района в целом. Это позволяет объективно оценить объем потенциально-промысловых ресурсов сообществ. В качестве таковых целесообразно рассматривать те, у которых доля ПП или УБМ для их ГД в среднем составляет не менее половины обилия в фитоценозах (табл. 9.1.2, столбцы 3 и 4). Такое деление вполне разумно, поскольку ясно, что добыча, например, *Costaria costata* в фитоценозах ассоциации *Costarietum costatae*, в условиях СЗТП вряд ли будет технически оправдана, поскольку доля ГД здесь составляет лишь 40 % по ПП.

Общая площадь, занятая ассоциациями растительности – 217 $км^2$, т.е. около 2/3 от общей площади пояса растительности. Остальная площадь занята экотоновыми зонами на границах фитоценозов и разреженными поселениями макрофитов, где их растительный покров не выражен. Суммарная биомасса растительности в пределах ассоциаций оценена в 1248 тыс. т, из которых биомасса ГД ассоциаций – 709 тыс. т (табл. 9.1.2). Суммарный промысловый запас макрофитов района оценен в 315 тыс. т. Эта цифра весьма близка к оценке, выполненной по стандартной методике (см. табл. 9.1.1). Статистически значимые отличия между этими оценками отсутствуют (тест Колмогорова-Смирнова, $p=1$). Единственный вид, который сейчас осваивается промыслом (300-500 т ежегодно) – *Saccharina japonica*. Несколько бóльшая величина промыслового запаса в пределах ее АЗ по сравнению с прежними оценками запаса (94 тыс. т против 81 тыс. т, соответственно) объясняется тем, что традиционно промысловый запас этого вида учитывали на наиболее доступных для промысла мелководьях (до 6 м), тогда, как учет приуроченных к АЗ запасов показывает их во всем диапазоне формирования ассоциаций вида.

Таблица 9.1.2 – Количественные характеристики и ресурсы растительных ассоциаций сублиторали СЗЯМ, 2010 г.
(по: Дуленин, 2024б, дополнено)

№	Ассоциация	Доля ГД по ПП, %	Доля ГД по УБМ, %	Доля монодоминантных фитоценозов, %	Площадь, км ²	Площадь монодоминантных фитоценозов, км ²	Биомасса АЗ, тыс. т	Биомасса ГД, тыс. т	УБМ ГД сред.	УБМ ГД SE	Пром. запас, тыс. т*
1	<i>Ulvetum fenestratae</i>	56	22	0	3	0	6	1	3	0,13	
2	<i>Saccharinetum japonicae</i>	54	65	43	37	15,9	339	219	5,93	0,65	94
3	<i>Saccharinetum cichorioidae</i>	50	42	42	9	3,8	75	31	3,4	0,6	13
4	<i>Kjellmaniellum crassifoliae</i>	50	37	20	3	0,6	10	4	1,2	0,4	
5	<i>Costarietum costatae</i>	40	51	33	3	1	27	14	4,5	0,3	
6	<i>Agaretum clathratae</i>	50	39	36	46	16,6	201	78	1,69	0,15	
7	<i>Desmarestetum viridae</i>	78	51	50	4	2	17	9	2,35	0,42	
8	<i>Sargassetum miyabeae</i>	57	60	45	9	4,1	81	48	7,09	1,65	22
9	<i>Sargassetum pallidae</i>	62	60	60	12	7,2	144	87	5,21	0,83	52
10	<i>Stephanocystetum crassipae</i>	54	48	40	9	3,6	81	39	4,26	0,69	16
11	<i>Ptilotetum asplenioidae</i>	57	51	67	3	2	12	8	2,5	0,95	
12	<i>Odonthalietum corymbiferae</i>	48	38	40	3	1,2	17	7	2,16	1	
13	<i>Bossielletum compressae</i>	44	62	62	12	7,4	26	16	1,32	0,13	
14	Сообщества КИВ	53	н.д.	100	15	15			н.д.	н.д.	
15	<i>Zosteretum marinae</i>	100	100	100	18	18	146	82	2,23	0,18	53
16	<i>Zosteretum asiaticaе</i>	100	100	100	9	9	23	23	2,5	0,23	23
17	<i>Phillospadicetum iwatensis</i>	50	52	65	19	12,4	42	42	4,45	0,49	42
	M/Σ	M=58	M=53	M=53	Σ=217	Σ=119,7	Σ=1248	Σ=709	M=3,4	M=0,55	Σ=315

*- в качестве промыслового запаса указана фитомасса монодоминантных фитоценозов.

Ниже приведены данные о ресурсах сообществ макрофитов, которые имеют, или могут иметь промысловую ценность.

Saccharina japonica в асс. *Saccharinetum japonicae*. Наиболее ценный в промысловом отношении вид бурых водорослей. Характеристики условий формирования промысловых поселений фактически являются характеристиками АЗ и описаны в Главе 6. Длина взрослых слоевищ ГД $179 \pm 5,1(50-500)$ см, масса $500 \pm 19,3(100-2000)$ г. Промыслом осваиваются поселения общей протяженностью около 100 км на участках от м. Красный Партизан до бухты Андрея и от м. Датта до м. Бычий. Ширина зарослей от 10 до 200 м. УБМ на промысловых поселениях 5-24 кг/м². Протяженность отдельных промысловых участков от 1 до 14 км, площадь 30-152 га, промысловый запас 300-14400 т.

Поскольку полностью южный модельный район обследован лишь однажды, в 2010 г. (Дуленин, 2012), а в остальные годы протяженность обследованных участков различалась, для сравнения межгодовой изменчивости промысловых ресурсов сахарины японской использован относительный показатель – удельный промысловый запас (УПЗ), выраженный в тоннах на километр протяженности побережья. По сути дела, в качестве промысловых поселений учитывались монодоминантные фитоценозы асс. *Saccharinetum japonicae*, поэтому показатель УПЗ фактически отражает динамику фитомасс ГД этой ассоциации. Несмотря на то, что большую часть лет наблюдения (с 2010 по 2021 гг.) он был относительно стабильным, в пределах от 190 до 270 т/км (Дуленин и др., 2022б), в некоторые годы он понижался до 120-140 т/км (в 1999 и 2024 гг., соответственно), а в 2023 г. достиг своего максимума, составив 440 т/км². Значения УПЗ не показывают статистически значимого тренда ($\alpha=5,3 \pm 3,7$, $R^2=0,2$, $p=0,2$). Колебания запаса сахарины японской в районе обусловлены сменой первогодних и второгодних генераций, что приводит к колебаниям запаса на отдельных участках (Дуленин, 2008).

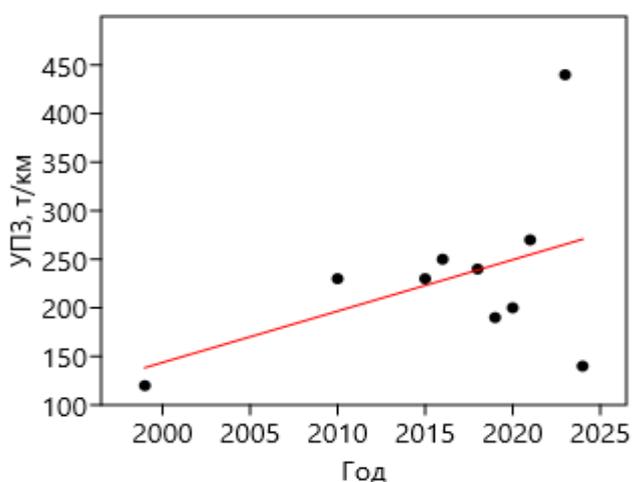


Рисунок 9.1.1 – Межгодовые различия УПЗ сахарины японской в СЗЯМ. Красным показана линия регрессии

За последние 4 десятилетия на участке между мысами Песчаный и Успения дважды (в 1988–1989 и 2003 гг.) отмечены пики фитомассы глубинной формы сахарины японской (*Saccharina japonica* f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Selivanova, Zhigadlova et G.I. Hansen), когда она образовывала значительный объем промысловых ресурсов (до 16 тыс. т). Очевидно, появления пригодных для промысла ее поселений можно ожидать и в дальнейшем. Кроме того, резонно предположить, что такие поселения могут вновь возникать на топически благоприятных участках к югу от мыса Успения, где они были отмечены в 60-х годах XX века (Суховеева, 1969). При формировании плотных зарослей ламинарии глубинной, она, благодаря большим размерам (до 10 м) и весу слоевищ (до 4 кг), может стать наиболее перспективным объектом водорослевого промысла. Большие глубины расположения ее зарослей затрудняют водолазный промысел и исключают добычу при помощи канзы, однако расположение зарослей на галечных равнинах без перепадов рельефа делает удобным применение для ее добычи водорослевых гребенок (Дуленин, 2017а).

***Saccharina cichorioides* в асс. *Saccharinetum cichorioidae*.** Взрослые слоевища взрослых ГД много мельче, чем у сахарины японской – длина $83,9 \pm 2,3$ (19-138) см, масса $98,1 \pm 4,9$ (2-230) г. Участки, на которых возможен промысел, расположены в самой северной части Татарского пролива, в окрестностях зал. Чихачева. Ширина зарослей относительно невелика – 10-50 м. Протяженность участков, пригодных для промысла, составляла 0,5-12 км, площадь 1,5-36 га с запасами 60-2160 т.

***Sargassum miyabei* и *S. pallidum* в асс. *Sargassetum miyabae* и *Sargassetum pallidae*, соответственно.** Обе ассоциации со своими ГД формируются рядом, фактически образуя одну единицу запаса. Длина слоевищ ГД $91 \pm 6,9$ (40-190) см, масса 334 ± 83 (72-2000) г. Они образуют поселения вдоль открытых прибойных и реже – вдоль полузащищенных участков побережья. Протяженность промысловых участков 0,3-20 км, ширина 30-400 м, площадь 0,9-200 га с запасами 108-14000 т.

***Stephanocystis crassipes* в асс. *Stephanocystetum crassipae*.** Длина слоевищ ГД 120 ± 7 (50-200) см, масса 460 ± 32 (50-2200) г. Промысловые поселения отмечены на участках протяженностью 0,3-5 км, шириной 30-300 м и площадью 3-120 га, запас на которых составлял 400-4800 т.

***Phyllospadix iwatensis* в асс. *Phyllospadicetum iwatensis*.** Высота надземной части ГД – $86,3 \pm 3,5$ (23-161) см. Наиболее пригодные для промысла поселения располагаются на участке от зал. Советская Гавань до бухты Датта. Они имеют протяженность от 0,5 до 10 км и площадь от 0,5 до 10 га. Запас на каждом участке оценен в объеме от 30 до 800 т.

Zostera asiatica в асс. *Zosteretum asiaticae*. Высота надземной части ГД $93 \pm 2,2(11-155)$ см. Промысловые участки имеют протяженность 0,5-19 км, ширину 100-700 м, площадь 7,5 до 380 га и запасами от 200 до 10260 т на каждом.

Zostera marina в асс. *Zosteretum marinae*. Длина надземной части ГД $93 \pm 2,2(40-170)$ см. Ассоциация формирует поля шириной 0,3–2,4 км, протяженностью 0,5-3 км. Фитоценозы располагаются в заливах Чихачева и Советская Гавань, а также в бухте Фальшивая ($49^{\circ}01'$ с.ш., $140^{\circ}56'$ в.д.) в окрестностях Советской Гавани. Фитоценозы в заливе Советская Гавань находятся в пределах акваторий порта, подвергающихся существенному антропогенному загрязнению, поэтому их не следует рекомендовать для освоения. Для промышленной добычи пригодны поселения zostеры морской в бухте Фальшивой и в заливе Чихачева. Это самые большие поселения вида на всем материковом побережье Японского моря к северу от залива Петра Великого (42° с.ш., 131° в.д.) (Паймеева, 1984). Здесь сосредоточено около трети промыслового запаса zostер всего Хабаровского края.

9.2 Оценка промысловых ресурсов макрофитов СЗОМ

Альгологические сборы во время икорных съемок на нерестилищах охотской сельди (Фархутдинов, 2005; Дуленин, 2015) имеют свою специфику: обследуются только нерестилища сельди, которые обычно покрывают лишь до половины протяженности пояса макрофитов. Вследствие этого, традиционные подходы к оценке ресурсов водорослей (Изучение ..., 2005) не могут считаться оптимальными по отношению к этому модельному району. Наилучшим подходом к оценке площадей учитываемых (в нашем случае, площадей фитоценозов соответствующих ассоциаций), представляется их вычисление по ЧВ учитываемых объектов с последующим пересчетом на площадь растительного пояса всего района. Было установлено, что результаты прямого оконтуривания площадей объектов и их вычисление по ЧВ не показывают статистически значимых различий (Дуленин, 2016б)

В СЗОМ водорослевый пояс обычно из года в год формируется на одних и тех же участках, в одних диапазонах глубин. По материалам авиучетных работ, проводившихся с 1965 по 1995 гг., площадь потенциальных нерестилищ сельди (т.е. участков водорослевого покрова, на которых хотя бы однажды был зафиксирован нерест сельди) в пределах ее нерестового ареала от Удской до Тауйской губы была оценена в 78 км^2 (Фархутдинов и др., 1996). В пределах Хабаровского края (т.е. от Удской губы до залива Ушки) эта цифра составляет около 76 км^2 . Ее можно принять за оценку общей площади пояса подводной растительности в пределах района исследований. Последний год, когда съемка в СЗОМ была проведена весьма подробно, был 2020. Сравним оценки запасов по данным этого года (табл. 9.2.1 и 9.2.2), выполненные стан-

дартным для района способом (Дуленин, 2016б) с оценками на основе концепции АЗ (по: Дуленин, 2023).

Таблица 9.2.1 – Среднемноголетние данные о потенциально-промысловых макрофитах СЗОМ, 2020 г. (по: Дуленин, 2023)

Вид	УБМ, $m \pm SE$, кг/м ²	Площадь, Σ , км ²	Пром. запас, Σ , тыс. т
<i>Saccharina latissima</i>	4,5±0,2	30	68
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	2±0,1	8	17
<i>Alaria esculenta</i>	2,3±0,2	24	58
<i>Stephanocystis crassipes</i>	3±0,2	15	48
Σ		77	191

Принимая во внимание, что промысел макрофитов в СЗОМ полностью отсутствует, выделять промысловую часть запаса преждевременно. Поэтому выполним сравнение по общей массе запаса. Результаты расчетов вполне ожидаемы. Оценки запасов водорослей в целом сходны и не имеют между собой статистически значимых различий ($p=0,75$ по критерию Манна-Уитни и 0,99 по критерию Колмогорова-Смирнова). Суммарная величина запаса макрофитов, оцененная двумя способами, весьма сходна (191 и 184 тыс. т). В качестве промысловой части запаса при необходимости могут быть учтены монодоминантные поселения макрофитов.

Таблица 9.2.2 – Количественные характеристики и ресурсы растительных сообществ сублиторали СЗОМ, 2020 г. (по: Дуленин, 2023, дополнено)

№	Ассоциация	УБМ ГД сред.	УБМ ГД SE	Доля ГД по ПП, %	Доля ГД по УБМ, %	Площадь, км ²	Биомасса АЗ, тыс. т	Биомасса ГД / запас, тыс. т
1	<i>Saccharinetum gurjanovae</i>	3,1	0,13	72	74	13	54	40
2	<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i>	3,1	0,65	63	64	5	22	14
3	<i>Alarietum esculentae</i>	3,0	0,6	74	77	22	86	66
4	<i>Stephanocystetum crassipae</i>	4,0	0,4	66	73	16	88	64
5	Сообщества Rhodophyta	2,0	0,3	74	56	8	30	
6	<i>Zosteretum marinae</i>	0,5	н.д.	100	100	н.д.	н.д.	н.д.
	Σ					64	280	184

Различия оценок площади поселений макрофитов более значительны (64 и 105 км²). Однако оценка площади потенциально-промысловых поселений макрофитов, полученная ранее применяемым способом завышена, поскольку общая площадь поселений макрофитов СЗОМ в пределах Хабаровского края оценена лишь в 76 км². Такое завышение связано с тем, что 2 или местами 3 потенциально-промысловых вида могут обитать на одной площади и даже образовывать в пределах таких поселений значительные биомассы. Однако промысел (как правило, селективный) на таких участках неудобен. В связи с этим оценка площади потенциально промыс-

ловых видов по площади их АЗ представляется более адекватной и избавляет от существенных ошибок учета. Общую площадь фитоценозов описанных ассоциаций водорослей (64 км²) следует считать оценкой площади, занятой потенциально-промысловыми поселениями макрофитов. Общая фитомасса ассоциаций водорослей оценена в 280 тыс. т (табл. 9.2.1).

Установив, что объемы промысловых и потенциально-промысловых запасов макрофитов, оцененные стандартным способом и в пределах их АЗ, статистически значимо не отличаются, применим концепцию АЗ для характеристики межгодовой динамики ресурсов макрофитов. Для этого используем количественные экосистемные характеристики АЗ, ограничившись здесь их площадью, средними УБМ ГД и суммарной биомассой ГД. Ранее публиковались только данные о динамике запасов некоторых промысловых видов: сахарины японской в Приморье, СЗЯМ и на Курилах, анфельции тобучинской в Приморье и у берегов о. Кунашир (южные Курильские острова) и потенциально-промысловых видов в СЗОМ, зостер в Приморье и СЗЯМ (Ресурсы ..., 2020; Евсеева и др., 2024). Межгодовые изменения растительности так или иначе обсуждались для Белого (Возжинская, 1986) и Черного морей (Калугина-Гутник, 1975). Имеются все необходимые данные для анализа экосистемных характеристик макрофауны бентали дальневосточных морей России (Макрофауна ..., 2014а-д). Рассмотрена динамика АЗ организмов пелагиали дальневосточных морей России (Волвенко, 2019; Volvenko, 2022). Однако данные о многолетней динамике экосистемных характеристик сообществ макрофитов получены впервые для Дальнего Востока России.

Alaria esculenta в асс. *Alarietum esculentae*. Длина измеренных слоевищ ГД была 160±6(34-268) см, масса – 135±8(2-430) г. Площади АЗ в пределах района оценены в 23±1,6(14-31) км², биомасса ГД – в 69±7,2(33-109) тыс. т (табл. 9.2.3).

Таблица 9.2.3 – Межгодовая динамика экосистемных характеристик фитоценозов ассоциации *Alarietum esculentae* и ее ГД *Alaria esculenta* в СЗОМ

Год	ЧВ фитоценозов, %	Суммарная площадь фитоценозов, км ²	УБМ ГД средняя, кг/м ²	УБМ ГД, SE, кг/м ²	Биомасса (запас) ГД, тыс. т
2008	18	14	2,4	0,2	33
2009	30	23	2,6	0,2	59
2010	23	17	2,4	0,1	42
2011	30	23	3,6	0,2	83
2012	19	14	2,5	0,1	36
2013	31	24	2,9	0,1	67
2014	27	20	3,2	0,1	64
2015	30	22	3,2	0,1	72
2017	38	29	3,5	0,1	102
2018	41	31	3,5	0,1	109
2019	39	30	3,2	0,1	96
2020	31	23	3,0	0,1	70
Среднее	30±2,1	23±1,6	3,0±0,1	0,1	69±7,2

Pseudolessonia laminarioides в асс. *Pseudolessonietum laminarioidae*. Перспективным промысловым объектом у охотоморских берегов Хабаровского края могла бы стать псевдолессония ламинариевидная – один из доминирующих видов донной растительности района (Дуленин, 2015). Во взрослом состоянии таллом ГД представляет собой куртину из десятков спутанных между собой пластин разной длины, ширины и массы. Длина отдельных пластин 71 ± 2 (5-255) см, масса 139 ± 8 (2-750) г. Доля слоевищ с индивидуальной массой более 300 г, которые могли бы представлять интерес для изготовления пищевой продукции – около 50 %. Масса куртин от 2 до 9 кг, количество слоевищ, образующих одну куртину – от 10 до 150 экз.

Таблица 9.2.4 – Межгодовая динамика экосистемных характеристик фитоценозов ассоциации *Pseudolessonietum laminarioidae* и ее ГД *Pseudolessonia laminarioides* в СЗОМ

Год	ЧВ фитоценозов, %	Суммарная площадь фитоценозов, км ²	УБМ ГД средняя, кг/м ²	УБМ ГД, SE, кг/м ²	Биомасса (запас) ГД, тыс. т
2008	7	5,6	4,3	0,6	24
2009	14	10,8	3,2	0,2	34
2010	12	9,0	3,2	0,3	29
2011	6	4,4	4,4	0,3	19
2012	4	3,4	2,7	0,2	9
2013	3	2,5	3,7	0,3	9
2014	4	2,8	3,6	0,2	10
2015	5	4,0	2,8	0,2	11
2017	3	2,4	3,7	0,2	9
2018	2	1,7	3,0	0,3	5
2019	2	1,8	3,2	0,2	6
2020	9	6,7	3,1	0,4	21
Среднее	$6 \pm 1,3$	$4,6 \pm 0,8$	$3,4 \pm 0,2$	0,3	$16 \pm 2,8$

Объем фитомассы псевдолессонии ламинариевидной в ее фитоценозах оценен в 16 ± 1 (5-34) тыс. т (табл. 9.2.4). Этот объем меньше сделанных ранее оценок в 27-40 тыс. т (Кизеветтер и др., 1981; Гусарова и др., 1993).). Впрочем, учет прироста биомассы ламинариевых водорослей летом (Кусиди, 2007) ставит все на свои места и позволяет сделать вывод о том, что фитомасса вида в своей ассоциации в период наибольшего развития растительного покрова составляет в среднем порядка 30 тыс. т.

Однако этот вид относительно недавно включен в Красную книгу Российской Федерации (Красная книга..., 2008). В издании справедливо отмечено, что вид распространен «по всему побережью Охотского моря и у Шантарских о-вов», и играет роль «кондоминанта в формации *Pseudolessonia laminarioides* + *Alaria marginata* + *Laminaria* sp. + *Cystoseira crassipes*». Таким образом, из самого текста книги явствует, что в ее списках оказался повсеместно распро-

страненный, массовый, доминирующий в сообществах вид растительности. В издании указано, что данные о численности вида отсутствуют. Между тем, до включения вида в Красную книгу, промысловые запасы псевдолессонии оценивались 30-40 тыс. т (Кизеветтер и др., 1981). Позднее (Гусарова и др., 1993) ее запасы оценивались в 27-35 тыс. т и обсуждались возможности промысла вида. Эти сведения при подготовке Красной книги учтены не были. В качестве фактора, лимитирующего распространение вида, указано «разрушение среды обитания вследствие хозяйственной деятельности человека». Однако побережья Охотского моря, вдоль которых распространена ассоциация, отличаются от ряда других районов Дальнего Востока практически полной сохранностью естественной среды обитания донной биоты. Участки антропогенных нарушений пояса донной растительности (портовые сооружения в поселках Аян, Охотск, г. Магадан и т.п.) единичны и имеют малую площадь. Единственным основанием включения вида в список краснокнижных стало то, что он является эндемиком Охотского моря. Однако протяженность ареала вида весьма велика – не менее 4 тыс. км у материкового и западно-камчатского побережья Охотского моря (Клочкова и др., 2009). Такой протяженностью ареала отличаются далеко не все массовые виды морской донной растительности, не являющиеся эндемиками. Таким образом, объективных оснований для включения вида в Красную книгу не было. Приведенные данные с очевидностью показывают, что вид не соответствует критериям включения в Красную книгу. Целесообразен вывод псевдолессонии ламинариевидной из краснокнижных списков.

Красные водоросли (Rhodophyta: *Ptilota asplenioides*, *Odonthalia corymbifera*, *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus platynus*) в СЗОМ вряд ли могут представлять интерес для промысла, однако ради соблюдения единообразия, приведем здесь сведения о динамике экосистемных характеристик и для их сообществ (табл. 9.2.5). Площади, занятые сообществами красных водорослей в СЗОМ оценены в $12 \pm 0,9(6-16)$ км², фитомасса их ГД – в $27 \pm 1(17-51)$ тыс. т.

***Saccharina latissima* в асс. *Saccharinetum latissimae*.** Повсеместная распространенность его ЭПС на доступных для промысла глубинах облегчает выбор участков, наиболее удобных для промысла. Длина слоевищ $161 \pm 6(19-350)$ см, масса $306 \pm 19(10-1050)$ г. Доля слоевищ с индивидуальной массой не менее 500 г, наиболее привлекательных для промысла – не менее трети в июне, в начале промыслового сезона. Учитывая скорость роста ламинариевых водорослей в Охотском море (Кусиди, 2007) и сведения о размерном составе сахарины широкой на сопредельных участках Магаданской области (Белый, 2011), к августу, т.е. в период наибольшего развития растительного покрова, эта доля составит не менее 2/3 от общего количества слоевищ. Площадь ассоциации в течение периода наблюдений составляла $28 \pm 2(15-42)$ км², а фитомасса ГД - $74 \pm 6,6(37-119)$ тыс. т.

Таблица 9.2.5 – Межгодовая динамика экосистемных характеристик сообществ красных водорослей и их ГД *Ptilota asplenioides*, *Odonthalia corymbifera*, *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus platynus* в СЗОМ

Год	ЧВ фитоценозов, %	Суммарная площадь фитоценозов, км ²	УБМ ГД средняя, кг/м ²	УБМ ГД, SE, кг/м ²	Биомасса (запас) ГД, тыс. т
2008	18	13	2,1	0,2	28
2009	14	11	1,7	0,1	18
2010	12	9	2,1	0,2	19
2011	13	10	2,0	0,1	20
2012	20	16	2,1	0,1	32
2013	17	13	2,3	0,1	31
2014	12	9	2,6	0,1	23
2015	24	18	2,8	0,1	51
2017	14	11	2,8	0,1	30
2018	8	6	2,8	0,1	17
2019	14	11	2,6	0,1	28
2020	17	13	2,2	0,1	29
Среднее	15±1,2	12±0,9	2,3±0,1	0,1	27±2,7

Таблица 9.2.6 – Межгодовая динамика экосистемных характеристик фитоценозов ассоциации *Saccharineta latissima* и ее ГД *Saccharina latissima* в СЗОМ

Год	ЧВ фитоценозов, %	Суммарная площадь фитоценозов, км ²	УБМ ГД средняя, кг/м ²	УБМ ГД, SE, кг/м ²	Биомасса (запас) ГД, тыс. т
2008	35	27	3,4	0,2	90
2009	27	20	2,9	0,2	58
2010	24	18	3,4	0,2	62
2011	29	22	4,1	0,2	92
2012	30	22	3,7	0,2	84
2013	34	26	3,2	0,1	84
2014	42	32	3,7	0,1	119
2015	26	20	3,0	0,1	60
2017	29	22	3,8	0,1	83
2018	29	22	3,6	0,1	78
2019	15	11	3,3	0,1	37
2020	18	14	3,2	0,1	43
Среднее	28±2,0	21±1,6	3,4±0,1	0,1	74±6,6

Stephanocystis crassipes. Площади поселений вида оценены в 1807±125(1220-2684) га, общий запас – в 52±3(42-72) тыс. т при доверительных границах 46-56 тыс. т соответственно (табл. 9.2.7).

Сравнение динамики ресурсов макрофитов. Для более полной оценки характера динамики сообществ и связанных с ними ресурсов макрофитов сравним уровни изменчивости их

количественных показателей (табл. 9.2.8). Легко видеть, что показатели суммарной площади АЗ, УБМ ГД и суммарной биомассы ГД имеют разный размах межгодовых колебаний. Суммарная площадь фитоценозов каждого сообщества колеблется в 2,2-6,4 раза, а их суммарная биомасса – в 1,9-6,8 раз.

Таблица 9.2.7 – Межгодовая динамика экосистемных характеристик фитоценозов ассоциации *Stephanocystetum crassipae* и ее ГД *Stephanocystis crassipes* в СЗОМ

Год	ЧВ фитоценозов, %	Суммарная площадь фитоценозов, км ²	УБМ ГД средняя, кг/м ²	УБМ ГД, SE, кг/м ²	Биомасса (запас) ГД, тыс. т
2008	21	16	3,8	0,4	63
2009	13	10	4,2	0,6	43
2010	29	22	4,2	0,3	92
2011	22	17	4,4	0,3	72
2012	26	20	3,8	0,3	75
2013	13	10	3,6	0,2	36
2014	16	12	4,4	0,2	52
2015	15	11	3,7	0,2	41
2017	15	12	4,3	0,2	50
2018	20	15	4,2	0,3	62
2019	28	21	5,2	0,2	111
2020	25	19	4,1	0,4	76
Среднее	20±1,5	15±1,2	4,1±0,1	0,4	64±6,6

Таблица 9.2.8 – Сравнение вариабельности (максимальный размах колебаний, кратность / коэффициент вариации, %) количественных характеристик АЗ макрофитов СЗОМ, 2008-2020 гг.

АЗ	Суммарная площадь фитоценозов	УБМ ГД	Суммарная биомасса (запас) ГД
<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±0,6 / 34±7	1,5±0,03 / 13±1	3,7±0,7 / 39±6

На этом фоне УБМ выглядят весьма стабильными: они изменяются лишь в 1,4-1,6 раза. Соответственно, и коэффициенты вариации для суммарной площади фитоценозов и суммарной биомассы (запаса) довольно велики (в среднем 35-39 %) и не имеют между собой статистически значимых отличий (тест Манна-Уитни, $p=0,14$). Для УБМ коэффициенты вариации в 3 раза ниже (в среднем 13 %), и они статистически значимо отличаются от коэффициентов вариации площади и суммарной биомассы ($p=0,01$ и $p=0,002$, соответственно). Таким образом, площадь и суммарная биомасса оказываются элементами лабильности сообществ, а УБМ – элементом их стабильности. Изменение условий формирования сообществ и конкуренция за субстрат приводят к изменению площадей АЗ – экспансии АЗ в пространстве или их сжатию, при том, что

внутренние характеристики обилия АЗ остаются относительно постоянными. Поскольку общая фитомасса АЗ определяется произведением суммы площадей ее фитоценозов на их среднюю УБМ, ясно, что общая фитомасса оказывается еще более лабильным показателем. Результаты анализа главных компонент показывают, что лабильность АЗ района на 98,3 % определяется изменением их площадей, на 1,4 % – УБМ, и лишь на 0,3 % - их общей биомассы, как результирующего показателя.

Примечательно, что анализ пространственного распределения икры охотской сельди, отложенной на макрофиты пояса растительности СЗОМ, показал похожий результат: относительное количество отложенной икры на разных нерестилищах и в разные годы оставалось статистически стабильным, в то время, как площадь нерестилищ статистически значимо изменялась во времени в зависимости от количества отнерестившейся сельди (Дуленин, Диденко, 2021, Приложение 2). Вероятно, эти примеры выражают общее свойство экосистем сохранять относительную внутреннюю стабильность и реагировать на изменения условий среды прежде всего изменением захваченных площадей.

Для характеристики динамики промысловых ресурсов нам нужен прежде всего итоговый показатель обилия – суммарная фитомасса их ГД. Поэтому далее рассмотрим графики изменения этого показателя для ассоциаций перспективных для промысла водорослей (рис. 9.2.1, табл. 9.2.8.). Линии трендов (рис. 9.2.1) несколько сглаживают изменения фитомассы. Учитывая, что съемки охватывают не более половины протяженности района, возможно, что линии тренда более корректно отражают межгодовую динамику фитомасс ГД, чем непосредственные данные съемок.

Таблица 9.2.8 – Параметры линейной регрессии для межгодовой динамики объема общей фитомассы ГД в границах своих ассоциаций, пригодных для освоения в СЗОМ Полужирным курсивом выделены статистически значимые параметры линейной регрессии (при уровне статистической значимости 0,1)

Объект	$a \pm SE$	r^2	p
<i>Alaria esculenta</i>	4,5±1,3	0,53	0,07
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	-1,5±0,6	0,41	0,03
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
Суммарная биомасса ГД в ассоциациях	2,6±1,7	0,19	0,16

Целесообразно выяснить, насколько направлены эти изменения. Лишь в двух ассоциациях их ГД показывают статистически значимые градиенты – фитомасса алярии съедобной растет, а псевдолессонии ламинариевидной – падает. Очевидно, это связано с ростом температур воды и со снижением ледовитости Охотского моря в последние десятилетия (Зуенко и др., 2018). Для псевдолессонии ламинариевидной – холодолюбивого высокобореального эндемика

северной части Охотского моря, в таких условиях происходит закономерное снижение фитомасс в ее АЗ, в то время как гораздо более экологически пластичная алярия съедобная реализует свои конкурентные преимущества, наращивая фитомассу ГД за счет расширения площадей АЗ. Для остальных ГД изменения фитомассы на обсуждаемом отрезке времени следует признать случайными. Вероятно, статистически значимые закономерности могут быть выявлены на более продолжительном периоде времени. Для практики все сказанное означает, что в СЗОМ из-за лабильности площади и фитомассы АЗ промысловых видов, при организации промысла будет необходима оперативная разведка пригодных для промысла поселений.

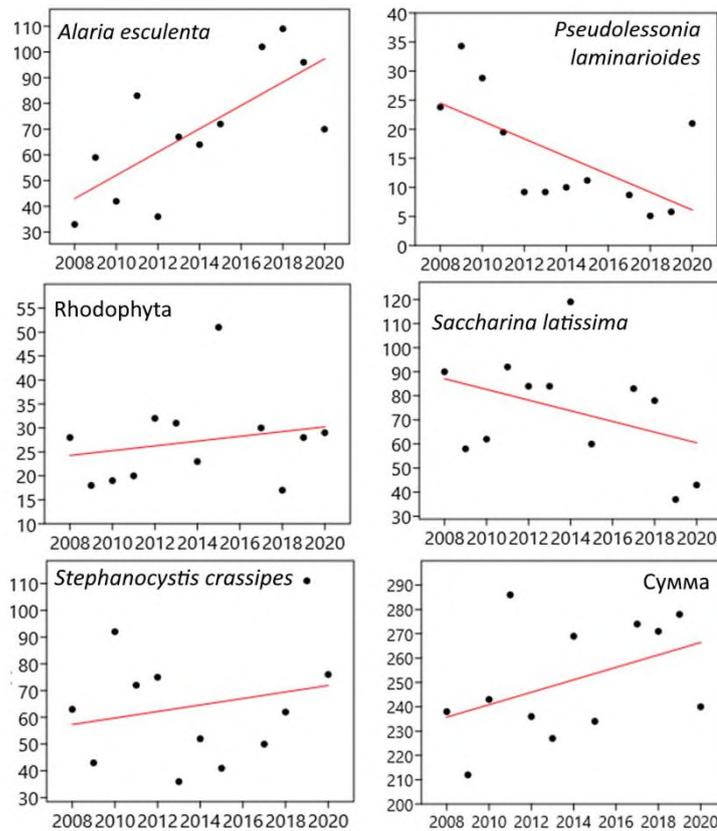


Рисунок 9.2.1 – Межгодовая динамика запаса (фитомассы) ГД в пределах своих ассоциаций пригодных для освоения водорослей СЗОМ. По оси абсцисс – фитомасса, тыс. т, по оси ординат – годы, красным обозначены линии тренда

При прогнозировании возможного вылова макрофитов в качестве граничного ориентира по биомассе (B_{lim}) (Бабаян, 2000) наиболее разумно принимать наименьший за период наблюдений уровень запаса по каждому объекту. Однако этот ориентир не имеет прямого смысла для регулирования промысла водорослей. В нашем случае его значение заключается в том, что падение фитомассы ниже граничного уровня может означать существенное снижение объема нерестовых субстратов и требовать соответствующих управленческих решений в отношении охотской сельди (Дуленин и др., 2023).

Учитывая, что потенциально-промысловые виды макрофитов являются важными нерестовыми субстратами для нереста сельди (Тюрнин, 1967; Фархутдинов, 2005; Дуленин, Диденко, 2021; Приложение 2), даже при развитии промысла возможный вылов необходимо обосновывать на минимальном уровне в 10 % от среднегодовой величины запаса. До тех пор, пока нет реальных перспектив добычи водорослей СЗОМ, эти сведения имеют не более чем справочный характер. Однако предложенный подход к оценке запасов и их динамики может быть применен в других регионах с низким уровнем освоения водорослей.

Итак, практический смысл описания сообществ донной морской растительности на основании концепции АЗ состоит в том, что эти описания могут быть напрямую использованы для оценки площади поселений и объема ресурсов макрофитов. Площадь промысловых поселений макрофитов следует считать равной площади, занимаемой их ассоциациями, а запас – равным биомассе их ГД. Оценка запасов потенциально-промысловых макрофитов на основе экосистемных характеристик их ассоциаций придает ресурсным исследованиям естественный экологический смысл.

Под влиянием смены окружающих условий или конкуренции, АЗ расширяют или сокращают свои площади, сохраняя при этом стабильные показатели обилия своих ГД.

Резонно предположить, что промысел целевого вида в пределах его АЗ будет сопровождаться минимальным приловом сопутствующих видов, что значимо как для промысла, так и для охраны окружающей среды. Проверке этого предположения отчасти посвящен следующий раздел.

9.3. Рационализация промысла макрофитов

Наращиванию объемов промысла препятствует отсутствие дешевых и высокопроизводительных способов добычи макрофитов, обеспечивающих селективное изъятие промысловых видов. Традиционный промысел канзой очень трудоемок и относительно малопродуктивен, а водолазный способ дорог. В связи с этим, представляется актуальным поиск механизированных способов добычи, способных снизить ее себестоимость. В северной Европе для добычи водорослей используют драги (Werner, Kraan, 2004; Melond, Rebours, 2012). На Дальнем Востоке России перспективным в этом отношении представляется использование тралящего орудия, названного салазочной гребенкой (рис. 9.3.1). Ранее автор уже приводил сведения о промысле гребенкой (Дуленин, 2012). Поскольку в последние годы вопросы рационализации водорослевого промысла активно обсуждались представителями промышленности и специалистами-альгологами (Ресурсы ..., 2020), здесь приведена данная ранее (Дуленин, 2017а) развернутая характеристика орудия.

В настоящее время использование гребенок на промысле водорослей запрещено (Правила, 2022) Правилами рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна (п. V.18.13). Введение запрета было связано с тем, что ранее на Курилах запасы морской капусты были подорваны в результате варварского промысла при помощи модифицированных норвежских водорослевых драг-фиктенов (рис. 9.3.1, д, е), которые не были должным образом апробированы (Евсеева, 2009). В связи с этим, здесь характеристики конструкции салазочной гребенки и ее использования даны в сравнении с таковыми для фиктенов.

Салазочная водорослевая гребенка представляет собой стальные салазки, оснащенные рядом направленных вперед прямых стальных прутьев (рис. 9.3.1, б). Ширина орудия 1,2 м, длина – 0,7-0,8 м, длина прутьев – 0,5-0,6 м, расстояние между прутьями – 8-10 см, высота расположения прутьев над грунтом – 10-12 см. Промысел сахарины японской при помощи салазочной гребенки вело у побережья Татарского пролива одно из рыбодобывающих предприятий Хабаровского края в период с 2001 по 2007 гг. Водоросли добывали с борта маломерного плоскодонного бота (рис. 9.3.1) на глубинах от 2 до 6 м.

Протяженность траления гребенкой составляла от 50 до 100 м, время траления от 1 до 3 минут при скорости от 1,3 до 3 узлов. Затем гребенку поднимали при помощи кран-балки и освобождали от добытых водорослей. Рабочий цикл, включая спуск орудия, маневры, траление, подъем и разбор улова, занимал от 10 до 15 минут. При хорошей погоде в течение рабочего дня выполняли от 30 до 50 рабочих циклов. Улов за 1 траление составлял от 200 до 300 кг сахарины японской. За рабочий день добывали от 6 до 10 т. Добытчики были заинтересованы в том, чтобы сократить время тралений и маневров и выполнить в течение дня как можно больше рабочих циклов. Объем добычи в течение сезона составлял в разные годы от 150 до 500 т.

Характер грунта и наличие монодоминантных поселений определяли по эхолоту. Мощность и характер зарослей хорошо просматриваются на экране современных эхолотов. АЗ сахарины легко отличимы от АЗ фукусовых водорослей и морских трав. Это делает эхолот необходимым инструментом промысловой разведки при добыче водорослей. Кроме того, поскольку промысел проходил на малых глубинах, наличие и характер зарослей в большинстве случаев можно было оценить визуально с поверхности. Это позволяло вести селективную добычу водорослей исключительно в пределах АЗ сахарины японской.

Координаты и треки тралений записывали при помощи спутникового навигатора. Это позволяло избежать тралений на одном и том же месте – каждое последующее траление выполняли заведомо на некотором расстоянии от предыдущего. Таким образом, добычу вели в режиме чересполосицы – дорожки тралений сменялись нетронутыми полосами, причем площадь нетронутых полос была заведомо больше, чем площадь салазочных дорожек.



Рисунок 9.3.1 – Иллюстрации тралящих орудий добычи водорослей и работы с ними. Слева направо: а – бот, с которого вели промысел, б – гребенка, в – подъем гребенки, г – освобождение гребенки от улова (из: Дуленин, 2017а), д, е – конструкции фиктенов (из: Евсева, 2009)

Применение салазочных гребенок в сочетании с современными навигационными инструментами при стремлении промысловиков к максимально эффективной добыче обеспечивали весьма щадящий, прицельный режим эксплуатации зарослей. По нашим оценкам, изымалось не более 20 % промыслового запаса в пределах конкретного облавливаемого фитоценоза. Попадание в драгу посторонних видов растительности было сведено к минимуму. Промысловики избегали потерь времени, связанных с сортировкой улова, поэтому тщательно выбирали участ-

ки монодоминантных поселений двухлетней сахарины японской промысловой мощности. Таким образом, существенное воздействие на поселения других видов растительности при промысле сахарины гребенкой было практически исключено.

Промысел при помощи салазочной гребенки происходил в пределах одного и того-же фитоценоза из года в год. Фитоценоз имел вид пояса, расположенного на глубинах от 2 до 6 м, шириной 100-250 м и протяженностью 7,5 км. Для района характерна смена поколений с преобладанием взрослых промысловых слоевищ сахарины японской в четные годы и первогодних непромысловых в нечетные. ГД фитоценоза – *Saccharina japonica* на участках произрастания промысловой двухлетней генерации, имел ПП 50-90% при УБМ 5-9 кг/м². Промысловый запас этого фитоценоза составлял 4,4-7,9 тыс. т при площади 55-113 га. Эти показатели наблюдались каждый урожайный год независимо от наличия промысла в районе. Так, в 2006 г., когда велся промысел, запас был оценен в 6,8 тыс. т. В следующий после промысла урожайный 2008 г., запас достиг максимума – 7,9 тыс. т. Таким образом, в отличие от фиктенов, многолетний промысел водорослевой гребенкой на одном участке не оказал заметного влияния на воспроизводство сахарины японской. Нарушений естественной структуры сообществ за годы промысла не выявлено, а колебания запаса были обусловлены естественной сменой поколений ГД в фитоценозе.

Как любое орудие, салазочная гребенка имеет известные ограничения своего применения, связанные с ее конструктивными особенностями. Она хорошо себя показала при работе на галечных и мелковалунных грунтах, однако ее использование на крупновалунных грунтах и глыбовых навалах затруднено, либо невозможно.

Обсудим, с чем связана разница в результатах промысла салазочной гребенкой и фиктенами. Прежде всего, габариты гребенки в 2 раза меньше применявшихся на Курилах фиктенов, что само по себе способствует более щадящей эксплуатации зарослей. Негативное воздействие фиктенов на поселения водорослей было связано с их конструктивными недоработками (рис. 9.3.1, д, е). Редко и высоко расположенные металлические прутья рвали слоевища водорослей, а крючья перепахивали субстрат. Конструкция гребенки лишена этих недостатков. Поскольку она монтируется на узких салазках, то при движении орудие перемещается по поверхности слоевищ, мало соприкасаясь с грунтом. Даже при отсутствии растительности, салазки скользят по поверхности грунта, не зарываясь и не переворачивая его. Прямые прутья направлены вперед, и в отличие от фиктенов, никогда не зарываются в грунт. Это обеспечивает минимальное повреждающее воздействие фитоценозы во время использования орудия.

Следующее отличие от фиктенов в том, что прутья салазочной гребенки монтируются низко, на высоте черешков, т.е. на уровне наиболее узких и прочных участков талломов, между пластинами и ризоидами. Благодаря этому гребенка не рвет и не повреждает пластины слое-

вищ. Значительная часть слоевищ, попавших между широко расставленными прутьями, фиктенов, терялась. Однако расстояние между прутьями гребенки намного меньше ширины взрослых слоевищ сахарины японской (15-25 см) и диаметра ее ветвящихся ризоидов (15-20 см). Благодаря этому, во время работы гребенки черешки водорослей набиваются между прутьями, а широкие слоевища и ризоиды фиксируют растения, препятствуя их выскальзыванию. При движении гребенки, ризоиды срываются с грунта. Растения застревают между прутьями, пока гребенка не оказывается полностью заполненной водорослями. Здесь необходимо заметить, что принцип работы гребенки сходен с принципом работы канзы – наиболее щадящего инструмента добычи водорослей. При работе обоих орудий слоевища вместе с черешками и ризоидами срываются с субстрата, застревая между близко расположенными движущимися прутьями. Как и в случае с канзой, рабочий цикл гребенки заканчивается, когда пространство между прутьями заполняется слоевищами ламинарии. Различие в работе по сравнению с канзой состоит в том, что прутья канзы совершают в рабочем цикле круговые движения, а прутья гребенки – линейные. В Приморье в конце XIX-го – первой половине XX веков объемы добычи сахарины японской при помощи канзы достигали десятков тысяч тонн в пересчете на сырую массу (Жариков, 2001; Кулепанов, 2020). Высокие объемы добычи сохранялись в течение десятилетий. Таким образом, промысел не приводил к подрыву запасов. Это позволяет сделать вывод, что широкомасштабное использование орудия добычи, основанного на том же принципе, не приведет к отрицательным последствиям. Салазочная гребенка, как и канза, обеспечивает биологически оптимальный режим изъятия водорослей, когда грунт сразу освобождается от добытых растений. В этом смысле, применение гребенки лучше, чем срезание водорослей при водолазной добыче, когда ризоиды, черешки или части слоевищ остаются на грунте.

После заполнения водорослями, гребенка свободно скользит поверх слоевищ, не касаясь грунта. Момент полного заполнения гребенки определяют по уменьшению сопротивления ее движению. С этого момента траление прекращают и начинают подъем гребенки. Благодаря этому, исключается еще один недостаток фиктенового промысла – долгие непроизводительные траления. Заполнение фиктенов происходило в течение 2-5 минут траления, однако суда, работая "вслепую", протаскивали фиктены по дну не менее 10-20 мин., что приводило к значительным потерям водорослей, образующим так называемые «плавающие скопления» (Евсеева, 2009). В настоящее время применение современного навигационного оборудования способно полностью исключить такого рода непроизводительные маневры. Кроме того, поскольку при работе гребенкой водоросли хорошо удерживаются между прутьями, при коротких тралениях их потери минимальны и сопоставимы с потерями при водолажном промысле. По выполненным наблюдениям, теряется не более 10 % слоевищ.

Вообще, негативные последствия промысла на Курилах, помимо несовершенства орудий лова, были связаны и с его нерациональной организацией. Множество судов, принадлежащих разным предприятиям, вели промысел на одних и те же поселениях до их полного истощения, сроки промысла нарушались (по: Евсеева, 2009). В настоящее время, с введением практики закрепления рыбопромысловых участков на длительный период времени за конкретными пользователями, такая ситуация вряд ли возможна. Как правило, пользователи не допускают на свои участки посторонних добытчиков. Кроме того, поскольку пользователь заинтересован в получении максимального устойчивого улова со своего участка в течение всего срока пользования, откровенно истощительный подход к промыслу (по крайней мере, в отношении водорослей) практически исключен. Таким образом, современная система регулирования хозяйственных отношений в сфере прибрежного промысла в данном случае стимулирует относительно рациональное использование водных биоресурсов со стороны пользователей. Такая система в определенной степени служит гарантией того, что катастрофическая ситуация, складывавшаяся на промыслах водорослей в конце 80-90 гг. XX века не сможет повториться в будущем.

Итак, салазочная водорослевая гребенка – безопасное и высокоэффективное орудие, обеспечивающее селективную добычу сахарины, и лишённое недостатков, присущих ранее применявшимся модификациям норвежских драг-фиктенов. В связи с этим, целесообразно внести в действующие Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна изменения, разрешив использование для добычи салазочных водорослевых гребенок, оснащенных прямыми захватывающими прутьями, расположенными на высоте не менее 10 см над поверхностью грунта. Поскольку сведения о работе орудия уже были опубликованы в открытой печати (Дуленин, 2012, 2017в), патентная работа для оформления его в качестве изобретения не требуется. Вполне очевидно, что салазочная гребенка может с успехом применяться для добычи не только сахарины японской, но и других видов крупных ламинариевых и саргассовых водорослей. Помимо салазочной гребенки, эффективным орудием добычи водорослей на мелководьях до 6 м, в частности, на крупновалунных и глыбовых грунтах, недоступных для работы гребенки, является механическая канза, успешно испытанная при добыче сахарины японской на Сахалине (Ресурсы ..., 2020). По существу, рациональный селективный промысел водорослей основан на использовании орудий и техник, обеспечивающих изъятие промысловых макрофитов в пределах их АЗ.

9.4 Возможности оценки объема ресурсов макрофитов Дальнего Востока России

Современное состояние ресурсов сублиторальной растительности некоторых районов Дальнего Востока не известны. На севере Охотского моря ресурсы растительности определены

только в Тауйской губе (Белый, 2011, 2020) и у берегов Камчатки оценены по литературным данным 1933-1982 гг. (Клочкова, Клочкова, 2020). У берегов Чукотки ресурсы макрофитов не оценивались. Побережья западного Сахалина, судя по крайне малым объемам запаса – 16 тыс. т. сахарины японской (Галанин, Прохорова, 2020), обследованы лишь частично. Между тем, нами уже установлено, что условия обитания растительности сходны в северной части Охотского моря и на Чукотке, а также в российских районах Японского моря. Кроме того, северная часть Охотского моря, Чукотка, восточная Камчатка, Командорские острова и российские районы Японского моря имеют берега, пригодные для формирования пояса растительности, за исключением отдельных участков (Глава 3). Далее, показано, что растительность северных районов Охотского моря и побережий Чукотки, с одной стороны, и растительность российских районов Японского моря, с другой, сходны по составу своих АЗ (Глава 7, рис. 7.3), поэтому экосистемные характеристики каждого из модельных районов с известными допущениями позволяет охарактеризовать растительность сходных либо соседних районов (Дуленин, 2023, 2024). На основе этих соображений попытаемся, с необходимыми корректировками, экспертно оценить общие ресурсы растительности АЗ всех дальневосточных морей России (табл. 9.4.1). Промысловыми и потенциально-промысловыми макрофитами следует считать прежде всего ламинариевые и фукусковые водоросли и морские травы, а также анфельцию, формирующие в дальневосточном регионе собственные АЗ (Глава 8) и пригодные в качестве пищевого и технического сырья (Суховеева, Подкорытова, 2006; Chapman, Chapman, 1980).

Для северного модельного района УПЗ потенциально-промысловых макрофитов составил 0,2 млн т/1000 км. Общая протяженность районов произрастания растительности в районах высокобореальной подзоны оценена в 8 тыс. км. Из этого, общий объем потенциально-промысловых ресурсов макрофитов – 1,6 млн т, а объем возможного вылова при допустимом изъятии 10 % – 160 тыс. т (табл. 9.4.1). При оптовой цене 20 руб./кг, их стоимость – 3,2 млрд руб. Предложенный подход к оценке ресурсов подходит для всех потенциально-промысловых видов северных районов, кроме одного нетипичного – *Eualaria fistulosa*. Этот вид формирует особые АЗ с УБМ до 54 кг/м² и образует у восточной Камчатки и Командорских островов поля с промысловым запасом в 12 млн т (Суховеева, Подкорытова, 2006; Клочкова, Клочкова, 2020). Это, пожалуй, единственный вид макрофитов северных районов, который может массово осваиваться промыслом. Возможное изъятие эуаларии – 1,2 млн, стоимость этого объема – 24 млрд руб. Впрочем, такой промысел, в силу удаленности полей этого объекта от населенных пунктов, возможен только в экспедиционном режиме, и очевидно, только при условии значительного повышения оптовых цен.

Тем не менее, в северных районах Охотского моря имеются хорошие возможности развития промысла ламинариевых и фукусовых водорослей с получением из них востребованной

на рынке высококачественной пищевой продукции (Дуленин, 2016б). Речь идет о добыче водорослей, на которые отложена икра сельди (яп. «комочи-комбу») – сырья для изготовления деликатесных пищевых продуктов, востребованных на рынках Японии, Кореи и Северной Америки. Совершенно очевидно, что такая продукция будет востребована и на российском рынке.

Таблица 9.4.1 – Общая оценка ресурсов макрофитов у морских побережий российского Дальнего Востока на основании типизации побережий и концепции АЗ

Район	Протяженность, тыс. км	Объем запаса, млн т	Возможный вылов, тыс. т	Оптовая стоимость величины возможного вылова, млрд руб.
СЗОМ	1	0,2	20	0,4
Север Охотского моря	2	0,4	40	0,8
Шантарские о-ва*				
Чукотка	2	0,4	40	0,8
Западная Камчатка**				
Восточная Камчатка***	1,8	0,4	40	0,72
Командорские острова***	0,4	0,1	10	0,16
Северные Курильские о-ва	0,8	0,2	20	0,32
Сумма:	8	1,6	160	3,2
Восточный Сахалин****	0,8	0,4	40	0,8
Южные Курильские острова	1,1	0,6	60	1,1
Западный Сахалин	0,7	0,4	40	0,7
СЗЯМ	0,6	0,3	30	0,6
Приморье*****	0,7	0,4	40	0,7
Сумма:	3,9	2,0	200	3,9
Итого:	11,9	3,6	360	7,2

*- район является национальным парком (Об учреждении ..., 2013), поэтому его ресурсы не оценивали. **- берега района по большей части не подходят для формирования пояса растительности (Блинова, 2014). ***- без учета запаса *Eualaria fistulosa* (Суховеева, Подкорытова, 2006; Клочкова, Клочкова, 2020). ****- к низкобореальной отнесена растительность юго-восточного Сахалина (зал. Анива и Терпения); характер северо-восточных берегов неблагоприятен для развития растительности (Блинова, 2014). *****-за исключением побережий залива Петра Великого с количественными характеристиками растительности, как правило, неблагоприятными для развития промысла

Пищевая продукция, получаемая из обычных водорослей, имеет высокую реализационную цену на внешнем рынке (от нескольких до нескольких десятков долларов США за килограмм, в зависимости от качества). Для российского рынка оптовую цену такой продукции следует прогнозировать на уровне не менее 700 руб./кг, что вполне приемлемо для организации промысла. Хорошие перспективы реализации такой продукции ожидаются в крупных городах с развитыми торговыми сетями. Однако в соответствии с п. V.17 Правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна (Правила ..., 2023), запрещается добыча «водорослей и морских трав, на которые отложена икра сельди, и на основных нерестилищах сельди – повсеместно». Запрет был введен в годы депрессивного состояния охотской сельди (Тюрнин,

1980) с целью сохранения нерестовых субстратов и обеспечения воспроизводства сельди. Однако в настоящее время запасы сельди находятся на высоком уровне (Дуленин, Диденко, 2021; Панфилов, Смирнов, 2021; Нагульная ..., 2023). Объемы добычи обыкренных ламинариевых и фукусовых водорослей по всей северной части Охотского моря могли бы составить сотни тонн. При развитии промысла и изъятии 10 % запаса объем их добычи теоретически мог бы увеличиться до 16 тыс. т. Изымаемый таким промыслом объем икры сельди в этом случае можно было бы учитывать в общем допустимом улове сельди после соответствующих пересчетов. Однако для этого необходимо исключение запрета на добычу обыкренных водорослей из Правил рыболовства.

Для южного модельного района суммарный объем промысловых запасов АЗ оценен в 315 тыс. т на 600 км протяженности прибрежной зоны, иными словами, его УПЗ равен 525 тыс. т на 1000 км. Округлим этот показатель до 0,5 млн т/1000 км. Из этого, в южных районах объем запаса потенциально-промысловых макрофитов оценен в 2 млн т вдоль 3,9 тыс. км прибрежной зоны с возможным изъятием 200 тыс. т стоимостью 3,9 млрд руб. Ресурсы макрофитов южных районов относительно доступны для промыслового освоения.

Общий объем ресурсов макрофитов морей Дальнего Востока оценен в 3,6 млн т (с *Eualaria fistulosa* – 15,6 млн т). Эти оценки несколько выше приводимых в последней профильной коллективной монографии (Ресурсы ..., 2020), где они в сумме составили 2,8 млн. т (с *Eualaria fistulosa* – 14,9 млн т). Это обстоятельство объяснимо, поскольку предлагаемый здесь подход к оценке ресурсов на основе типизации УПЗ промысловых районов помогает избежать их недоучета. Вероятно, такой подход может давать значительные ошибки на малом масштабе, однако он вполне применим для общих оценок объема ресурсов на региональном уровне. Суммарная оценка возможного вылова в соответствии с предлагаемым подходом – 360 тыс. т (с *Eualaria fistulosa* – 1,56 млн т) стоимостью 7,2 млрд руб. (с *Eualaria fistulosa* – 31,2 млрд руб.). В настоящее время промыслом по всему дальневосточному региону ежегодно осваивается менее 5 тыс. т водорослей (Болдырев и др., 2024), т.е. добычу макрофитов можно увеличить на 1-2 порядка. Такие перспективы вполне реальны, поскольку даже в XIX веке объемы добычи только сахаринны японской в Приморье в отдельные годы превышали 50 тыс. т (Кулепанов, 2020).

При существующих ценах на сырец, наиболее реальный способ наращивания добычи водорослей видится в организации производств по их глубокой переработке и выпуску продукции с высокой добавленной стоимостью, от пищевых продуктов до биодобавок (Суховеева, Подкорытова, 2006; Ресурсы ..., 2020) для их поставки в западные регионы России с большой емкостью рынка. Кроме того, основным фактором, сдерживающим развитие промысла 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 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 китайских потребителей на пищевые продукты из натуральных, «диких» водных биологических ресурсов. Учитывая практически безграничный объем китайского рынка, он вполне может освоить сотни тысяч тонн возможного вылова макрофитов на Дальнем Востоке. Продукция из натуральных морских водорослей в этом случае должна позиционироваться, как экологичная и «органическая». Такая продукция всегда имеет высокую стоимость и занимает относительно узкий верхний сегмент рынка, не составляя конкуренции в его массовом сегменте. В случае с «дикими» водорослями вполне можно прогнозировать такое их позиционирование на рынке, поскольку весь возможный вылов дальневосточных макрофитов на 1-2 порядка меньше объемов аквакультуры водорослей в Китае. Налаживание экспорта водорослевой продукции в КНР представляется одним из наиболее перспективных путей стимулирования добычи макрофитов на Дальнем Востоке России.

9.5 Общие экосистемные характеристики сложных АЗ

Полученные в настоящей работе результаты позволяют дать комплексные экосистемные характеристики сложных АЗ в понимании Дж. Симпсона (1948) для сублиторальной растительности модельных районов. Эти характеристики могут представлять значительную практическую (как и теоретическую) ценность. По отдельности общие параметры сложных АЗ показаны и обсуждены в 5-9 главах. Целесообразно обобщить их для модельных районов (табл. 9.5.1). В настоящей работе рассмотрено 19 таких параметров, которые весьма полно характеризуют конфигурацию и гетерогенность сложных АЗ. В зависимости от конкретных задач, список анализируемых параметров может быть расширен или сокращен.

Рассматриваемые примеры показывают, что почти по всем изученным параметрам (от глубины распространения до объема промысловых запасов) сложная АЗ сублиторальной растительности в СЗЯМ более богата и разнородна, чем такая АЗ в СЗОМ. Полученные результаты показывают, что эта закономерность в целом должна сохраняться и для других районов Дальнего Востока: сложные АЗ районов низкобореальной подзоны как правило будут более богаты и разнородны, чем сложные АЗ высокобореальных районов. Впрочем, это правило может нарушаться в отношении показателей количественного обилия. Например, у восточных берегов Камчатки и у Командорских островов УБМ в отдельных ценотических поясах нередко превышает 20-30 кг/м² (Селиванова, 2004; Блинова, 2014; Клочкова, Клочкова, 2020).

Данные о конфигурации, площади, ценотическом богатстве и показателях обилия сложных АЗ могут быть использованы для решения прикладных экологических задач, таких как

оценка воздействия на окружающую среду при реализации больших хозяйственных проектов, при мониторинге состояния окружающей среды в масштабе районов, и т.п. Данные о краснокнижных видах нужны для охранных мероприятий. Сведения об объемах промыслового запаса необходимы для организации рациональной эксплуатации макрофитов. Сведения об общей конфигурации пояса сублиторальной растительности каждого района необходимо использовать при планировании и организации гидробиологических исследований.

Таблица 9.5.1 – Общие экосистемные параметры сложных АЗ поясов сублиторальной растительности модельных районов

Параметр	СЗЯМ	СЗОМ
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)
ЧВ количества ценоотических поясов >1, %	65	36
Количество ценоотических поясов, $M \pm SE(\min-\max)$	1,9±0,07(1-4)	1,5±0,07(1-5)
Ширина одного ценоотического пояса, м, $M \pm SE(\min-\max)$	287±32(25-2500)	208±20(50-1000)
Площадь, км ²	217	76
Наличие внутренних ценоотических границ	Есть, на 50° с.ш.	Нет
Общий широтный градиент по УБМ, α , R^2 , p	0,09±0,03, 0,02, <0,01, выражен	0,07±0,04, <0,01, 0,09, отсутствует
Общий глубинный градиент по УБМ, α , R^2 , p	0,17±0,01, 0,35, <0,01, выражен	-0,07±0,03, 0,01, 0,01, слабый
Количество выделенных ассоциаций	26	11
Количество охарактеризованных ассоциаций	17	5
Количество ассоциаций краснокнижных видов	0	1
ПП ГД 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)
ЧВ ассоциаций, %, $M \pm SE(\min-\max)$	4±1 (1–15)	15±4 (3–29)
Общая доля покрытия дна ассоциациями, %	66	88
Средняя суммарная УБМ всех видов, кг/м ²	4,8±0,2	4,3±0,1
Суммарная биомасса, тыс. т	1248	280
Суммарная биомасса промыслового запаса, тыс. т	315	184

Значение пояса сублиторальной растительности не исчерпывается ни тем обстоятельством, что она является продуцентом органического вещества, ни тем, что она образует промысловые ресурсы. Важнейшую роль в структуре прибрежных экосистем играют консортивные связи донной растительности с различными популяциями животных (Gunilla, Pavia, 2001; Eilertsen et al., 2011; Araujo et al., 2013; Wong et al., 2016; Arkema, Samhuri, 2019; Yofukuji et al., 2020). Множество таких организмов имеют высокую промысловую ценность. Так, в поселениях

макрофитов находят убежище и пищу рыбы (Гусарова и др., 2012), различные промысловые ракообразные (Колпаков, 2018; Колпаков и др., 2012), молодь трепанга (Левин, 2000), морские ежи (Agatsuma, 2001; Сухин, 2002), промысловые двустворчатые моллюски (Приморский гребешок, 1986) и т.д. Одна из самых важных в морских экосистемах консортивных связей формируется в СЗОМ, поскольку в пределах пояса сублиторальной растительности района располагаются естественные нерестилища тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, 1847 (Тюрнин, 1967; Пономарев, 2012). Сельдь выступает наиболее мощным сезонным консортом пояса донной растительности на ключевой, наиболее ранней стадии своего жизненного цикла. Значение этой связи как для всей экосистемы моря, так и для практической деятельности человека в этом регионе, чрезвычайно высоко, поскольку нерестовый запас охотской популяции сельди в настоящее время находится на высоком уровне (около 2 млн т), а ее вылов в последние годы превышает 300 тыс. т. По данным 2008-2020 гг., после нереста сельди в СЗОМ 77 % биомассы водорослевого пояса приходится на икру сельди. Таким образом, внутри пояса растительности СЗОМ формируется сезонная АЗ второго порядка. Количественные и пространственные закономерности распределения икры сельди повторяют общие закономерности распределения пояса макрофитов района (Дуленин, Диденко, 2021). Характеристики связи пояса макрофитов с икрой сельди и практические следствия наличия этой связи подробно описаны в Приложении 2.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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:

1. 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.
2. 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.
3. 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 в большинстве случаев статистически случайно.
4. 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.
5. 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.
6. 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.

7. Составлены инвентаризационные таблицы со списками доминирующих видов сублиторальной растительности, для которых в морях Дальнего Востока России выявлены адаптивные зоны. Таблицы позволили проанализировать общие инфраценотические закономерности распределения растительности по районам, основным систематическим группам и ярусам.
8. 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.
9. 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.
10. 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.
11. 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 СЗОМ – 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

щей 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 эпибентоса.

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 τ 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/м², $\alpha = 0,09 \pm 0,03$, $R^2 = 0,02$, $p < 0,01$) 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/м², $\alpha = 0,07 \pm 0,04$, $R^2 < 0,01$, $p = 0,09$) 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 толь-

ко 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 ± 50 м против 270 ± 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 Япон-

ском.

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 ± 7 %, а удельной биомассы – 13 ± 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^2 , а у северо-западных побережий Охотского моря определен в 184 тыс. т на площади 64 км^2 .

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.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- АЗ – адаптивная зона;
- БПЛА – беспилотный летательный аппарат;
- ВС – водолазная съемка;
- ГД – главный доминант;
- ГИС – геоинформационная система;
- Д1 – доминант первого яруса растительности;
- Д2 – доминант второго яруса растительности;
- Д3 – доминант третьего яруса растительности;
- КИВ – корковые известковые водоросли;
- МДИ – массовая доля икры;
- МКФН – международный кодекс фитосоциологической номенклатуры;
- ОР – относительная распространенность;
- ОЦБ – относительное ценоотическое богатство;
- ОПП – общее проективное покрытие;
- ПлО – плотность обикрения;
- ПП – проективное покрытие;
- С1 – субдоминант первого яруса растительности;
- С2 – субдоминант второго яруса растительности;
- С3 – субдоминант третьего яруса растительности;
- СЗОМ – северо-западное побережье Охотского моря;
- СЗЯМ – северо-западное побережье Японского моря;
- ТНПА – телеуправляемый необитаемый подводный аппарат;
- УБМ – удельная биомасса;
- УПЗ – удельный промысловый запас;
- ЧВ – частота встречаемости;
- П – постоянство, или частота встречаемости вида в ассоциации;
- ЧНЗ – численность нерестового запаса
- ЭПС – элементарное петерсеновское сообщество.

ОБЪЯСНЕНИЕ ОСНОВНЫХ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ТЕРМИНОВ

Растительный покров морского дна существует в пределах гидросферы и потому является объектом изучения гидробиологии. Вместе с тем подходы и методы изучения живого покрова морского дна до сих пор находятся в стадии разработки (Жирков, 2010). Специальная терминология для описания морской растительности отсутствует. Для этого традиционно (Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986; Mucina et al., 2016 и др.) используют терминологию науки о растительности, которая, в частности, включает в себя фитоценологию, синтаксономию, геоботаническое районирование и другие разделы (Миркин и др., 2001). В связи с этим в настоящей работе используется общая гидробиологическая терминология совместно со специфическими терминами науки о растительности. Определения фитоценологических и синтаксономических терминов даны на основе словаря Б.М. Миркина с соавторами (Миркин и др., 1989). Определения адаптивной зоны и петерсеновских сообществ – по работе И.В. Волвенко (2018). При необходимости определения используемых терминов из этих источников модифицированы исходя из специфики исследований и снабжены соответствующими пояснениями.

Адаптивная зона – *участок живого покрова, на котором условия обитания вида (таксона, экологической группы) столь благоприятны, что он преобладает по обилию над всеми прочими, формируя сообщества с собственным доминированием* (по: Волвенко, 2018, с изменениями). Учитывая специфику растительного покрова, в настоящей работе в качестве показателей обилия использовали удельную биомассу (УБМ) и проективное покрытие (ПП). В качестве адаптивных зон рассматривались участки, на которых рассматриваемый вид (таксон, группа) являлся главным доминантом. Понятие АЗ отражает аспект приспособленности сообщества (генетической, эволюционной, физиологической, морфологической) к условиям среды.

Ассоциация растительная – *группа однородных фитоценозов с единообразной физиономией* (по: Миркин и др., 1989, с изменениями). В условиях модельных районов единообразный физиономический облик фитоценозов ассоциации создает единственный вид – ГД группы фитоценозов, объединяемых в ассоциацию. Понятие ассоциации (как и высших синтаксонов) отражает классификационный аспект сообщества.

Главный доминант (ГД) – *единственный вид (таксон или экологическая группа) с наибольшим обилием в сообществе (либо на рассматриваемой площади)*.

Доминант – *вид (либо таксон или экологическая группа растительности), количественно преобладающий в сообществе (на станции, ярусе или на рассматриваемой площади), единственный или один из нескольких*. В многоярусном сообществе может быть несколько доминантов – по одному для каждого яруса. На выделах инфраценоотического уровня (больших участков или районов) как правило присутствует множество доминантов. В настоящей работе вид счита-

ется доминантным при условии превышения порогов доминирования (Баканов, 2005), условно принятых ранее (Дуленин, 2020) на уровне 0,2 по ПП и 1 кг/м² по УБМ. Пороги доминирования были использованы, чтобы избежать артефактов описания растительности разреженных поселений, когда в качестве доминантов указываются заведомо малообильные виды, не формирующие растительного покрова.

Описание гидрботаническое – *формализованный единообразный протокол учета, выполненный в фитоценозе на пробной площадке гидробиологической станции для выявления состава фитоценоза, роли видов и их количественных характеристик, привязанный к топографии и географии местности* (по: Миркин и др., 1989, с изменениями).

Растительность – *совокупность макроскопических фотоавтотрофов, образующих живой покров на естественных и искусственных субстратах* (по: Гиляров, 2016). Чаще всего растительность понимают, как «совокупность растительных сообществ (фитоценозов)...» (Миркин и др., 1989). Однако такое определение слишком узко. Во-первых, оно не включает живой покров внутри сообществ (фитоценозов), находящихся в рассматриваемой совокупности. Во-вторых, оно не включает участки относительно однородной растительности, где объективное выделение фитоценозов затруднено, а «фитоценоз ... территориально не обособлен в пространстве» (Миркин и др., 2001). В-третьих, оно не подразумевает рассмотрение участков живого покрова на инфраценотическом уровне в случаях, когда нет необходимости в выделении отдельных сообществ. Наконец, в-четвертых, по современным представлениям, бурые водоросли, составляющие основу живого покрова мелководий умеренных и высоких широт, являются представителями отдельного органического царства хромистов (Cavalier-Smith, 1981), которые в современной систематике не относятся к растениям (Guiry, Guiry, 2024). Тем не менее, формируемый ими живой покров традиционно рассматривают как растительность (Mucina et al., 2016). В связи с перечисленными соображениями в настоящей работе термин «растительность» использован в предложенной выше редакции.

Сообщество – *однородный участок растительности любого ранга, либо безранговая классификационная единица, используемая, когда имеющегося материала недостаточно для определения синтаксономического ранга участков растительности* (по: Миркин и др., 1989, с изменениями).

Сообщество петерсеновское – *часть живого покрова, в которой не выражены ценотические связи, и где один или несколько доминантов (представляющих собой виды, таксоны более высокого порядка или экологические группы) преобладают по обилию над остальными* (по: Волвенко, 2018, с изменениями). Понятие петерсеновского сообщества характеризует аспект ценотичности сообщества.

Сообщество петерсеновское элементарное – часть живого покрова, в которой не выражены ценотические связи, и где единственный доминант (вид, таксон более высокого порядка или экологическая группа) преобладает по обилию над остальными (по: Волвенко, 2018, с изменениями). Каждое ЭПС соответствует адаптивной зоне своего главного доминанта, а множество однородных ЭПС соответствуют растительной ассоциации.

Сопутствующий вид – вид с максимальными показателями обилия ниже пороговых. В сообществе возможно присутствие множества сопутствующих видов.

Станция гидробиологическая – единственный участок, на котором происходит сбор данных о количественном и качественном составе биоты и среды ее обитания.

Субдоминант – вид, обилие которого на данной в сообществе (на станции, в ярусе) меньше, чем у доминанта, однако не ниже принятого порога доминирования по обилию. В сообществе или в отдельных его ярусах может быть несколько субдоминантов.

Фитоценоз – однородный участок растительности, часть континуума фитоценотического (по: Миркин и др., 1989, с изменениями). Единичный фитоценоз соответствует единичному участку АЗ и ЭПС. Множество однородных фитоценозов объединяются в ассоциацию. В соответствии с концепцией АЗ (Волвенко, 2018), однородными считали фитоценозы с одинаковым главным доминантом. В качестве отдельных фитоценозов описывались участки растительности, получаемые при выполнении каждого гидрботанического описания. В отдельных случаях имеющиеся материалы позволяли рассматривать в качестве фитоценозов большие однородные участки (выделы) растительности, на которых выполнено множество гидрботанических описаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверинцев В.Г., Голиков А.Н., Сиренко Б.И., Шереметевский А.М. Количественный водолазный метод гидробиологических исследований // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 48-58.
- Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 1998. 350 с.
- Адрианов А.В., Тарасов В.Г. Современные проблемы экологической безопасности морских акваторий Дальнего Востока РФ // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 177-194.
- Аминина Н.М., Вишневская Т.И., Галанин Д.А. и др. Характеристика промысловых запасов сахарины японской в заливе Анива (Охотское море) // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 178. С. 116-123.
- Андреева М.Т. Динамика и состояние запасов анфельдии в заливе Измены // Промысловые водоросли и их использование: сб. науч. тр. М.: ВНИРО, 1981.
- Арзамасцев И.С., Преображенский Б.В. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. М.: Наука, 1990. С. 51-57.
- Арсеньев В.К. Китайцы в Уссурийском крае. Очерк историко-этнографический // Собрание сочинений в 6 томах. Т. III. Владивосток: Рубеж, 2012. С. 323-506.
- Афанасьев Д.Ф., Абдуллин Ш.Р. Опыт анализа организации донной растительности российского шельфа Чёрного моря с использованием непрямой ординации // Экология. 2014. № 1. С. 74-76.
- Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сеськова Д.В., Сушкова Е.Г. Сезонная динамика сообществ морских водорослей с доминированием *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Rhaeorhuceae) в северо-восточной части Чёрного моря // Биол. моря. 2017. Т. 43, № 6. С. 393-402.
- Афанасьев Д.Ф., Рубан Д.А. Актуальные вопросы эколого-флористической классификации и происхождения макрофитобентоса Чёрного моря // Вопр. соврем. альгологии. Бюллетень. 2013. С. 25-31.
- Аюшев Б.Н. Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 3-31.
- Бабаян В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. 192 с.
- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (сб. науч. трудов, посвящ. памяти А.И. Ба-

канова) / Отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37-67.

Балконская Л.А. Макрофитобентос литорали и сублиторали юго-восточного побережья острова Кунашир // Промысловые водоросли и их использование. М.: ВНИРО, 1981. С. 51-59.

Балконская Л.А., Чумаков А.А. Современное состояние полей *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsub.) Мак. и запасы ее биомассы в лагуне Буссе (остров Сахалин) // Раст. рес. 2002. Т. 38. Вып. 1. С. 34-43.

Барашков Г.К. О методике количественного учета литоральных водорослей // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. Тр. ММБИ Кольского филиала АН СССР. Т. 8 (12). 1965. С. 8-12.

Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических связей) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 61, вып. 5. С. 3-30.

Белоус О.С., Титлянова Т.В., Титлянов Э.А. Морские растения бухты Троицы и смежных акваторий (залив Петра Великого, Японское море). Владивосток: Дальнаука, 2013. 264 с.

Белый М.Н. Промысловые водоросли северной части Охотского моря: видовой состав, биологическая характеристика, распределение и оценка запасов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2001. Вып. 1. С. 255-262.

Белый М.Н. Ресурсы бурых водорослей прибрежной зоны Магаданской области // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2004. Вып. 2. С. 435-439.

Белый М.Н. Бурые водоросли // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 331-342.

Белый М.Н. Некоторые особенности использования нерестовых субстратов сельдю в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. 2008а. Т. 9. № 2 (34). С. 355-372.

Белый М.Н. Некоторые особенности распределения икры сельди на поверхности нерестовых субстратов // Изв. ТИНРО. 2008б. Т. 153. С. 243-253.

Белый М.Н. К методике проведения обследований нерестилищ сельди в северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2009. Вып. 15. С. 50-61.

Белый М.Н. Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди. Дисс. канд. биол. наук. Магадан: МоТИНРО, 2011. 175 с.

Беляев В.А., Хованский И.Е., Дуленин А.А. Перспективные направления развития прибрежного рыболовства Хабаровского края // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: мат. I междунар. науч.-практ. конф. М.: Изд-во ВНИ-

РО, 2002. С. 59-63.

Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н., Фархутдинов Р.К. Биологические основы применения искусственных нерестилищ для воспроизводства охотской сельди // Биол. моря. 1987. Т.1. С.56-61.

Бизиков В.А., Болтнев Е.А., Петров Е.А., Петерфельд В.А., Черноок В.И. Экспериментальная авиасъёмка байкальской нерпы с использованием БПЛА большой дальности // Тр. ВНИРО. 2019. Т. 175. С. 226-229.

Блинова Е.И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанология. 1968. № 2. С. 279-287.

Блинова Е.И. Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря // Морские подводные исследования. М.: Наука, 1969. С. 114-120.

Блинова Е.И. Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // Раст. рес. Т. 7. № 2. С. 252-259.

Блинова Е.И. Фитобентос литорали и сублиторали северной части Охотского моря (Тауйская губа, полуострова Кони и Пьягина) // Тр. ВНИРО. 1977. Т. 124. С. 12-21.

Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 113 с.

Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы дальневосточных морей России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). М.: Изд-во ВНИРО, 2014. С. 46-65.

Блинова Е.И., Возжинская В.Б. Водорослевая флора и растительность залива Шелихова (Охотское море) // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 99. С. 143-153.

Блинова Е.И., Гусарова И.С. Водоросли сублиторали юго-восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 76. С. 139-155.

Блинова Е.И., Сабурин М.Ю. Сезонная и многолетняя динамика и скорость восстановления климаксовых фитоценозов цистозеры Чёрного моря // Прибрежные гидробиологические исследования. Сб. тр. 1998. С. 46-59.

Блинова Е.И., Сабурин М.Ю., Штрик В.А. Макрофитобентос прибрежных вод юго-западного Сахалина и острова Монерон // Прибрежные гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. С. 60-70.

Богданова Л.Г. Растительные сообщества бухты Манчжур // Сб. исслед. по биологии рыб и пром. океанографии. Владивосток, 1973. Вып. 4. С. 97-102.

Болдырев В.З., Захаров Е.А., Солодовников С.А. Состояние промысловых ресурсов Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна – 2024. Владивосток: ТИНРО, 2024. С. 41.

Брегман Ю.Э., Седова Л.Г., Мануйлов В.А. и др. Комплексное исследование среды и донной биоты бухты Новик (о. Русский, Японское море) после многолетнего антропогенного пресса // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 320-343.

Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет фауны Белого моря // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 3-150.

Брыков В.А., Евсеев Г.А., Понуровский С.К., Таупек Н.Ю. Пространственное распределение, структура поселения и рост приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) в юго-западной части Южно-Курильского мелководья. Прибрежное рыболовство - XXI век. Мат. междунар. науч.-практ. конф. 19-21 сентября 2001 г. Южно-Сахалинск, 2002. С. 151-153.

Бузмаков А.С., Санников П.Ю., Андреев Д.Н. Подготовка и применение материалов аэрофотосъемки для изучения лесов // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2016. Т. 18. № 2 (2). С. 313-316.

Булгакова Т.И., Смирнов А.А. Сравнительный анализ методов оценки и прогнозирования состояния запасов сельди Охотского моря // Тр. ВНИРО. 2016. Т. 163. С. 63-79.

Бывалина Т.П., Ключкова Н.Г., Фадеев В.И. Макрофитобентос сублиторали западного Сахалина // Бентос и условия его существования на шельфовых зонах Сахалина. Владивосток: ДВНЦ, 1985. С. 42-63.

Быков Б.А. Геоботаника: учебное пособие. Алма-Ата: Наука КазССР, 1978. 278 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 261 с.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 240 с.

Вейсберг Е.И. Синтаксономический состав сообществ водных макрофитов озер Ильменского заповедника (Челябинская область). // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам ГИДРОБОТАНИКА 2010. Борок, 2010. С. 72-73.

Виноградова К.Л. К систематике порядка Ulvales (Chlorophyta) // Бот. журн. 1969. № 9. С. 1347-1355.

Виноградова К.Л. Видовой состав водорослей литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 32-44.

Виноградова К.Л. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л.: Наука, 1974. 165 с.

Виноградова К.Л. Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 3-11.

Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука, 1979. 148 с.

Возжинская В.Б. Фитогеографическая характеристика донной флоры прибрежных вод острова Сахалин // Тр. ИОАН АН СССР: спецвыпуск № 1. 1958. С. 94-97.

Возжинская В.Б. Распределение морских водорослей на открытом побережье восточного Сахалина // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 4. С. 545-550.

Возжинская В.Б. Новые водоросли для Сахалина // Ботан. мат-лы отдела спор. растений БИН АН СССР. 1960. Т. 13. С. 119-128.

Возжинская В.Б. Донные макрофиты морских побережий острова Сахалин: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1961. 16 с.

Возжинская В.Б. Новые водоросли для Сахалина // Нов. сист. низш. раст. М.-Л., 1964а. С. 151-153.

Возжинская В.Б. Макрофиты морских побережий Сахалина // Тр. ИОАН СССР. 1964б. Т. 69. С. 330-440.

Возжинская В.Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1965а. С. 73-78.

Возжинская В.Б. Распределение водорослей у берегов западной Камчатки // Океанология. 1965б. Т. 5. № 2. С.346-353.

Возжинская В.Б. Биономический облик морской растительности у материкового берега Охотского моря // Вопр. гидробиол. М.: Наука, 1965в. С. 80-82.

Возжинская В.Б. Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // Труды ИОАН СССР. 1966. Т. 8. С. 153-175.

Возжинская В.Б. Новые водоросли для северных побережий Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1967. С. 138-140.

Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука, 1986. 189 с.

Возжинская В.Б. Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России (растительность, экология, динамика, продукция): автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: 1996. 46 с.

Возжинская В.Б., Блинова Е.И. Некоторые материалы по распределению и биологическим особенностям водорослей западной Камчатки // Тр. ИОАН. 1970. Т. 88. С. 298-307.

Возжинская В.Б., Селицкая Н.М. Редкие и новые виды водорослей для северных и западных побережий Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1968 Т. 5. С. 53-56.

Возжинская В.Б., Селицкая Н.М. Видовой состав, распределение и запасы фукоидов в Охотском море // Тр. ИОАН СССР. 1970а. Т. 88. С. 281-286.

Возжинская В.Б., Селицкая Н.М. Морская растительность побережья острова Большой Шантар (Охотское море) // Тр. ИОАН СССР. 1970б. Т. 88. С. 288-297.

Возжинская В.Б., Цапко А.С., Блинова Е.И., Калугина А.А., Петров Ю.Е. Промысловые водоросли СССР. М.: Пищевая промышленность, 1971. 270 с.

Волвенко И.В. Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 1. Определения и соотношение понятий // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 195. С. 3-27. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27.

Волвенко И.В. Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 2. Прикладное значение новой концепции на примере фауны дальневосточных

морей и северной Пацифики. Известия ТИНРО. 2019. Т. 196, вып. 1. С. 219-266.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-196-219-266>

Вышкварцев Д.И., Пешеходько В.М. Картирование доминирующих видов водной растительности и анализ их роли в экосистеме мелководных бухт залива Посьета Японского моря // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток, 1982. С. 120-130.

Гаврилов Е.Н., Пестриков В.В. Оптимальные режимы работы малогабаритных эхолотов при поиске ламинариевых водорослей // Современные методы исследования морских макрофитов. Архангельск: ПИНРО, 1992. С. 28-39.

Гаврилова Г.С., Жембровский С.Ю. Современное распределение мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 342-350.

Гайл Г.И. Очерк водорослевого пояса Приморского побережья в связи с некоторыми общими вопросами его использования (отчет о поездке вдоль Приморского побережья в 1928 и 1929 гг.): Изв. ТИРХ. 1930а. Т. 4, вып. 2. 38 с.

Гайл Г.И. К изучению йодсодержащих водорослей на Дальнем Востоке // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. 1930б. № 7-8. С. 47.

Гайл Г.И. Сырьевые ресурсы йодовой промышленности ДВК // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. 1931а. № 3-4. С.41-43.

Гайл Г.И. Опытный промысел водорослевой станции ТИРХа // Соц. реконструкция рыб. хоз-ва Дальнего Востока. 1931б. № 8-10. С. 97.

Гайл Г.И. Морской лен // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. 1934. № 1-2. С. 130-133.

Гайл Г.И. Растительное богатство дальневосточных морей // На рубеже. 1935а. № 2. С. 92-97.

Гайл Г.И. К вопросу о рационализации добычи в водорослевом хозяйстве // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. 1935б. № 13. С. 109-117.

Гайл Г.И. Водорослехозяйственные возможности Японского моря // Справочник дальневосточных морей. Владивосток, 1935в. С. 53-54.

Гайл Г.И. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестн. ДВФАН СССР. 1936а. № 19. С. 3-65.

Гайл Г.И. Морская капуста. Владивосток: ТИНРО, 1936б. 35 с.

Гайл Г.И. Морской лен // Рыб. хоз-во. 1938. № 9. С. 27-28.

Гайл Г.И. Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. Владивосток: ТИНРО, 1949. 88 с.

Галанин Д.А. Прибрежные сообщества беспозвоночных и водорослей макрофитов Берингова и Охотского морей (на примере Анадырского залива Тауйской губы) // Магадан: ДНЦ ДВО РАН, 1997. 91 с.

Галанин Д.А. Сообщества беспозвоночных и водорослей макрофитов прибрежной зоны Охотского и Берингова морей (на примере Тауйской губы и Анадырского залива): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1999. 20 с.

Галанин Д.А., Прохорова Н.Ю. Прибрежье острова Сахалин // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020. С. 106-121.

Галкина Л.А. Размножение и развитие охотской сельди // Изв. ТИНРО. 1960. Т. 46. С. 3-40.

Галышева Ю.А. Сообщества макробентоса сублиторали залива Восток Японского моря в условиях антропогенного воздействия // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 6. С. 423-431.

Галышева Ю.А., Коженкова С.И. Макробентос залива Находка Японского моря // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 156. С. 135-158.

Галышева Ю.А., Яковлева А.Н. Оценка количественных показателей некоторых промысловых беспозвоночных в основных местах локализации в заливах Восток и Находка (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 149. С. 191-204.

Гиляров А.М. Популяционная экология биосферы. М.: МГУ, 1990. 191 с.

Гиляров А.М. Перестройка в экологии: от описания видимого к пониманию скрытого // Вестник РАН. 2005. Т. 75, № 3. С. 214-223.

Гиляров А.М. Экология биосферы. М.: МГУ, 2016. 160 с.

Голиков А.Н., Скарлато О.А. Гидробиологические исследования в заливе Посыет с применением водолазной техники // Иссл. фауны морей СССР. 1965. № 3(9). С. 5-21.

Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа южного Сахалина и их распределение // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина. Л.: Наука, 1985. С. 4-68.

Голуб В.Б., Соколов Д.Д. Приморская растительность Восточной Европы // Успехи современной биологии. 1998. № 118, вып. 6. С. 728-742.

Горин А.Н. Зависимость распределения основных организмов-обрастателей Японского моря от некоторых факторов среды обитания // Обрастания в Японском и Охотском морях. Сб. работ ИБМ. 1975. № 3. С. 21-44.

Громов В.В. Подводная растительность бухты Андреева // Вестн. Ленингр. ун-та. 1968а. № 18. «Геология. География». Вып. 3. С. 75-83.

Громов В.В. Растительные сообщества лагуны Буссе (южный Сахалин) // Бот. журн. 1968б. Т. 53, № 7. С. 921-931.

Громов В.В. Характеристика морской бентосной растительности Уссурийского залива: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов на Дону. 1970. 18 с.

Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 1998. 45 с.

Гусарова И.С. Новые водоросли некоторых островов Большой Курильской гряды // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 32-34.

Гусарова И.С. Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда): автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л., 1975а. 23 с.

Гусарова И.С. Макрофиты сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) // Нов. сист. низш. раст. 1975б. Т. 12. С. 111-118.

Гусарова И.С. Видовой состав макрофитов лагуны Семьячик (юго-восточная Камчатка) // Нов. сист. низш. раст. 1978а. Т. 24. С. 22-25.

Гусарова И.С. Перспективная промысловая водоросль алярия полая в морях Дальнего Востока // Материалы шестого сов.-яп. симпоз. по вопросам аквакультуры и повышению продуктивности Мирового океана. М.: ВНИРО, 1978б, С. 308-312.

Гусарова И.С. Видовой состав макрофитов бухты Рудная (Японское море) // Нов. сист. низш. раст. Л., 1982. Т. 19. С. 3-9.

Гусарова И.С. Характеристика доминантных видов макрофитов и запасы ламинариевых водорослей сублиторали островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) // Раст. ресурсы. 1984а. Т. 20, вып. 1. С. 48-54.

Гусарова И.С. Сублиторальная растительность и ее сезонная динамика в одной из бухт северо-западной части Японского моря // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984б. С. 12-27.

Гусарова И.С. Макрофитобентос залива Восток. (Японское море) // Сб. Комаровские чтения. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. Вып. 35. С. 11-35.

Гусарова И.С. Растительность побережья южной части о. Попова (залив Петра Великого) // Систематика и экология гидробионтов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 21-29.

Гусарова И.С. Сезонная динамика растительности в бухте Прогулочной (зал. Петра Великого) // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 133. С. 126-137.

Гусарова И.С. Макрофитобентос северной части Амурского залива // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 88-98.

Гусарова И.С. Глубоководная растительность у берегов северного Приморья // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 118-127.

Гусарова И.С., Дуленин А.А. Водоросли и травы западной части Татарского пролива // Рыб. хоз-во. 2001. № 2. С. 25-26.

Гусарова И.С., Колпаков Н.В., Кулепанов В.Н. Распределение растительности и рыб на

мелководье острова Рейнеке (залив Петра Великого) в летний период // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 171. С. 26-39.

Гусарова И.С., Семкин Б.И. Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 6. С. 781-789.

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Моргутова И.А. Аннотированный список водорослей-макрофитов северного Приморья // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 626-641.

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.

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф. Водоросли-макрофиты // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX : Охотское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. С. 145-154.

Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2. (Отв. ред. А.Н. Тюрин, ред. А.Л. Дроздов). Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 519-630.

Демешкина Ж.В. Макрофитобентос шельфа острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 41-46.

Денисов Н.Е. Некоторые вопросы методики водолазных исследований донных сообществ // Океанология. 1972. Т. 12, вып. 5. С. 884-891.

Денисов Н.Е. Методика обследования, количественных сборов и картографирования бентоса шельфа с применением водолазной техники // Подводные методы в морских биологических исследованиях. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1979. С. 85-104.

Дубина В.А., Файман П.А., Жабин И.А., Пономарев В.И., Кузлякина Ю.А. Течения Охотского моря по спутниковым данным и результатам численного моделирования // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2012. Т. 9, № 1. С. 206-208.

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.

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.

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

Дуленин А.А. Распределение макрофитобентоса в условиях сублиторали северо-западной части Татарского пролива: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 20 с.

Дуленин А.А. Общая характеристика пояса макрофитов сублиторали западной части Та-

тарского пролива (в пределах Хабаровского края) // Океанологические исследования: 4-я Конф. молодых ученых, 18-22 мая 2009 г., Владивосток: тез. докл. / Российская акад. наук, Дальневосточное отделение, Тихоокеанский океанологический институт им. В. И. Ильичева; пред. редкол. В. А. Акуличев. Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 2009. С. 57-58.

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.

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

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.

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

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.

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.

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, 2017а. С. 112-118.

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

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.

Дуленин А.А. Распределение видов-доминантов макрофитов по глубине в северо-

западной части Татарского пролива // Биол. моря. 2019. Т. 45, № 2. С. 97-107.

Дуленин А.А. Результаты параллельных независимых визуальных оценок проективного покрытия дна при проведении учетной водорослевой съемки // Изв. ТИНРО, 2020а. Т. 200, вып. 3. С. 747-766. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-747-766>

Дуленин А.А. Оптимальные способы выделения доминантов подводной растительности на примере северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО, 2020б, Т. 200, вып. 3. С. 767-788. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-767-788>

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: 2020в. С. 44-63.

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

Дуленин А.А. О субъективных визуальных методах исследований донной биоты, их возможностях и ограничениях // Труды VIII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2019)». Том II (III): [сборник]. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2020д. С. 290-293.

Дуленин А.А. О выделении ассоциаций морских донных макрофитов северо-западной части Татарского пролива // Вопр. соврем. альгологии. 2021. № 3 (27). С. 1-17. DOI - [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-3\(27\)-1-17](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17)

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

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: РТПВАС

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.

Дуленин А.А. Возможности визуального опознавания сообществ сублиторальной растительности в хозяйственных целях // Рыбохозяйственный комплекс России: 300 лет российской академической науке. II Международная научно-практическая конференция. Москва: 2024в. С. 125-130.

Дуленин А.А. Концепция адаптивной зоны и использование подводной робототехники для оценки промысловых ресурсов морской растительности // Мат-лы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Россия в Десятилетии ООН наук об океане». Москва: Российский технологический университет МИРЭА, 2024г. 3 с. В печати.

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.

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»: Материалы докл. Архангельск, 2005. С. 40-42.

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.

Дуленин А.А., Дуленина П.А., Свиридов В.В. Сравнение двух разных методов расчета популяционной плодовитости охотской сельди по результатам стандартной икорной съемки // Изв. ТИНРО. 2023. Том 203, вып. 1. С. 234-248. doi: 10.26428/1606-9919-2023-203-234-248

Дуленин А.А., Диденко Д.С. Количественные закономерности распределения обикрения на естественных нерестилищах охотской сельди // Тр. ВНИРО. 2021 г. №4, Т. 186. С. 1-16. [https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-№4\(186\)-1-16](https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-№4(186)-1-16)

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 // Тр. ВНИРО. 2021. №3, Т. 185. С. 134-151. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-185-134-151>

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. Ключкова. Ч. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2015. С. 55-59.

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: 2020. С. 10-16.

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. DOI: 10.17217/2079-0333-2019-48-6-17

Дуленин А.А., Свиридов В.В. Отработка инструментальных методов учета площади нерестилищ сельди *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, 1847 (Clupeidae, Clupeiformes) в Охотском море // Вопр. рыболовства. 2022. Т. 202, вып. 2. С. 450-465.

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.

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, 2022а. С. 5-12.

Дуленин А.А., Харитонов А.В., Свиридов В.В. Выбор оптимального способа оценки запаса сахарины японской в северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 2022б. Т. 203, №2. С. 216-231. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-450-465>

Дуленина П.А. Фауна и распределение двустворчатых моллюсков северо-западной части Татарского пролива и Амурского лимана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск, 2018. 25 с.

Дуленина П.А., Дуленин А.А. Обоснование вывода корбикулы японской (*Corbicula japonica* Prime, 1864) из Красной книги Хабаровского края // Изв. ТИНРО. Т. 165. 2011. С. 65-73.

Евсеева Н.В. Состояние ресурсов *Ahnfeltia tobuchiensis* (Ahnfeltiaceae) в заливе Измены (о-в Кунашир) // Раст. ресурсы. 2006. Т. 42, вып. 1. С. 66-75.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов // Тр. СахНИРО. 2007а Т. 9. С. 125-145.

Евсеева Н.В. Сукцессия и динамика состояния зарослей ламинариевых водорослей в прибрежье островов Малой Курильской гряды // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях: Тр. СахНИРО. 2007б. Т. 9. С. 146-151.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов: состав, распределение и ресурсы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 22 с.

Евсеева Н.В. Прибрежье Курильских островов // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020. С. 106-121.

Евсеева Н.В., Репникова А.Р. Ресурсы промысловых водорослей Сахалино-Курильского региона // Рыбпром. 2010. № 3. С. 14-21.

Евсеева Н.В., Саматова И.Н. Современное состояние пласта анфельции - *Ahnfeltia tobuchiensis* в заливе Измены (о. Кунашир) // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Сб. Т. 1. Южно-Сахалинск, 1996. С. 56-61.

Евсеева Н.В., Саматова И.Н. Динамика параметров пласта *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Mak. в заливе Измены (о. Кунашир) // Раст. ресурсы. 1997. № Т. 33. С. 112-116.

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>

Емельянова А.А. Видовой состав водорослей-макрофитов Охотского моря. II Бурые водоросли // Ботанические исследования на Камчатке. 2004. Вып. 1. Петропавловск-Камчатский. КГПУ. С. 16-39.

Емельянова А.А. Флора водорослей-макрофитов северных районов Охотского моря, юга Камчатки и северных Курильских островов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 24 с.

Емельянова А.А., Ключкова Н.Г. Видовой состав водорослей-макрофитов Охотского моря. Зеленые водоросли // Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки. Мат-лы науч.-тех. конф. КамчатГТУ. 2003. С. 18-35.

Ермолаев Ю.Г. Рациональная эксплуатация естественных полей ламинарии японской и повышение точности прогноза ее запасов // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 145. С. 215-219.

ЕСИМО - Единая государственная система информации об обстановке в Мировом океане. Доступно через: <http://portal.esimo.ru/portal>. Дата обращения 15.03.2024.

Жирков А.И. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 453 с.

Жирков И.А. Биогеография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоёмов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2017. 568 с.

Жариков В.В. История промысла ламинарии (морской капусты) у берегов Приморья // Вестник ДВО РАН. 2001. № 4. С. 125-138.

Жариков В.В., Лысенко В.Н. Распределение эпифауны макробентоса в Дальневосточном морском заповеднике ДВО РАН по материалам дистанционной подводной съемки // Биол. моря. 2016. Т. 42, № 3. С. 231-240.

Закс И.Г. Предварительные данные о распределении фауны и флоры в прибрежной полосе залива Петра Великого в Японском море // Производительные силы. Вып. 4. Животный мир. Хабаровск, Владивосток, 1927. С. 213-248.

Закс И.Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря: Изв. ТОНС. 1929. Т. 3, вып. 2. 112 с.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Использование фото- и видеофиксации для оценки количества производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2017. Вып. 47. С. 77-90.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. Оценка численности производителей нерки и их распределение по нерестовым станциям в бассейне Начикинского озера (Камчатка) в 2019 г. // Изв. ТИНРО. 2020. Т. 200. Вып. 3. С. 618-634. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-618-634>

Звягинцев А.Ю., Михайлов С.Р. Обрастание на корпусах судов, доковавшихся в портах Японского моря // Биол. моря. 1978. № 5. С. 63-71.

Зинова А.Д. Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исслед. дальневост. морей СССР. 1959. Вып. 6. С. 146-161.

Зинова А.Д. Новый вид *Laminaria* у берегов Сахалина // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука. 1964. С. 125-138.

Зинова А.Д. Представители сем. *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1965. С. 78-97.

Зинова А.Д. Новые и интересные виды красных водорослей из дальневосточных морей СССР // Нов. сист. низш. раст. 1972а. Т. 9. С. 82-87.

Зинова А.Д. Представители сем. *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана. 2 // Нов. сист. низш. раст. 1972б. Т. 9. С. 65-82.

Зинова А.Д. Представители семейства *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана. 3. // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 7-20.

Зинова А.Д., Возжинская В.Б., Гусарова И.С. Фитогеографический состав и характеристика донной альгофлоры Охотского моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. ИОАН СССР. Наука, 1980. С. 4-29.

Зинова Е.С. Морская капуста (*Laminaria*) и другие водоросли, имеющие промысловое значение // Изв. ТОНС. 1928а. Т. 1. Вып. 1. С. 77-142.

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (Зеленые) // Изв. ТОНС. 1928б. Т.2, вып. 2. 51 с.

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (Бурые) // Изв. ТОНС. 1929. Т. 3, вып. 4. 63 с.

Зинова Е.С. Водоросли Охотского моря с побережий Большого Шантарского острова // Тр. Ленингр. общ. естествоисп. 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 81-125.

Зинова Е.С. Водоросли Камчатки // Иссл. морей СССР. 1933. Вып. 17. С.7-42.

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря района острова Петрова // Тр. Гидробиол. эксп.

ЗИН АН СССР. 1938. Вып. 1. С. 37-80.

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря. Красные водоросли (Rhodophyceae) // Тр. Тихоокеанского комитета. М.-Л., 1940а. Т. 5. 164 с.

Зинова Е.С. Морские водоросли Командорских островов. // Тр. Тихоокеанского комитета АН СССР. М.-Л., 1940б. Т. 5. № 1. С. 162-241.

Зинова Е.С. К флоре водорослей Японского моря // Бот. материалы отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. 1953. Т. IX. С. 95-108.

Зинова Е.С. Водоросли Татарского пролива // Тр. БИН АН СССР. 1954а. Серия II, вып. 9. С. 311-364.

Зинова Е.С. Водоросли Охотского моря // Тр. БИН АН СССР. 1954б. Вып. 9. С. 259-307.

Зинова Е.С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Споровые растения. Тр. БИН АН СССР. 1954в. Вып. 9. Сер. II. С. 365-400.

Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Глебова С.Ю. и др. Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008-2018 гг.) // Изв. ТИНРО. 2019. Т. 197. С. 35-61.

Иванюшина Е.А., Ржавский А.В., Селиванова О.Н., Ошурков В.В. Структура и распределение бентоса мелководий Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. Вып. 2. М.: МГУ, 1991. С. 155-170.

Иванова М.Б., Новожилов А.В., Цурпало А.П. Условия существования и некоторые особенности флоро-фаунистического состава эксплуатируемых природных полей анфельдии тобучинской в проливе Старка (залив Петра Великого, Японское море) и заливе Измены (остров Кунашир, Курильские острова) // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 113. С. 83-99.

Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки / сост. Е.И. Блинова, О.Ю. Вилкова, Д.М. Милютин и др. М.: ВНИРО, 2005. Вып. 3: Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны. 135 с.

Инзарцев А.В., Киселев Л.В., Костенко В.В., Матвиенко Ю.В., Павин А.М., Щербатюк А.Ф. Подводные робототехнические комплексы: системы, технологии, применение. Владивосток: Ин-т проблем морских технологий ДВО РАН, 2018. 368 с.

Калита Т.Л., Скрипцова А.В. Сублиторальные сообщества макрофитов Уссурийского и Амурского заливов (Японское море) в современных условиях // Биология моря. 2014. Т. 40, № 6. С. 427-434.

Калита Т.Л., Скрипцова А.В. Современное состояние сообщества *Zostera marina* + *Stephanocystis crassipes* в проливе Босфор-Восточный Японского моря // Биология моря. 2018. Т. 44, № 1. С. 26-35.

- Калугина-Гутник А.А. Растительность Севастопольской бухты // Биология моря. 1974. Вып. 32. С. 133-164.
- Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 246 с.
- Калугина-Гутник А.А. Куликова Н.М. Донная растительность у западного побережья Крыма // Биология моря. 1974. Вып. 32. С. 111-132.
- Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1989. 200 с.
- Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. Берега. М.: Мысль, 1991. 479 с.
- Кардакова Е.А. Водорослевая растительность Командорских островов // Изв. ТИНРО. 1938. Т. 14. С. 77-108.
- Кардакова Е.А. Состояние промысла филлоспадикса в Южном Приморье // Изв. ТИНРО. 1957. Т. 45. С. 173-180.
- Кардакова Е.А., Кизеветтер И.В. Морские травы Дальнего Востока. Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1953. 89 с.
- Кафанов А.И. Континуальность и дискретность геомериды: бионический и биотический аспекты // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 1. С. 28-54.
- Кафанов А.И. Континуальность и дискретность живого покрова: проблема масштаба // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 4. С. 311-313.
- Кафанов А.И. Жуков В.Е. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посьета (Японское море): сезонная изменчивость и пространственная структура. Владивосток: Дальнаука, 1993. 153 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография: учеб. пособ. М.: Наука, 2000. 176 с.
- Кафанов А.И., Лысенко В.Н. О трофических ресурсах сообщества zostеры залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 1988. № 6. С. 24-30.
- Качина Т.Ф. Методика расчета численности рыб в промысловом запасе корфокарагинского стада сельди // Тр. ВНИРО. 1967. Т. 62. С. 122-128.
- Кашенко Н.В. Донные сообщества макрофитов залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1999. Т. 25, № 5. С. 360-364.
- Кашенко Н.В. Видовой состав и количественное распределение макрофитов на литорали и верхней сублиторали острова Фуругельма (залив Петра Великого Японского моря) // Биол. моря. 2002. Т. 28, № 3. С. 181-186.
- Кашин И.А. Методика изучения обрастания гидротехнических сооружений с помощью легководолазной техники // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 42-47.

Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова А.П. Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей: монография. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 110 с.

Киреева М.С. Распределение и запасы макрофитов в южном Приморье: Тр. Океанограф. Комиссии. 1960. Т. X. Вып. 4. С. 71-74.

Киреева М.С. Состояние запасов морских водорослей и высшей растительности и их размещение в морях Советского Союза // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-ти СССР. Архангельск. 1962а. Т. 1. С. 5-14.

Киреева М.С. Роль водолазных работ при изучении распределения и запасов водорослей в морях СССР // Методы и результаты подводных исследований. М., 1962б. С. 69-72.

Киреева М.С. Скопления неприкрепленных красных водорослей в морях Советского Союза // Запасы морских растений и их использование. М., 1964. С. 3-25.

Киреева М.С. Растительные богатства морей Советского Союза // Раст. ресурсы. 1965а. Т. 1. Вып. 3. С. 323-325.

Киреева М.С. Сырьевые ресурсы водорослей морей СССР // Океанология. 1965б. Т. 5. Вып. 1. С. 14-21.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. Запасы и промысел морской травы // Рыб. хоз-во. 1939а. № 3. С. 35-37.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. Донная растительность северо-восточной части Каспийского моря // Бюлл. Мос. общ. исп. природы, отд. биологии. 1939б. Т. XLVIII, № 2-3. С. 3-14.

Клочкова Н.Г. Дополнение к флоре Кроноцкого и Авачинского заливов юго-восточной Камчатки // Биол. моря. 1977. № 5. С. 24-32.

Клочкова Н.Г. О новом виде рода *Bossiella* Silva (Corallinaceae) Rhodophyta // Нов. сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 22-25.

Клочкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (Cryptonemiales, Rhodophyta) дальневосточных морей СССР. *Bossiella* Silva и *Alatocladia* (Yendo) Johansen // Нов. сист. низш. раст. 1980. Т. 17. С. 10-23.

Клочкова Н.Г. Водоросли новые и редкие для острова Сахалин // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 59-71.

Клочкова Н.Г. Флора водорослей макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1986. 23 с.

Клочкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (Rhodophyta, Corallinales) дальневосточных морей СССР. Род *Masakia* gen. nov. // Ботан. журн. 1987а. Т. 72. С. 100-105.

Клочкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (Rhodophyta) дальневосточных морей СССР. Роды *Melobesia* Lamour., *Fosliella* Howe, *Pneophyllum* Kütz. // Нов. сист. низш. раст. 1987б. Т. 24. С. 25-34.

Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты о-ва Сахалин. II. Бурые водоросли // Биота и сообщество дальневосточных морей: Лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 49-83.

Клочкова Н.Г. Аннотированная библиография по морским водорослям-макрофитам Татарского пролива (Японское море). Владивосток: Дальнаука, 1994. 107 с.

Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука, 1996. 291 с.

Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России: дис. ... докт. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 1998. 277 с.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли Камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток - Петропавловск-Камчатский: Дальнаука, 1997. 154 с.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: Дальнаука, 2001.

Клочкова Н.Г., Бывалина Т.П. Новые данные о водорослях-макрофитах материкового побережья Японского моря // Нов. сист. низш. раст. 1979. Т. 16. С. 8-15.

Клочкова Н.Г., Бывалина Т.П. Водоросли-макрофиты острова Сахалин. I. Зеленые водоросли // Бентос и условия его существования на шельфовых зонах Сахалина. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 42-63.

Клочкова Н.Г., Винникова Е.В. Макрофитобентос шельфа камчатско-беринговоморского района и основные задачи его исследования // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. 1995. Вып. 3. С. 186-198.

Клочкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (Rhodophyta, Corallinales) дальневосточных морей СССР. Род *Clathromorphum* Foslie emend. Adey // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 72-85.

Клочкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (Rhodophyta) дальневосточных морей СССР. Род *Pneophyllum* Kütz. // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 35. С. 34-39.

Клочкова Н.Г., Емельянова А.А. Аннотированная библиография по водорослям-макрофитам западной Камчатки и материкового побережья Охотского моря. Первая ревизия флоры // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Сб. науч. тр. 2005. Т. 1. Петропавловск-Камчатский. КамчатНИРО. С. 396-442.

Клочкова Н.Г., Жуков В.Е. Бурая водоросль *Sphacelaria arctica* Harv. из северо-западной части Японского моря // Биол. моря. 1987. № 4. С. 74-76.

Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. Ревизия видового состава морской альгофлоры восточного Сахалина и дополнения к ней // Вестник КамчатГТУ. 2018. № 45. С. 80-97.

Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. Прибрежье Камчатки // Ресурсы и рациональное использо-

вание морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020. С. 122-138.

Клочкова Н.Г., Королева Т.Н. Видовой состав морских водорослей-макрофитов острова Парамушир (северные Курилы) // Альгология. Киев. 2003. Т. 13. № 1. С. 83-94.

Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009а. 218 с.

Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 2. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009б. 304 с.

Клочкова Н.Г., Крупнова Т.Н. Новые таксоны Laminariales (Phaeophyta) из дальневосточных морей России // Альгология. 2004. Т. 14. № 1. С. 86-96.

Клочкова Н.Г., Левенец И.Р. Водоросли-макрофиты - обрастатели плантаций ламинарии японской из южного Приморья // Биотехника выращивания ламинарии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 12-24.

Клочкова Н.Г., Паймеева Л.Г. Новые данные о распространении водорослей-макрофитов у материкового берега Японского моря // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 8. С. 1184-1189.

Клочкова Н.Г., Селиванова О.Н. Виды Halosaccion и Devaleraea (Palmariales, Rhodophyta) в дальневосточных морях СССР // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 7. С. 953-958.

Клочкова Т.А., Белый М.Н., Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты Охотского моря. Глава 3 // Белый М.Н. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди: моногр. Магадан: Новая полиграфия, 2013. С. 21-140.

Коженкова С.И. Сводный список водорослей российской материковой части Японского моря. 2. Зеленые и бурые водоросли // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: материалы Международной научной конференции. 27 ноября 2015 г., г. Ростов-на-Дону / Ростов-на-Дону, 2015. С. 178-189.

Коженкова С.И., Христофорова Н.К. Распределение зеленых водорослей-макрофитов в Амурском заливе (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 159. С. 156-167.

Колпаков Н.В. Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2018. 428 с.

Колпаков Н.В., Ольховик А.В., Колпаков Е.В., Милованкин П.Г. Первые данные по составу и структуре фитоконсорциев эстуариев залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 3-16.

Королева Т.Н., Писарева Н.А., Клочкова Н.Г. Краткий обзор состояния изученности рода *Laminaria* (Phaeophyta, Laminariales) и промыслового вида камчатского шельфа *Laminaria bongardiana* P. et R. // Рациональное использование морских биоресурсов. Мат-лы науч.-тех. конф. Петропавловск-Камчатский, 2002. С. 27-38.

Коротаев А.А., Новопашин Л.А. Применение беспилотных летательных аппаратов для мониторинга сельскохозяйственных угодий и посевных площадей в аграрном секторе // Аграрный вестник Урала. 2015. Т. 12. № 142. С. 38-42.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова; Гл. редколл.: Ю. П. Трутнев и др.; Сост. Р. В. Камелин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 605.

Крылов П.В., Шарохин В.Ю., Выдра А.А., Лихович Д.А., Авилов А.С. Задачи обслуживания и мониторинга оборудования систем подводной добычи с учетом особенностей шельфовых месторождений Российской Федерации // Газовая промышленность. 2018. № 12 (778). С. 24-30.

Кулепанов В.Н. Исследования макрофитобентоса у побережья Приморья // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 141. С. 355-364.

Кулепанов В.Н. Прибрежье Приморского края // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020. С. 26-43.

Кулепанов В.Н., Дзизюров В.Д., Жильцова Л.В. Современное состояние полей *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Mak. в заливе Петра Великого (Японское море). // Раст. ресурсы. 1999. Вып. 1. С.116-122.

Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В. Динамика ресурсов *Phyllospadix iwatensis* Makino на побережье Японского моря (Приморье) // Раст. ресурсы. 2004. Вып. 9. С. 29-35.

Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В. Оценка проективного покрытия при ресурсных исследованиях морской растительности // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (пос. Борок, 9-13 октября 2010 г.). Ярославль: Принт Хаус, 2010. С. 173-176.

Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В., Гусарова И.С., Суховеева М.В. Промысловые макрофиты Японского моря: направления исследований, перспективы и проблемы // ТИНРО-85. Итоги десятилетней деятельности. 2000-2010 гг.: сб. статей. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. С.141-158.

Кулепанов В.Н., Иванова Н.В. Видовой состав и количественное распределение макрофитов в сублиторали района залива Владимира (северное Приморье) // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 146. С. 136-149.

Кукк Х.А. Донная растительность прибрежных вод южного берега Финского залива // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 844-852.

Кусакин О.Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Исслед. дальневосточных морей СССР. 1961. Вып. VII. С. 312-

343.

Кусиди А.Э. Биология развития некоторых видов рода *Laminaria* в прикамчатских водах: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 2007. 24 с.

Лебедев Е.Б., Вышкварцев Д.И. Состав и распределение донных сообществ бухты Миноносок залива Посъета Японского моря (разрезы № 3 и № 4) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2011. № 1. С. 82-110.

Лебедев Е.Б., Левенец И.Р., Вышкварцев Д.И. Донные сообщества бухты Миноносок залива Посъета (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 137. С. 378-392.

Левенец И.Р. Водоросли-макрофиты в сообществах обрастания прибрежных вод южного Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2011. 188 с.

Левенец И.Р., Лебедев Е.Б. Изменения в бентосных сообществах бухты Миноносок (залив Посъета, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 217-226.

Левенец И.Р., Скрипцова А.В. Видовой состав макрофитов бухты Соболев (Уссурийский залив, Японское море) // Чтения памяти О. Г. Кусакина. Владивосток: Дальнаука, 2008. Вып. 1. С. 105-126.

Левенец И.Р., Тюрин С.А. Макрофиты залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. Т. 1. № 1. С. 36-48.

Левенец И.Р., Фадеев В.И. Водоросли-макрофиты обрастания и эпизоона прибрежных вод южного Приморья (Японское море, Россия) // Альгология. 2010. Т. 20. № 4. С. 432-448.

Левенец И.Р., Шевченко О.Г. Таксономический обзор морских растений бухты Северной (Славянский залив, залив Петра Великого, Японское море) // Научные труды Дальрыбвтуза. 2015. Т. 35. С. 22-33.

Левин В.С. Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей. СПб.: ОЮ-92, 1994. 240 с.

Левин В.С. Дальневосточный трепанг. Биология, промысел, воспроизводство. СПб: Голланд, 2000. С. 42, 104.

Левин В.С., Шендеров Е.Л. Некоторые вопросы методики количественного учета макробентоса с применением водолазной техники // Биол. моря. 1975. № 2. С. 64-70.

Лопота А.В., Николаев А.Б. Морские робототехнические комплексы военного и специального назначения. СПб.: ЦНИИ робототехники и промышл. кибернетики, 2016. 47 с.

Лоция Берингова моря. Часть 1. СПб.: ГУНИО МО РФ, 2017. 190 с.

Лоция северо-западного берега Японского моря от реки Туманная до мыса Белкина. Л.: ГУНИО МО СССР, 1984. 314 с.

Лоция Татарского пролива, Амурского лимана и пролива Лаперуза. СПб.: ГУНИО МО РФ, 2003. С. 10-193.

Лукин В.И., Фадеев В.И. Особенности планирования гидробиологических работ на акваториях большой протяженности / Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 13-20.

Макиенко В.Ф. К систематике видов *Ahnfeltia Fries* из дальневосточных морей СССР // Бот. журн. 1970а. Т. 55, № 8. С. 1077-1088.

Макиенко В.Ф. Представители рода *Gymnogongrus Mart.* у советских берегов дальневосточных морей // Нов. сист. низш. раст. 1970б. Т. 7. С. 91-99.

Макиенко В.Ф. Систематика и филогения дальневосточных водорослей порядка Gigartinales (сем. Gigartinaceae и сем. Phylloporaceae): автореф. дис ... канд. биол. наук. Владивосток, 1971. 28 с.

Макиенко В.Ф. Водоросли-макрофиты зал. Восток (Японское море) // Биол. моря. 1975. № 2. С. 45-57.

Макиенко В.Ф. Об истории изучения *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. Виды анфельции у дальневосточных берегов СССР // Биология анфельции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 5-14.

Макиенко В.Ф., Зинова А.Д. К исследованию *Nienburgia angusta* A. Zin. (Rhodophyta, Delesseriaceae) // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 31-39.

Макиенко В.Ф., Клочкова Н.Г. Водоросли, новые для залива Чихачева (Татарский пролив, Японское море) // Биол. моря. 1978. № 3. С. 17-25.

Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978-2009 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-центр, 2014а. 307 с.

Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977-2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-центр, 2014б. 803 с.

Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977-2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-центр, 2014в. 1052 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977-2008 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-центр, 2014г. 554 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978-2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-центр, 2014д. 748 с.

Максимович Н.В., Погребов В.Б. Анализ количественных гидробиологических материа-

лов. Л.: ЛГУ, 1986. 97 с.

Мануйлов В.А. Подводные ландшафты залива Петра Великого. Владивосток: изд-во дальневост. ун-та. 168 с.

Межотраслевые правила безопасности труда при проведении водолазных работ. Приложение к приказу № 269 Минздравсоцразвития России от 13 апреля 2007 г. М.: Минздравсоцразвития РФ, 2007. 144 с.

Мещанинова Е.Г., Николюкина В.О. Перспективы использования БПЛА при осуществлении земельного надзора // Экономика и экология территориальных образований. 2018. Т.2. №3. С. 122-128.

Мильчакова Н.А. Состав и распределение популяций *Zostera marina* L. в некоторых бухтах Чёрного моря // Раст. ресурсы. 1988. Т. XXIV, вып. 1. С. 41-47.

Миркин Б.М. Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология. // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 6. С. 522-526.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Метод классификации растительности по Браун-Бланке в России // Журн. общ. биол. Т. 70, № 1. 2009. С. 66-77.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Михайлова Н.Ф. Распределение высших водорослей вдоль берегов острова Шикотан // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 3. С. 379-386.

Михайлова Т.А. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 9. С. 88-103.

Михайлова Т.А. Стадии формирования сообществ ламинариевых на внесенном субстрате (Белое море) // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, вып. 12. С. 1816-1834.

Михайлова Т.А. Растительность пояса красных водорослей Белого моря (Европейская Арктика, Россия) // Нов. сист. низш. раст. 2019. № 53(1). С. 39-65. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.39>

Мокиевский О.Б. Т.Ф. Щапова – организатор и руководитель Дальневосточной прибрежной экспедиции // 1957. Тр. ИОАН. Т. XXIII. С. 15-20.

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

Набивайло Ю.В., Титлянов Э.А. Конкурентные взаимоотношения водорослей в природе

и в культуре // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 5. С. 315-325.

Нагульная сельдь – 2023 (путинный прогноз). Под ред. И.В. Мельникова. Владивосток: ТИНРО, 2023. 93 с.

Несис К.Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. В 2-х томах. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 5-13.

Об учреждении национального парка "Шантарские острова". Постановление № 1304 от 30 декабря 2013 г. М.: Правительство Российской Федерации, 2013. 1 с.

Обезьянов К.Н., Казачков А.С. Использование подводной фотографии при обследовании обрастания якорных цепей в бухте Витязь Японского моря / Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 84-86.

Огородников В.С. Бурые водоросли северных Курильских островов // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 1994. С. 98-101.

Огородников В.С. Вертикальное распределение фитомассы доминирующих видов бурых водорослей в сублиторали о Парамушир (северные Курильские острова) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий: Тр. СахНИРО. 2002. Т. 4. С. 250-258.

Огородников В.С. Особенности распространения и продуктивность фитомассы основных видов бурых водорослей в сублиторали группы островов северной части Курильской гряды // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 1. С. 12-18.

Огородников В.С. Водоросли-макрофиты северных Курильских островов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 2007. 25 с.

Огородников В.С., Сергеенко В.А. История промысла и состояние запасов анфельции лагуны Буссе // Рыбн. хоз-во. 2001. № 1. С. 34-35.

Одум Ю. Экология. Т. 1. М: Мир, 1986. 328 с.

Олифиренко А.Б. Условия формирования поселений двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 149. С. 122-137.

Охотское море // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX, вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности / Отв. ред. Терзиев Ф.С. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 168 с.

Паймеева Л.Г. Новые виды водорослей для района мыс Поворотный – зал. Чихачева // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 81. С. 262-263.

Паймеева Л.Г. Распределение зарослей зостеры в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 87. С. 145-148.

Паймеева Л.Г. Биология *Zostera marina* L. и *Zostera asiatica* Miki Приморья: автореф. ... дис. канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 24 с.

Паймеева Л. Г. Распределение и рост *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Petr. в северном Приморье / Промысловые водоросли и их использование. М., 1987. С. 26-33.

Паймеева Л.Г., Гусарова И.С. Состояние зарослей *Laminaria japonica* f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Petr. в северном Приморье // Комаровские чтения. 1993. Вып. 38. С. 20-36.

Панфилов А.М., Смирнов А.А. Промысел, динамика запаса и основные биологические показатели нерестовой охотской сельди на современном этапе // Вопр. рыб-ва. 2022. Т. 23, № 2. С. 108-121. doi: 10.36038/0234-2774-2022-23-2-108-121.

Пентегов Б.П. Использование дальневосточных иодосодержащих водорослей // Изв. ТОНС. 1929. Т. 3, вып. 5. Владивосток. 44 с.

Перестенко Л.П. О двух видах водорослей из рода *Rhodoglossum* J. Ag., обитающих в морях Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука. 1967а. С. 150-152.

Перестенко Л.П. *Rhodomela larix* на советском побережье Тихого океана // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука. 1967б. С. 141-149.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Посъет (Японское море) 1. // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука. 1968. С. 48-53.

Перестенко Л.П. К биологии литоральной и сублиторальной зон материкового побережья Японского моря // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 10. С. 545-557.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Посъета, новые для флоры южного Приморья и советских берегов Японского моря // Исслед. фауны морей. Л.: ЗИН АН СССР, 1971а. Т. 8 (16). С. 7-21.

Перестенко Л.П. Список флоры и фауны залива Посъета Японского моря. Отделы Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta, Embryophyta-Siphonogama // Исслед. фауны морей. Л.: Наука, 1971б. Т. 8(16). С. 303-305.

Перестенко Л.П. Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посъета (Японское море): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1972. 23 с.

Перестенко Л.П. О новых видах *Rhodymenia* Grev. и *Odonthalia* Lyngb. (Rhodophyta) // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 61-68.

Перестенко Л.П. Растения // Животные и растения залива Петра Великого. Под ред. А.В. Жирмунского. Л.: Наука, 1976. С. 153-174.

Перестенко Л.П. Род *Odonthalia* Lyngb. в морях Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 33-41.

Перестенко Л.П. О видах рода *Callophyllis* Kütz. (Kallymeniaceae, Rhodophyta) в морях

Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1978а. Т. 15. С. 30-37.

Перестенко Л.П. К нахождению *Gracilaria textorii* (Sur.) J.Ag. в заливе Петра Великого (Японское море) // Нов. сист. низш. раст. 1978б. Т. 15. С. 37-39.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с.

Перестенко Л.П. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. 1. // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1982. Т. 19. С. 16-19.

Перестенко Л.П. Род *Physcodrys* Kütz. и его характерные признаки // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1983а. Т. 20. С. 45-51.

Перестенко Л.П. Обзорный ключ семейства *Delesseriaceae* Nag. дальневосточных морей СССР // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1983б. Т. 20. С. 51-54.

Перестенко Л.П. Новые виды водорослей дальневосточных морей СССР // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1984. Т. 21. С. 41-50.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители семейства *Crossosagraceae* Perest. // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1986. Т. 23. С. 88-97.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Посыет // Нов. сист. низш. раст. 1988а. Т. 25. С. 48-53.

Перестенко Л.П. Дополнение к флоре красных водорослей Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1988б. Т. 25. С. 54-57.

Перестенко Л.П. Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1988в. 34 с.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб: Ольга, 1994. 331 с.

Перестенко Л.П. Фитоценозы сублиторали восточной Камчатки и Командорских островов // Бот. журн. 1996а. Т. 81, № 2. С. 80-96.

Перестенко Л.П. Растительность литорали и сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. 1996б. Т. 81, № 8. С. 13-22.

Перестенко Л.П. Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 2. С. 46-55.

Перестенко Л.П., Титлянова Т.В. Дополнение к флоре Японского моря // Нов. сист. низш. раст. 2002. Т. 35. С. 18-26.

Перестенко Л.П., Штрик В.А. Новые и интересные виды бурых водорослей острова Сахалин // Нов. сист. низш. раст. 2005. Т. 39. С. 75-88.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Петров К.М. Подводная растительность у берегов Южного Сахалина // Вестник СПбГУ. Сер. 7. 2004. Вып. 2 (15). С. 58-69.

Петров К.М., Поздеев В.Б. Подводные ландшафты и фитобентос у берегов южного Сахалина: Монография. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1992. 128 с.

Петров Ю.Е. Род *Cystoseira* C. Ag. в дальневосточных морях СССР // Новости системат. низших растений. 1966. С. 96-99.

Петров Ю.Е. Род *Sargassum* C. Ag. в дальневосточных морях СССР // Новости системат. низших растений. 1968. С. 42-48.

Петров Ю.Е. Систематика некоторых дальневосточных видов *Laminaria* Lamour // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 47-58.

Петров Ю.Е. Род *Alaria* Grev. в морях СССР // Нов. сист. низш. раст. 1973а. Т. 10. С. 49-59.

Петров Ю.Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли в морях СССР // Раст. ресурсы. 1973б. Т. 9, №. 1. С.123-127.

Петров Ю.Е. Обзорный ключ порядков *Laminariales* и *Fucales* морей СССР // Нов. сист. низш. раст. 1974а. Т. 11. С. 153-169.

Петров Ю.Е. Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов. // Бот. журн. 1974б. Т. 59, № 7. С. 955-966.

Петров Ю.Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР: автореф. ... д-ра биол. наук. Л., 1975. 53 с.

Петров Ю.Е. Отдел Бурые водоросли (*Phaeophyta*) // Жизнь растений. Водоросли, лишайники. М.: Просвещение, 1977. Т.3. С. 143-191.

Петров Ю.Е., Возжинская В.Б. Новые виды рода *Laminaria* из Охотского моря // Нов. сист. низш. раст. 1970. Т. 7. С. 80-87.

Петров Ю.Е., Суховеева М.В. *Laminaria angustata* Kjellm. у берегов Приморского края // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 44-47.

Пищальник В.М., Бобков А.О. Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин. Часть 1. Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 2000. 174 с.

Пищальник В.М., Бобков А.О. Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин. Часть 2. Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 2000. 107 с.

Плохинский Н.А. Биометрия. 2-е изд. М.: МГУ, 1970. 367 с.

Покудов В.В., Власов Н.А. Температурный режим прибрежных вод Приморья и острова Сахалин по данным ГМС // Вопр. океанографии. 1980. Вып. 86. С. 109-118.

Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Сборник работ № 5. Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 63-82.

Поляков А.В. КартМастер 4.1. Построение и анализ карт распределения запаса. М.:

ВНИРО, 2008. С. 146-163.

Пономарев С.Д. Развитие и выживаемость охотской сельди в период эмбриогенеза. // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 171. С. 85-96.

Потехина А.В. Распределение и видовой состав макрофитов сублиторали о. Большой Шантар (Охотское море) // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО, 1972а. Вып. 7. С. 100-108.

Потехина А.В. Распределение и запасы одонтопии в районе от мыса Поворотного до мыса Бяча (1967-1970 гг.) // Изв. ТИНРО. Владивосток, 1972б. Т. 81. С. 215-223.

Потехина А.В. Промысловая характеристика зарослей ламинариевых у берегов Шантарских островов // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 87. С. 139-144.

Потехина А.В., Паймеева Л.Г. Морские водоросли, новые для побережья Шантарских островов (Охотское море) // Нов. сист. низш. раст. 1972. С. 37.

Приказ № 285 от 06 мая 2022 г. «Об утверждении правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // М.: Минсельхоз РФ, 2022. П. 32.15. С. 37.

Приморский гребешок. Ред. Мотавкин П.А. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 139-143.

Прудникова Л.Т., Кузьмина Е.А. Распределение и состояние запасов ламинарии японской в северном Приморье // Изв. ТИНРО. 1976. Т. 100. С. 150-154.

Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Academia, 2004. 409 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ, 1978. 384 с.

Разумовский С.М. Закономерности динамики фитоценозов // Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М.: КМК, 2011. С. 50-272.

Резник А.Д. Книга для тех, кто не любит статистику, но вынужден ею пользоваться. СПб.: Речь, 2008. 264 с.

Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. Владивосток, ТИНРО: 2020. 268 с.

Розенберг Г.С., Миркин Б.М. Организация наблюдений за фитоценоотическими сообществами: основные задачи, методологические проблемы и способы их разрешения // Проблемы экологического эксперимента. Тольятти: Кассандра, 2008. С. 120-128.

Розенберг Г.С., Шитиков К.В., Брусиловский П.М. Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). Тольятти: ИЭВБ, 1994. 182 с.

Рупосов В.Л. Методы определения количества экспертов // Вестник ИрГТУ. № 3 (98). 2015. С. 287-292.

Рыбаков О.С. Промысловые водоросли прибрежных вод Шантарских островов // Изв.

ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 160-164.

Сарочан В.Ф. Сырьевые запасы морских водорослей и перспективы дальнейшего развития промысла водорослей и трав в морях Дальнего Востока // Тр. всесоюз. совещ. работников водорослевой промышленности. Т. 1. Архангельск: Архангельское книжное издательство, 1962. С. 33-44.

Сарочан В.Ф. Биология японской ламинарии у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. 1963. Т. 49. С. 115-136.

Сарочан В.Ф. Биология, экология, распределение и запасы ламинарии японской и некоторых других видов ламинарий у берегов Южного Сахалина и Малой Курильской гряды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1969. 26 с.

Сарочан В.Ф., Вялов А.Д. Промысловые водоросли сублиторали островов Малой Курильской гряды // Промысловые водоросли и их использование. М.: ВНИРО, 1981. С. 44-51.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир, 1990. 597 с.

Селиванова О.Н. Дополнение к флоре морских водорослей юго-восточной Камчатки // Нов. сист. низш. раст. 1988а. Т. 25. С. 57-63.

Селиванова О.Н. Весенний и раннелетний состав бентосной флоры Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) // Биота и сообщества дальневосточных морей. Лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. Сб. науч. тр. ДВО АН СССР. Владивосток: ИБМ, 1988б. С. 84-92.

Селиванова О.Н. Список видов Авачинской губы // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Сб. науч. тр. ДВО АН СССР. Владивосток: ИБМ, 1989. С. 91-98.

Селиванова О.Н. Макрофиты Командорских островов (видовой состав, экология, распределение): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1998. 25 с.

Селиванова О.Н. Морские водоросли охраняемой прибрежной акватории Южно-Камчатского заказника // Сб. науч. тр. Камчатского ин-та экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Печатный двор, 2002. С. 104-128.

Селиванова О.Н. Конкуренция среди водорослей и проблема выбора видов, перспективных для санитарной марикультуры. // Сборник Трудов Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатн. двор, 2003. С. 152-171.

Селиванова О.Н. Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-Восточной Камчатки: автореф. дисс. докт. биол. наук. Владивосток, 2004. 40 с.

Селиванова О.Н. Ревизия систематики морских водорослей-макрофитов на основании молекулярно-филогенетических исследований // Чтения памяти акад. О.Г. Кусакина. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 161-201.

Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Макрофиты Командорских островов // Донная флора и фауна Командорских островов. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 11-58.

Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. *Phycodrys valentinae* sp. nov. (Delesseriaceae, Rhodophyta) с обсуждением других видов рода *Phycodrys* из северной Пацифики // Биол. моря. 2003. Т. 29, № 4. С. 240-248.

Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Альгологические исследования на острове Старичков (восточная Камчатка). I. Видовой состав и распределение бентосных водорослей // Journ. Siberian Federal Univ. 2009. Biology 2(3). С. 271-285.

Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Пальмариевые водоросли (Palmariales, Rhodophyta) из российской акватории Тихого океана. Род *Palmaria* Stackhouse // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 136-148.

Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г., Хэнсен Г.И. Пересмотр систематики водорослей порядка Laminariales (Phaeophyta) из дальневосточных морей России на основании молекулярно-генетических данных // Биол. моря. 2007. Т. 33, № 5. С. 329-340.

Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Пальмариевые водоросли (Palmariales, Rhodophyta) из российской акватории Тихого океана. Род *Palmaria* Stackhouse // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 136-148.

Семкин Б.И., Клочкова Н.Г, Гусарова И.С., Горшков М.В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. I. Общий видовой состав. // Изв. ТИНРО. 2010а. Т. 160. С. 57-70.

Семкин Б.И., Клочкова Н.Г, Гусарова И.С., Горшков М.В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. II. Зеленые (Chlorophyta), бурые (Phaeophyta), красные (Rhodophyta) // Изв. ТИНРО. 2010б. Т. 162. С. 104-112.

Семкин Б.И., Клочкова Н.Г, Гусарова И.С., Горшков М.В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. III. Таксономические спектры // Изв. ТИНРО. 2010в. Т. 163. С. 217-227.

Сидоренко Е.В. Методы математической обработки в психологии. Спб.: Речь, 2003. 345 с.

Симакова У.В. Структура и распределение сообществ макрофитобентоса в зависимости от рельефа дна: Северокавказское побережье Чёрного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М: 2011. 27 с.

Скарлато О.А, Голиков А.Н., Василенко С.В. Цветкова Н.Л., Грузов Е.Н., Несис К.Н. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет (Японское море) // Иссл. фауны морей. 1967. Вып. 5 (13). С. 5-61.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Грузов Е.Н. Водолазный метод гидробиологических исследований // Океанология. 1964. № 4(4). С. 707-719.

Скрипцова А.В. Водоросли-макрофиты залива Петра Великого Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2019. № 3. С. 14-52. DOI

10.25808/26186764.2019.18.3.002

Скрипцова А.В., Калита Т.Л., Набивайло Ю.В. Оценка состояния сообщества *Zostera marina* + *Sargassum* в условиях антропогенного загрязнения // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 174. С. 257-270.

Скрипцова А.В., Калита Т.Л., Сабитова Л.И. Изменение структуры сублиторальных фитоценозов в градиенте концентраций биогенных элементов в бухте Сухопутная (Уссурийский залив, Японское море) // Биол. моря. 2018. Т. 44, № 5. С. 317-325.

Скрипцова А.В., Набивайло Ю.В. Пространственное распределение водорослей в пласте *Ahnfeltia tobuchiensis* в Амурском заливе Японского моря // Биол. моря. 2008. Т. 34, № 2. С. 83-89.

Состояние мирового рыболовства и аквакультуры. Рим: Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций, 2022. С. 44-45.

Суханов В.В., Жуков В.Е. Закономерности в изменчивости видовой структуры прибрежного сообщества водорослей-макрофитов: модельный анализ // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 3. С. 248-262.

Суханов В.В., Жуков В.Е. Оценивание видового богатства сообщества по его видовой структуре на примере макрофитов бухты Витязь Японского моря // Биол. моря. 2010. Т. 36. № 3. С. 221-227.

Сухин И.Ю. Сравнительная оценка пищевого спектра чёрного и серого морских ежей в разные сезоны на экспериментальных полигонах в бухте Прогулочной (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 423-429.

Суховеева М.В. Распределение водорослей вдоль берегов Приморья // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С.255-260.

Суховеева М.В. Распределение, запасы и биология ламинариевых у побережья Японского моря от мыса Поворотного до зал. Чихачева: дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1969а. 150 с.

Суховеева М.В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. Владивосток: Дальневосточ. книж. изд.-во., 1969б. 25 с.

Суховеева М.В. *Laminaria japonica* Aresh. и сопутствующие ей виды // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 152-154.

Суховеева М.В. Распределение макрофитов на некоторых участках залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 81. С.209-214.

Суховеева М.В. Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1976. Т. 100. С. 144-149.

Суховеева М.В. Флористический состав и экология макрофитов приморского побережья Японского моря // Морские водоросли и их использование. Тр. ВНИРО. 1977. Т. 124. С. 6-11.

Суховеева М.В., Ключкова Н.Г. Дополнение к флоре водорослей-макрофитов восточной Камчатки // Нов. сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 40-48.

Суховеева М.В., Паймеева Л.Г. Видовой состав, распределение водорослей и морских трав в Амурском заливе (Японское море) // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 92. С. 133-152.

Суховеева М.В., Паймеева Л.Г. Видовой состав и распределение макрофитов у приморского побережья Японского моря // Промысловые водоросли и их использование. М., 1987. С. 117-120.

Суховеева М.В., Подкорытова А.В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки. Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. 243 с.

Суховеева М.В., Прудникова Л.Т. Запасы анфельции // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток, 1976. С. 124-135.

Тарасов В.Г., Касьянов В.Л., Адрианов А.В. и др. Экологическое состояние и донные сообщества бухт Патрокл и Соболев (залив Петра Великого, Японское море): прошлое и настоящее // Вестн. ДВО РАН. 2005. № 1. С. 3-18.

Титлянова Т.В. Видовой состав и распределение водорослей в пласте промыслового поля анфельции в проливе Старка // Биология анфельции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 15-20.

Ткаченко К.С. Использование видео- и фотоматериалов в гидробиологических исследованиях // Биол. моря. 2005. Т. 31. № 2. С. 142-147.

Толмачев А.И. Основы учения об ареалах. Ленинград: ЛГУ, 1962. 100 с.

Толстикова Н.Е. Макрофитобентос сублиторали Берингова моря в районе бухты Провидения // Тр. ВНИРО. 1971. Т. 87. Вып. 7. С. 60-77.

Толстикова Н.Е. Новые данные об экологии сублиторальных макрофитов в Анадырском заливе Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 147-152.

Толстикова Н.Е. Бентосные макрофиты Анадырского залива Берингова моря: автореф. дисс. ... канд. наук. М.: 1980. 23 с.

Толстикова Н.Е. Доминирующие виды водорослей в Анадырском заливе Берингова моря и перспективы развития их промысла // Раст. рес. 1982. Т. 18. Вып. 2. С. 265-267.

Тюрнин Б.В. К методике оценки запасов охотской сельди // Тр. ВНИРО. 1967. Т.62. С.129-139.

Тюрнин Б.В. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 86. С. 12-21.

Фадеев В.И. Макробентос верхней сублиторали в районе Сихоте-Алинского биосферного заповедника. // Биол. моря. 1980. № 6. С.13-20.

Фадеев В.И. Сообщества макрофитобентоса верхней сублиторали острова Монерон //

Бентос шельфа острова Монерон. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 18-40.

Фадеев В.И., Лукин В.И. К методике подводных гидробиологических исследований верхней сублиторали в условиях подвижных морских экспедиций // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 21-34.

Фархутдинов Р.К. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди: дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск, 2005. 220 с.

Фархутдинов Р. К. 2007. Динамика ледовитости и сроки нереста охотской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 150. С. 180-188.

Фархутдинов Р.К., Пастырев В.А., Щетинина Т.М. Паспортизация естественных нерестилищ сельди в северо-западной части Охотского моря (сводный отчет по материалам 1966-1995 гг.): отчет о НИР. Инв. № 2468. Магадан: МоТИНРО, 1996. 112 с.

Хокинг С. Теория всего. М.: АСТ, 2021. 256 с.

Чербаджи И.И., Титлянов Э.А. Биология естественных монодоминантных сообществ красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* в морях Дальнего Востока России // Биол. моря. 1998. Т. 24, № 2. С. 71-81.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: ЛГУ, 1964. 445 с.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Структурный анализ экологических систем. Количественные методы экологии и гидробиологии (Сб. науч. трудов, посвящ. памяти А.И. Баканова). Отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 91-129.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: опыт системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003 463 с.

Шмаков В.М., Шулипенко Т.Ф. Определение величины проективного покрытия в зарослях воздушно-водных растений // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17. № 2. С. 103-105.

Шпакова Т.А. Сезонные изменения видового состава макрофитов на мелководье Татарского пролива (юго-западный Сахалин, Россия) // Альгология (Киев). 1997. Т. 7, № 2. С. 47-56.

Штрик В.А. Промысловые альгоресурсы Южного Сахалина // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России: Сб. науч. трудов ВНИРО. М., 2001. С. 236-244.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат, 1985. 224 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Том 1. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2001. 580 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Иллюзии и реалии экосистемного подхода к изучению и управлению морскими и океаническими биологическими ресурсами // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 173. С. 3-29.

Щапова Т.Ф. Географическое распространение представителей порядка Laminariales в северной части Тихого океана // Тр. ИОАН СССР. 1948. Т. 2. С. 89-138.

Щапова Т.Ф. Литоральная флора материкового побережья Японского моря // Тр. ИОАН СССР. 1957. Т. 23. С. 21-66.

Щукина Г.Ф., Галанин Д.А., Балконская Л.А. и др. Структура и распределение прибрежных донных сообществ залива Анива // Тр. СахНИРО. 2003. Т. 5. С. 3-24.

Экспертные оценки // Портал знаний StatSoft. Доступно через: URL:<http://statistica.ru/local-portals/quality-control/element-5/>. Дата обращения 22.01.2020.

Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря. Владивосток: Изд. ДВО АН СССР, 1991. 176 с.

Яндекс-Карты. 2024. Доступно через: <https://yandex.ru/maps/?l=sat&ll>. Дата обращения 18.03.2024.

Abadie A., Boissery P., Viala C. Georeferenced underwater photogrammetry to map marine habitats and submerged artificial structures // Photogramm. Rec. 2018. V. 33. P. 448-469. doi.org/10.1111/phor.12263.

Ar Gall E., Le Duff M. Development of a quality index to evaluate the structure of macroalgal communities // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2014. V. 139. P. 99-109.

Araujo R.M., Assis J., Aguillar R., Airoidi L. et al. Status, trends and drivers of kelp forests in Europe: an expert assessment. Biodiversity and Conservation. 2016. June, 2016. 32 p. DOI: 10.1007/s10531-016-1141-7

Araujo R.M., Bartsch I., Bekkby T., Erzini K., Sousa-Pinto I. What is the impact of kelp forest density and/or area on fisheries? // Envir. Evidence. 2013. V. 2, № 15. 4 p. doi:10.1186/2047-2382-2-15

Ardre F. Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. II. Ecologie et chorologie // Bull. Centr. Etudes Rech. Sci. 1971. V. 8. P. 359-574.

Arkema K.K., Samhuri J.F. Living on the Edge: Variation in the Abundance and Demography of a Kelp Forest Epibiont // Diversity. 2019. V. 11, № 120. 16 p. doi:10.3390/d11080120

Ballesteros E. Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans. 1992. 616 p.

Biggs D.I., Funk F. Pacific herring spawning ground surveys for Prince William Sound, 1988 with historic overview. Regional information report № 2C88-07. Alaska Department of Fish and Game: Anchorage, 1988. P. 1-27.

Biology of the red algae / Eds K.M. Cole, R.G. Sheath. Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1990. P. 398-400.

Blair G.S. Digital twins of the natural environment // Patterns. 2021. V. 2. 3 p. doi:

10.1016/j.patter.2021.100359

Bohnsack J.A. Photographic quantitative sampling of hard bottom benthic communities // *Bull. Mar. Sci.* 1979. V. 29. No 2. P. 242-252.

Braun-Blanquet J. *Pflanzensociologie*. Wien. 1964. 865 p.

Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. // *Ecol. Monogr.* 1957. V. 27, № 4. P. 325-349.

Brummitt R.K. *World Geographical Scheme for Recording Plant Distributions*. Edition 2. Pittsburgh: Carnegie Mellon University, 2001. 153 p.

Bültmann H., Roux C., Egea J.M. et al. Validations and descriptions of European syntaxa of vegetation dominated by lichens, bryophytes and algae // *Lazaroa*. 2015. V. 36. P. 107–129. DOI: 10.5209/rev_LAZA.2015.v36.51255

Capocci R., Dooly G., Omerdi E., Coleman J., Newe T., Toal D. Inspection-Class Remotely Operated Vehicles – A Review // *Journal of Marine Science and Engineering*. 2017. V. 5/13. P. 1-32

Carpenter D.E., Luczkovich J.J., Kenworthy W.J., et al. Development of a performance-based submerged aquatic vegetation monitoring and outreach program for North Carolina // *Project Dates: May 1, 2009 to September 21, 2012*. 2012. 155 p.

Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? // 1981. *Biosystems*. V. 14. P. 461-481.

Chapman V.J., Chapman D.J. *Seaweeds and their Uses*. Dordrecht: Springer, 1980. 314 p.

Christie K.S., Gilbert S.L., Brown C.L., Hatfield M., Hanson L. Unmanned aircraft systems in wildlife research: current and future applications of a transformative technology // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2016. V. 14. Issue 5. P. 241-251.

Clements F.E. *Research methods in ecology*. Lincoln, Nebraska: University Publishing Company, 1905. 334 p.

Clements F.E., Shelford V.E. *Bio-ecology*. N.Y.: Jon Wiley & Sons, 1939. 425 p.

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

Cuba D., Guardia-Luzon K., Cevallos B., Ramos-Larico S., Neira E., Pons A., Avila-Peltroche J. Ecosystem Services Provided by Kelp Forests of the Humboldt Current System: A Comprehensive Review // *Coasts*. 2022. V. 2. P. 259-277. doi: 10.3390/coasts2040013

Dayton P.K. Ecology of kelp communities // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1985. V. 16. P. 215-245.

den Hartog C. Sea-grass communities: structure, distribution and classification // *Phytocoenologia*. 2016. V. 46, Issue 4. P. 397-414.

Duffy J.P., Pratt L., Anderson K., Land P.E., Shutler, J.D. Spatial assessment of intertidal seagrass meadows using optical imaging systems and a lightweight drone // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2018. V. 200, 169-180. doi: 10.1016/j.ecss.2017.11.001

Duggins D. O., Eckman J.E., Siddon C.E., Klinger T. // Population, morphometric and biomechanical studies of three understory kelps along a hydrodynamic gradient. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2003. V. 265. P. 57-76. doi: 10.3354/meps265057

Eilertsenab M., Norderhaugc K.M., Sjøtun K. Does the amphipod fauna associated with epiphytes on kelp (*Laminaria hyperborea*) change with depth? // *Marine Biology Research.* 2011. V. 7. P. 224-234.

Emerson A.E. Social coordination and superorganism // *Am. Midl. Nat.* 1939. V. 21, № 1. P. 182-209.

Encyclopedia of life. Accessible via: <https://eol.org/pages/964318>. Searched 12.08.2023.

Ferdous F., Holdt S.L., Smith R., Murúa P., Yang Zh. The global status of seaweed production, trade and utilization. FAO: Rome, 2018. 124 p.

Foster M.S., D.C. Reed, Carr M.H., Dayton P.K., Malone D.P., Pearse J.S., Rogers-Bennett L. Kelp Forests in California // *Smithsonian contributions to the marine sciences.* 2013. № 39. P. 116-132.

Frost M., Diele K. Essential spawning grounds of Scottish herring: current knowledge and future challenges // *Rev. Fish. Biol. Fisheries.* 2022. V. 32. P. 721-744. <https://doi.org/10.1007/s11160-022-09703-0>

Galanin D.A., Balkonskaya L.A., Prochorova N.Yu. Resources of *Laminaria (Saccharina) japonica* on the southwestern coast of Sakhalin island in recent years. Tasks of investigations for the near period // *Bull. Fish. Res. Agen.* 2010. № 32. P. 43-46.

Gaston K.J. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. 266 p.

Gattuso J.-P., Gentili B., Duarte C.M. et al. Light availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic organisms and contribution to primary production // *Biogeochemistry.* 2006. V. 3. № 4. P. 489-513.

Giaccone G, Alongi G, Pizzuto F, Cossu A. La vegetazione marina bentonica fotofila del Mediterraneo: II. Infralitorale e Circalitorale. Proposte di Aggiornamento // *Bollettino dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali.* 1994a. V. 27. P. 111-157.

Giaccone G, Alongi G, Pizzuto F, Cossu A. La Vegetazione marina bentonica sciafila del Mediterraneo: III: Infralitorale e Circalitorale: Proposte di aggiornamento // *Bollettino dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali.* 1994b. V. 27. P. 201-227.

Giaccone G., Alongi G., Cossu A., Di Geronimo R., Serio D. La vegetazione marina bentonica del Mediterraneo: I. Sopralitorale e Mesolitorale. Proposte di aggiornamento // *Bollettino dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali.* 1993. V. 26. P. 245-291.

Goebel M.E., Perryman W.L., Hinke J.T., et al. 2015. A small unmanned aerial system for estimating abundance and size of Antarctic predators // *Polar Biology.* V. 38. P. 619-630.

Guiry M.D., Guiry G.M. 2024. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. Accessible via: <http://www.algaebase.org>. 01.10.2024.

Gundersen H., Bryan T., Chen W., Moy F.E., Sandman A.N., Sundblad G., Schneider S., Andersen J.H., Langaas S. M.G. Walday. Ecosystem Services in the Coastal Zone of the Nordic Countries. Copenhagen: TemaNord, 2016. 131 p.

Gundersen H., Rinde E., Bekkby T., Hancke K., Gitmark J.K., Christie H. // Variation in Population Structure and Standing Stocks of Kelp Along Multiple Environmental Gradients and Implications for Ecosystem Services // *Frontiers in Marine Science*. 2021. V. 8. P. 1-19. doi: 10.3389/fmars.2021.578629

Hammer Ø. PAST: Paleontological statistics. Version 4.15. Reference manual. Oslo: Natural History Museum. Univ. of Oslo. 2023. 310 p.

Heine J.N. Scientific Diving Techniques: a Practical guide for the research diver. Flagstaff, AZ: Best Publishing Co., 1999. 225 p.

Hutchinson G.E. The niche: an abstractly inhabited hypervolume // *The ecological theatre and the evolutionary play*. New Haven: Yale Univ. Press, 1965. P. 26-78.

Jakubauskas M., Kindscher K., Fraser A. et al. Close-range remote sensing of aquatic macrophyte vegetation cover // *Int. J. Remote Sensing*. 2000. V. 21, № 18. P. 3533-3538.

Joyce K., Duce S., Leahy S., Leon J.X., Maier S. Principles and practice of acquiring drone based image data in marine environments // *Mar. Freshw. Res*. 2018. V. 70. P. 952-963.

Juanes J.A., Guinda X., Puente, A., Revilla, J.A. Macroalgae, a suitable indicator of the ecological status of coastal rocky communities in the NE Atlantic. // *Ecol. Indic*. 2008. V. 8. P. 351-359.

Kabiri K. Mapping coastal ecosystems and features using a low-cost standard drone: case study, nayband bay, Persian gulf, Iran // *J. Coast. Conserv*. 2020. V. 24. P. 1-8. doi: 10.1007/s11852-020-00780-6

Kannappan P., Walker J.H., Trembanis A., Tanner H.J. Identifying sea scallops from benthic camera images // *Limnol. Oceanogr.: Methods*. 2014. № 12. P. 680-693.

Kirihara S., Kon N., Fujita D., Notoya M. Distributions of Zosteraceae species along the coasts of Aomori Prefecture, locating at the northernmost of Honshu // *Japan Algal Resources*. 2013. V. 6. P. 1-13.

Koski W.R., Gamage G., Davis A.R., et al. Evaluation of UAS for photographic re-identification of bowhead whales, *Balaena mysticetus* // *J. of Unman. Vehicle Systems*. 2015. V. 3. P. 22-29.

Kraan S. Concise review of the genus *Alaria* Greville, 1830. *Journal of Applied Phycology*. 2020. V. 32, № 6. p. 3543-3560. DOI: 10.1007/s10811-020-02222-0.

Krumhansl K.A., Okamoto D.K., Rassweiler A., Novak M. et al. Global patterns of kelp forest

change over the past half-century // PNAS. 2016. V. 113. №. 48. P. 13785-13790. doi:10.1073/pnas.1606102113

Kvile K.Ø., Andersen G.S., Baden S.P., Bekkby T. et al. Kelp Forest Distribution in the Nordic Region. Front. Mar. Sci. 2022. V. 9:850359. p. 1-13. DOI: 10.3389/fmars.2022.850359

Layton C., Shelamoff V., Cameron M.J., Tatsumi M., Wright J.T., Johnson C.R. Resilience and stability of kelp forests: The importance of patch dynamics and environment engineer feedbacks. PLoS ONE. 2019. V. 14, № 1: e0210220. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210220>

Lerving T. Submarine light and algal shore zonation. // In: Light ecological factor. Oxford, Blackwell: Sci. Publ., 1966. - P. 305-318.

Levenets I.R., Skriptsova A.V., Benthic flora of the inner part of Amursky Bay (Sea of Japan) // V. L. Kasyanov, M. A. Vashenko, D. L. Pytruk (eds.). Ecological condition and biota of southwest part of the Peter the Great Bay and mouth of the Tumannaya River. Vladivostok: Dalnauka, 2008. Volume 1. P. 284-301.

Liang Q., Zhang Yu., Ma R. et al. A MODIS-Based Novel Method to Distinguish Surface Cyanobacterial Scums and Aquatic Macrophytes in Lake Taihu // Remote Sens. 2017. V. 9, Iss. 2. DOI:10.3390/rs9020133.

Madsen J.D., Bloomfield J.A. Aquatic vegetation quantification symposium: An overview. // Lake Reserv. Manage. V. 7. 1993. 137-140.

Madsen J.D., Wersal R.M. A review of aquatic plant monitoring and assessment methods // J. Aquat. Plant Manage. V. 55. 2017. P. 1-12.

Maselko J.M., Connor W.P. Testing unmanned aircraft systems for salmon spawning surveys // FACETS. 2016. V. 1. P. 187-204.

McGowan D.W., Branch T.A., Haught S., Scheuerell M.D. Multi-decadal shifts in the distribution and timing of Pacific herring (*Chupea pallasii*) spawning in Prince William Sound, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2021. V.78. P. 1611-1627. doi: 10.1139/cjfas-2021-0047

McLean D.L., Parsons M.J.G., Gates A.R., Benfeld M.C., Bond T., Booth D.J., Bunce M., Fowler A.M., Harvey E.S., Macreadie P.I., Pattiaratchi C.B., Rouse S., Partridge J.C., Thomson P.G., Todd V.L.G., Jones D.O.B. Enhancing the Scientific Value of Industry Remotely Operated Vehicles (ROVs) in Our Oceans // Frontiers in Marine Science. 2020. V. 7. P. 10-12.

McMonagail M., Cornish L., Morrison L., Araújo R., Critchley A.T. Sustainable harvesting of wild seaweed resources // Eur. J. Ecol. 2018. V. 17. P. 371-390.

Meaden, G.J., Aguilar-Manjarrez, J., eds. Advances in geographic information systems and remote sensing for fisheries and aquaculture. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper. 2013. No. 552. 425 p.

Merrill J., Pan Z., Mewes T., Herwitz S. Airborne hyperspectral imaging of seagrass and coral

reef // AGU Fall Meeting, San Francisco, Dec. 9-13. 2013. Abstracts. V. 1. P. 1741.

Messieh S., Pottle R., MacPherson P. Hurlbut T. Spawning and Exploitation of Atlantic Herring (*Clupea harengus*) at Escuminac in the Southwestern Gulf of St. Lawrence, Spring 1983 // 1985. J. North. Atl. Fish. Sci. V. 6. P. 125-133.

Miki S. On the sea-grasses in Japan (1). *Zostera* and *Phyllospadix*, with special reference to morphological and ecological characters // Bot. Mag. 2011. V. 47. P. 842-862.

Miller R.J., Lafferty K.D., Lamy T., Kui L., Rassweiler A., Reed D.C. Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering. Proc. R. Soc. 2018. B 285: 20172571. 8 p. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.2571>

Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos. Environmental monitoring in the Black Sea, 2014. 93 p.

Moreland E.E., Cameron M.F., Angliss R.P., et al. Evaluation of a ship-based unoccupied aircraft system (UAS) for surveys of spotted and ribbon seals in the Bering Sea pack ice // Journ. of Unmanned Vehicle Systems. 2015. V. 3. 114-122.

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus Th., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. V.19. P. 3-264.

Mulero-Pázmány M., Stolper R., van Essen L.D., et al. Remotely piloted aircraft systems as a rhinoceros anti-poaching tool in Africa // PLoS ONE. 2014. V. 9 (1). P. 1-10.

Nababan B., Mastu L.O.K., Idris N.H., Panjaitan J.P. Shallow-Water Benthic Habitat Mapping Using Drone with Object Based Image Analyses // Remote Sens. 2021. V. 13, 4452. 23 p.

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. I // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1940. V. 46, Pt. 1. P. 1-137.

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. II // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1941. V. 46, Pt. 2. P. 139-310.

Nath R.J., Chutia S.J., Sarmah N. et al. A review on applications of geographic information system (GIS) in fisheries and aquatic resources // International Journ. of Fauna and Biol. Studies. 2020. V. 7(2). P. 97-102.

Nativi S., Mazzetti P., Craglia M. Digital Ecosystems for Developing Digital Twins of the Earth: The Destination Earth Case // Remote Sensing. 2021. V. 13, № 11. 25 p. doi:10.3390/rs13112119

Okuda K. Coastal environment and seaweed-bed ecology in Japan // Kuroshio Sci. 2008. V. 2. P. 15-20.

Osborne K., Oxley W.G. Sampling benthic communities using video transects // Survey manual for tropical marine researches. Townsville: Australian Inst. of Marine Science. 1997. P. 363-376.

Pawlik J.R., Amsler C.D., Ritson-Williams R., McClintock J.B., Baker B.J., Paul V. J. Marine chemical ecology: a science born of scuba // *Smithsonian contributions to the marine sciences*. 2013. P. 53-69.

Plants of the World Online. 2023. Accessible via: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:699873-1#distributions> (Searched: 03.08.2023.)

Pocheville A. The Ecological Niche: History and Recent Controversies // *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Springer, 2015. pp. 547-586. DOI:10.13140/RG.2.1.3205.8405

Popper K. The logic of scientific discovery. London and New York: Routledge, 2002. 513 p.

Price D.M., Robert K., Callaway A., Lolacono C., Hall R.A., Huvenne, V.A.I. // Using 3D photogrammetry from ROV video to quantify cold-water coral reef structural complexity and investigate its influence on biodiversity and community assemblage. *Coral Reefs*. 2019. V. 38. P. 1007-1021. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01827-3>.

Proceedings of Joint international scientific diving symposium of American academy of underwater sciences and European scientific diving panel. Curaçao, October 24-27, 2013. / Edited by Lang M.A. and Sayer M.D.J. Washington, D.C.: Smithsonian Institution, 2013. 236 p.

Raoult V., Toso L., Harvey C., Nelson T.M., Reed J., Parikh A., Chan A.J., Smith T.M., Williamson J.E. Remotely operated vehicles as alternatives to snorkellers for video-based marine research // *Journ. of Experiment. Mar. Biol. and Ecol.* 2020. V. 522. P. 1-10.

Sakai Y. Vegetation structure and standing crop of the marine algae in the laminaria-bed of Otaru city, Hokkaido, Japan // *Japan. Journ. of ecol.* 1977. V. 27, 1. P. 45-51. DOI https://doi.org/10.18960/seitai.27.1_45

Sales M.V. Cystoseira-dominated assemblages from sheltered areas in the Mediterranean sea: diversity, distribution and effect of pollution. Ph.D. Thesis. Blanes, 2010. 261 p.

Sameoto J.A., Lawton P., Strong M.B. An approach to the development of a relational database and GIS applicable scheme for the analysis of video-based surveys of benthic habitats. Fisheries and Oceans Canada Biological Station: St. Andrews, 2008. 40 p.

Šaškov A., Šiaulyš A., Bučas M., Daunys D., Baltic herring (*Clupea harengus membras*) spawning grounds on the Lithuanian coast: current status and shaping factors // *Oceanologia*. 2014. V. 56 (4). P. 789-804.

Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine benthic algae of the south Kamchatka state wildlife sanctuary (Kamchatka, Russia) // *Botanica Marina*. 2009. V. 52. № 4. P. 317-329.

Semple R.E., Sharp G.J. Seeing is believing: the use of underwater video in fisheries resource management // *Diving for science: Proc. of the Eight Annual Scientific Diving Symp.* Sept. 29. Oct. 2, 1988. Costa Mesa CA: Amer. Acad. of Underwater Science. 1988. P. 143-147.

Sheehan E., Rodriguez-Rodriguez D., Foster N. et al. A comparative study of towed underwater video methodology to monitor benthic habitats in Marine Protected Areas // Ifremer, Sussex IFCA and Marine Institute for the Protected Area Network Across the Channel Ecosystem (PANACHE) project. INTERREG programme. 2014. 46 p.

Shelamof V., Umanzor S., Layton C., Tatsumi M., Cameron M.J., Wright J.T., Johnson C.R. Ecosystem engineering kelp limits recruitment of mussels and microphytobenthic algae // *Marine Biology*. 2022. V. 169, № 85. 14 p. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04072-5>

Shelford V.E. Some Concepts of Bioecology // *Ecology*. 1931.V. 12, № 3. P. 455-467. doi:10.2307/1928991

Skriptsova A.V., Choi H.G. Taxonomic revision of *Gracilaria "verrucosa"* from the Russian Far East based on morphological and molecular data // *Botanica Marina*. 2009. V. 52. № 4. P. 331-340.

Skriptsova A.V., Levenets I.R. Seasonal dynamics of subtidal macrophyte assemblages in Sobol Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) in relation to depth // *Journ. of Mar. Biol. Assoc. of United Kingdom*. 2012. V. 92. № 3. P. 429-437.

Taddia Y., Stecchi F., Pellegrinelli A. Using DJI Phantom 4 RTK drone for topographic mapping of coastal areas // *Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spat. Inf. Sci.* 2019. V. 42. P. 625-630. <https://doi.org/10.5194/isprs-archives-XLII-2-W13-625-2019>

Taniguti M. Phytosociological study of marine algae in Japan. Inoue, 1962. 129 p.

Tillin H.M., Luff A.A., Graham G.A., Wadsworth T.B., Shirley M.A., Dando P.A., Baldock L., van Rein H. Remotely Operated Vehicles for use in marine benthic monitoring. Marine Monitoring Platform Guidelines No.1. JNCC: Peterborough, 2018. 24 p.

Titlyanov E.A., Bil K.Y., Kolmakov P.V. et al. Photosynthesis in common macrophyte species in the intertidal and upper subtidal zones of the Seychelles Islands // *Atoll Res. Bull.* 1992. V. 373. P. 1-36.

Tokida J. Taxonomic and phytogeographical studies of marine algae of the Saghalien // *Abstrs and Res. Hattori Gratitude Formation*. 1936. № 2. P. 248-252.

Tokida J. The marine algae from Robben Island (Kaihyoto), Saghalien // *Bull. School Fish. Hokkaido Imp. Univ.* 1932. V. 2. P. 1-34.

Tokida J. The marine algae from Robben Island, Saghalien. *Bull. School Fish. Hokk. Imp. Univ.* 1934. V. 4. P. 16-26.

Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // Reprinted from the Memories of the Faculty Fisheries Hokkaido University. 1954. V. 2, № 1. 264 p.

Tortell P., Awosika L. Oceanographic Survey Techniques and Living Resources Assessment Methods. Intergovernmental Oceanographic Commission, UNESCO, 1996. 35 p.

Toshinobu T., Yoshikawa K., Yoshida G., Arai S., Nakajima Y., Murase N. Ecology and restoration techniques for Sargassum beds in Japan // *Fisheries Science* 2002. V. 68(2). P. 1743-1746. DOI:10.2331/fishsci.68.sup2_1743

Uhl F., Bartsch I., Oppelt N. Submerged kelp detection with hyperspectral data // *Remote Sens.* 2016. № 8 (487). P. 2-20.

Urbanski J.A., Mazur A., Janas U. Object-oriented classification of QuickBird data for mapping seagrass spatial structure // *Ecosystem approach to marine spatial planning. Polish marine areas and the Natura 2000 network. 3.1.1.9 Task report. Comparative analysis of methods applied to acquire data necessary for identifying habitats.* 2009.15 p.

Vadas R.L., Steneck R.S. Zonation of deepwater benthic algae in the Gulf of Maine // *J. Phycol.* 1988. V. 4. P. 338-346.

Ventura D., Bonifazi A., Flavia Gravina M., Belluscio A., Ardizzone G. Mapping and Classification of Ecologically Sensitive Marine Habitats Using Unmanned Aerial Vehicle (UAV) Imagery and Object-Based Image Analysis (OBIA) // *Remote Sens.* 2018. V. 10. 23 p. DOI:10.3390/rs10091331

Ventura D., Dubois S.F., Bonifazi A., Jona Lasinio G., Seminara M., Gravina, M.F., Ardizzone, G. Integration of close-range underwater photogrammetry with inspection and mesh processing software: a novel approach for quantifying ecological dynamics of temperate biogenic reefs // *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 2020. P. 169-186. <https://doi.org/10.1002/rse2.178>

Ventura D., Gianluca M., Casoli E., Silvia Pace D., Jona Lasinio G., Belluscio A., Ardizzone G. Seagrass restoration monitoring and shallow-water benthic habitat mapping through a photogrammetry-based protocol // *J. of Env. Manag.* 2022. V. 304:114262. 14 p. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.114262>

Ventura D., Grosso L., Pensa D., Casoli E., Mancini G., Valente T., Scardi M. and Rakaj A. Coastal benthic habitat mapping and monitoring by integrating aerial and water surface low-cost drones. *Front. Mar. Sci.* 2023. V. 9:1096594. P. 15. doi: 10.3389/fmars.2022.1096594

Weissensteiner M.H., Poelstra J.W., Wolf J.B.W. Low-budget ready-to-fly unmanned aerial vehicles: an effective tool for evaluating the nesting status of canopy-breeding bird species // *J. of Avian Biol.* 2015. V. 46. P. 001-006.

Wernberg T., Krumhansl K., Filbee-Dexter K., Pedersen M.F. Status and Trends for the World's Kelp Forests World Seas: An Environmental Evaluation. Chapter: 3. Elsevier, 2019. P. 57-78. doi:10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6

Werner A., Kraan S. Review of the potential mechanization of kelp harvesting in Ireland: *Marine Environment and Health Series.* 2004. № 17. 52 p.

Witman J.D., Dayton P.K., Arnold S.N., Steneck R.S., Birkeland C. Scuba revolutionizes marine science / *Smithsonian contributions to marine sciences.* 2013. p. 4-12.

Xu F., Gao Z., Jiang X., Shang W., Ning J., et al. A UAV and S2A data-based estimation of the initial biomass of green algae in the South Yellow Sea / *Mar. Pollution Bull.* 2018. V. 128. P. 408-414.

Yamada I. Benthic marine algal vegetation along the coasts of Hokkaido, with special reference to the vertical distribution // *J. of the Fac. of Sci., Hokkaido University.* 1980. Series 5, Botany. V. 12(1). P. 11-98.

Yofukuji K. Y., Paz Cardozo A.L., Quirino B.A. Macrophyte diversity alters invertebrate community and fish diet // *Hydrobiologia.* 2020. Published online: 05 january 2020. 15 p. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04501-w>

Young G.C., Dey S., Rogers, A.D. Exton D. Cost and time-effective method for multiscale measures of rugosity, fractal dimension, and vector dispersion from coral reef 3D models // *PloS One.* 2017. V. 12. P. 1-18. doi: 10.1371/journal.pone.0175341

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Общие проблемы организации учетных съемок

Организация исследований донной растительности протяженных участков прибрежной зоны в отдаленных районах требует специфических подходов и адаптации существующих методик к специфике суровых условий морей Дальнего Востока России. Свои особенности в условиях протяженных экспедиций приобретают также методы документирования и обеспечения верифицируемости результатов исследований. Без их адекватного применения полноценные результаты исследований получить невозможно. В связи с этим целесообразно описать методические сложности, возникающие при исследованиях донной растительности, и предложить пути их разрешения.

Развитие методов изучения морской подводной биоты прибрежной зоны на Дальнем Востоке России, как и в других регионах, происходило в несколько этапов (табл. 1). Первый этап был сугубо предварительным. С XVIII по начало XX в. о проникновении под воду речи не шло, сборы делались на берегу, а исследования еще не приобрели регулярного характера. Далее, в первой половине XX века, изучение донной растительности стало плановым, хотя и не вполне систематическим. В этот период были заложены методические основы изучения донной биоты. Во время первых экспедиций по оценке промысловых запасов морских растений на Дальнем Востоке, выполненных в 20-30 гг. прошлого века, их ресурсы и возможности промысла оценивались на основании визуальных наблюдений и сборов, выполненных ручными дражками и канзами (Зинова, 1928б, 1940а; Гайд, 1930а, 1936б и т.д.). В перечисленных работах количественные методы оценки запасов, которые обеспечивали бы проверяемость и воспроизводимость результатов, не приводятся. Фактически, промысловые ресурсы в этот период оценивались экспертно.

В последующие полвека, с 60-х годов XX столетия по первое десятилетие текущего, наступила эпоха больших водолазных съемок. Водолазные работы чрезвычайно важны для исследования растительности сублиторали. Однако само по себе использование легководолазной техники – это еще не метод, а лишь только способ проникновения под воду (Денисов, 1972). Существует довольно большой арсенал методов и подходов к сбору биологических данных под водой. По большей части их основы были разработаны на суше для нужд геоботанических исследований (Быков, 1978; Работнов, 1978; Миркин и др., 1989, 2001 и др.). С развитием гидробиологических исследований их стали активно применять на литорали (Барашков, 1965), а с появлением легководолазного оборудования методические наработки были перенесены под воду. Организация и методы водолазных исследований освещены в большом числе публикаций (Ки-

реева, 1962б; Голиков, Скарлато, 1965; Денисов, 1972, 1979; Левин, Шендеров, 1975; Аверинцев и др., 1982; Кашин, 1982; Лукин, Фадеев, 1982; Фадеев, Лукин, 1982; Левин, 1994; Изучение ..., 2005; Heine, 1999; Pawlik et al., 2013; Proceedings..., 2013; Witman et al., 2013 и др.).

Таблица 1 – Периоды развития подводных исследований на Дальнем Востоке России

Период	Исследователи	Методы
С XVIII в. по начало XX в.	Г.В. Стеллер, Ж.-Ф. де-Лаперуз, А.Ф. Миддендорф, Л.И. Шренк, В.К. Арсеньев и др.	Случайные находки, ручные сборы на берегу, наблюдения с поверхности.
С начала XX в. по 50-60 гг. XX в.	Г.И. Гайл, Е.Ф. Гурьянова, И.Г. Закс, П.В. Ушаков, Е.С. Зинова, Т.Ф. Щапова, О.Г. Кусакин, Г.К. Барашков и др.	Использование драг, дночерпателей, водяных фонарей, систематические исследования литорали, применение рамок, трансект, фотографирования и т.д.
60-70-е гг. XX в.	А.Н. Голиков, О.А. Скарлато, В.Г. Аверинцев, Б.И. Сиренко, А.М. Шереметевский, И.А. Кашин, В.И. Фадеев, В.И. Лукин, В.С. Левин, Н.Е. Денисов, Е.Н. Грузов, В.Е. Жуков и др. Под водой ученые-биологи	Развитие водолазных исследований. Разнообразие методов организации съемок. Использование различных сэмплеров, методов учета и отбора проб. Развитие подводной фотографии.
С 1980-х гг. до конца XX в.	Сотрудники ТИНРО, ВНИРО, ИБМ. Под водой водолазы, не являющиеся биологами	Стандартизация и упрощение методов. Единообразие организации съемок и обработки результатов.
Первые десятилетия XXI в.	Наши современники	Спутниковая навигация, ГИС, ТНПА, БПЛА, фотограмметрия.

Ресурсы макрофитов у побережий Хабаровского края, как и Дальнего Востока в целом, в этот период оценивали по данным количественных сборов во время больших водолазных съемок, охватывавших от сотен до тысячи километров прибрежной зоны (Суховеева, 1967, 1969а; Дуленин, 2003, 2012; Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014). Это обеспечило сходство методик и принципиальную сравнимость результатов съемок. Период 60-70 гг. XX века, связанный с началом массового использования легководолазной техники, был весьма продуктивен. Тогда интенсивно разрабатывались методические основы организации водолажных съемок и сбора материалов под водой с использованием различных техник, подходов и орудий (Скарлато и др., 1964; Голиков, Денисов, 1972, 1979; Левин, Шендеров, 1975; Аверинцев и др., 1982 и др.). Под воду спускались непосредственно ученые-биологи, что нередко рассматривалось как неременное условие получения хороших результатов. Нарботки, сделанные в этот период, актуальны и в настоящее время. С 60-х годов XX века водолазные съемки стали основным способом изучения подводной растительности. Однако к 80-м годам XX века, а местами и раньше, водолазные съемки превратились в исследовательскую рутину. Эту работу стали воспринимать по большей части не как научную, а как инженерно-техническую. Из соображений удобства,

методы организации и учета были стихийно упрощены. Ученые остались на борту, под воду же стали спускаться профессиональные водолазы, а не биологи. Методики копировались по инерции из съемки в съемку, независимо от их задач и характеристик исследуемой биоты, что порой весьма отрицательно сказывалось на качестве получаемых данных.

Положение стало улучшаться по мере внедрения в практику новых исследовательских инструментов. При научно-промысловых обследованиях водорослевых полей успешно применяли эхолоты (Гаврилов, Пестриков, 1992; Белый, 2011; Дуленин, 2012). На рубеже прошлого и текущего столетий активно внедрялись различные методы подводного фото- и видеонаблюдения (Обезьянов, Казачков, 1982; Ткаченко, 2005; Bohnsack, 1979; Semple, Sharp, 1988; Osborne, Oxley, 1997 и др.). В XXI веке ситуация меняется по двум причинам. Во-первых, гидробиологические съемки стали делом весьма дорогостоящим, во многих регионах – очень редким, что неизбежно заставило задумываться о методических аспектах их проведения для получения максимально качественных результатов за счет рациональной организации и выбора адекватных методов учета биоты. Во-вторых, прогресс в развитии методов исследований связан с повсеместным распространением информационных технологий: используются эхолоты, спутниковые навигаторы и ГИС-системы, что даже при экстенсивной организации съемок позволяет получать намного более качественные результаты, чем в прошлом столетии.

Однако помимо применения адекватных технических средств, для обеспечения максимально эффективных исследований гидробиологические съемки прибрежной зоны, в частности, пояса донной растительности, по необходимости должны иметь комплексный характер. В отличие, например, от траловых, ловушечных и других учетных съемок, выполняемых по регулярной сетке станций единственным инструментом, прибрежные, в частности, альгологические, съемки имеют различные уровни организации, характеризующиеся собственным масштабом, задачами и инструментами их выполнения (табл. 2). Масштабы могут отличаться на несколько порядков – от 1000 км до долей метра. До начала съемки исследователю необходимо четко спланировать все ее уровни, определив состав и порядок работ на каждом этапе и на каждом участке съемки. Кроме того, гидробиологические исследования различаются по своей направленности, объектам исследований и степени универсальности (рис. 1). При выполнении узконаправленных работ (например, промысловой разведки конкретного объекта – сахарины японской), работу в ряде случаев можно свести к чисто техническим процедурам, не требующим участия специалистов-биологов. При этом, если можно хотя бы приблизительно определить биотопы, к которым приурочен учитываемый объект, и избежать обследования заведомо «пустых» участков, промысловая разведка даже районов значительной протяженности – до сотен километров прибрежной зоны – может занимать считанные дни. Весьма условно скорость выполнения таких работ можно определить в 50–100 км в сутки.

Таблица 2 – Организация прибрежных биоресурсных съемок

Уровень	Масштаб	Задачи	Инструменты
I. Районы. Побережья большой протяженности, промысловые подзоны и т.п.	100–2000 км	Оценка биоресурсов (характеристика биоты) большого района. Общие закономерности распределения биоты. Выявление биотических границ и градиентов. Получение сведений для более детального обследования отдельных участков района съемки.	Среднетоннажные суда, МС.
II. Участки. Ограниченные районы (заливы, бухты), разрезы, контуры.	0,5–10 км	Планирование количества и расположения разрезов, определение нужного числа станций, оконтуривание промысловых поселений гидробионтов.	МС, БПЛА.
III. Выделы, ландшафты, ценоотические пояса, трансекты, станции.	0,1–1 км	Планирование расположения станций на разрезе, стратификация биоты, определение нужного числа повторностей.	Эхолоты, спутниковые навигаторы, подводные видеосистемы, ТНПА.
IV. Учетные площади.	0,01–0,1 км	Учет редко расположенных растений.	Мерные фалы длиной 5–100 м.
V. Пробные площадки.	0,5–1 м	Учет растений в зарослях.	Рамки разной площади и конструкций.



Рисунок 1 – Схема классификации гидробиологических съемок по объектам и задачам исследований

Однако полноценные ресурсные съемки, направленные на учет множества объектов – например, растений вместе с сопутствующими животными, требуют уже намного большего времени, более широкого выбора инструментов учета и обязательного участия специалистов.

Затраты времени на обследование больших районов могут достигать нескольких недель. Условную скорость его выполнения в таком случае следует определить в 30 км в сутки.

Наибольшей трудоемкостью отличаются съемки экосистемного характера, во время которых собирают подробные данные о видовом составе биоты, различных показателях обилия гидробионтов, сложении сообществ и т.п. Такие работы могут проводиться специализированно, под конкретные задачи (например, экологическая экспертиза либо рыбохозяйственные характеристики районов), однако их проведение весьма разумно совмещать с исследованиями ресурсного характера, когда в ходе съемки собирается подробная информация об обилии и распределении доминирующих видов, формирующих промысловые запасы. При проведении таких работ обязательно присутствие высококвалифицированных специалистов-гидробиологов, лично заинтересованных в получении максимально полных результатов. Подробное обследование больших районов требует не менее месяца-двух. Скорость выполнения комплексной съемки, как правило, не более 20 км в сутки. Несмотря на трудоемкость, комплексные съемки способны дать наиболее ценные материалы, которые можно использовать в различных областях – от сугубо практических, таких как организация промысла и оценки экологического ущерба при ведении хозяйственной деятельности, до академических, таких как инвентаризация флоры. Полученные данные сохраняют свою ценность в течение многих десятилетий. В связи с этим при проведении любых водолазных съемок следует стремиться к как можно более полному сбору материалов.

Итак, чем более универсальны цели съемки, тем большего времени, многообразия методов, квалификации сотрудников они требуют. Изложенные соображения могут выглядеть самоочевидными, однако практика показывает, что это не так. На деле отсутствие четкой дифференциации задач и методов съемки, ясно сформулированных целей, инертное применение «стандартных общепринятых методов» ведет к значительному снижению эффективности работы и порой весьма сильно снижает ценность получаемых материалов. Гидробиологическая съемка – это сложная многоуровневая работа, требующая грамотного планирования и выполнения. В ряде работ обсуждаются вопросы рационализации прибрежных съемок (Дуленин, 2017а; Tortell, Awosika, 1996) и водолазных исследований (Изучение ..., 2005; Дуленин, 2017б; Heine, 1999), однако они нуждаются в обобщении. В связи с этим целесообразно рассмотреть методы, приемы и инструменты рационализации гидробиологических съемок.

Рационализация водолазных съемок

В настоящем разделе охарактеризованы проблемы методического характера, возникающие в практике водолазных съемок, и изложены практически обоснованные пути их решения. Акцент сделан на выполнение исследований донной растительности, однако применимость

описанных подходов существенно шире – они могут быть использованы для оптимизации водозлазных гидробиологических исследований в целом (Дуленин, 2017б).

Методические рекомендации по проведению водозлазных съемок при выполнении биоресурсных исследований относительно недавно изданы ВНИРО (Изучение ..., 2005). Они были разработаны на основе методик, созданных и испытанных ранее (Аверинцев и др., 1982; Фадеев, Лукин, 1982). В указанных источниках констатируется, что организация съемок и методика сбора проб, в силу разнообразия условий и объектов учета, не может быть единообразной. В связи с этим методические рекомендации ВНИРО предусматривают различные способы организации съемок, применение разных способов учета гидробионтов в зависимости от плотности поселений, размеров учитываемых организмов, видимости под водой, характера грунта, рельефа и т.д. Для сбора эпибионтов рекомендовано применять рамки, мерные фалы, с помощью которых проводят учет в полосе вдоль фала, на учетных площадях, по площади круговых колец и т.п. Однако в действительности, поскольку биоресурсные съемки, как правило, до предела стандартизированы и единообразны, большая часть имеющегося арсенала методов остается невостребованной по соображениям облегчения учета и экономии времени. Ниже рассмотрены сложности, возникающие в связи с этим на разных уровнях планирования и выполнения съемок, как общего характера, присущие подводным гидробиологическим исследованиям, так и специфические, обусловленные особенностями работы в конкретных морских условиях либо спецификой учета отдельных объектов. В частности, собственной спецификой характеризуется проведение ресурсных учетных съемок донной растительности. Как правило, они проводятся на акваториях значительной протяженности (порядка 100-1000 км), жестко ограничены по времени (от 10-12 суток до 2-3 месяцев), и направлены на получение конкретных результатов, имеющих рыбохозяйственное значение (промысловая разведка, оценки запасов, промысловые прогнозы и т.п.). Это диктует основные требования, которым должна удовлетворять организация биоресурсной съемки – быстрота проведения, унификация методов, применение по возможности наиболее простых в использовании инструментов для выполнения количественных оценок и отбора проб, надежность получаемых данных.

Расположение разрезов. В практике планирования ресурсных съемок принято, что водозлазные разрезы в большинстве случаев выполняют на равном расстоянии друг от друга (Суховеева, 1969а; Дуленин, 2003; Кулепанов, Жильцова, 2004 и др.), как правило, от 300 м до 10 км, в зависимости от продолжительности съемки, протяженности обследуемой акватории и поставленных задач. Разрезы проходят однократно, рекогносцировочных работ не проводится. Однако «при планировании числа разрезов ..., они должны максимально охватывать разнообразие местообитаний в заданном районе и проводиться в наиболее типичных для него местах» (Лукин, Фадеев, 1982). Эта проблема решается путем выделения биономических типов побере-

жья, на основе подхода, разработанного для литорали (Кусакин, 1961) и успешно применяемого в сублиторали (Гусарова, 1975а; Дуленин, 2008). В соответствии с этим подходом, на мысах, в бухтах и заливах при проведении съемок предусматривается выполнение отдельных разрезов (Лукин, Фадеев, 1982). Тем не менее, на практике это требование обычно не выполняется. В результате, с одной стороны (при редком расположении разрезов), естественные биотические границы могут не обнаруживаться, что значительно снижает точность оценки промысловых запасов, с другой стороны, (при частом расположении разрезов) трудозатраты на обследование однородных участков оказываются избыточными, что непозволительно в условиях ограниченных по времени съемок.

На протяженных участках с заведомо однородным распределением учитываемых объектов регулярное расположение разрезов вполне оправдано. Однако в этом случае расстояние между разрезами можно обоснованно увеличивать до 10 км. Например, состав доминантов и распределение растительности в СЗОМ весьма однородны (Дуленин, 2020г). Из этого следует, что для сбора репрезентативных данных об обилии макрофитов достаточно относительно небольшого объема сборов: в рассматриваемом случае около 5 десятков разрезов вдоль береговой протяженностью до 1000 км.

В качестве положительного примера следует привести практику выполнения икорных водолазных съемок на естественных нерестилищах сельди в пределах пояса макрофитов у берегов СЗОМ, когда разрезы выполняли на основных нерестилищах сельди, а другие участки, где нет регулярного нереста (протяженностью в десятки и сотни километров) не обследовались (Пономарев, 2012; Дуленин, 2015). В результате грамотного планирования икорные съемки ежегодно удавалось выполнять на протяжении 1000 км прибрежной зоны в сжатые сроки (2-3 недели).

Эффективность работы при регулярном и типическом расположении разрезов легко сравнить на примере двух водолазных съемок, выполненных в СЗЯМ. Учет данных съемки 1999 г. в Татарском проливе (Дуленин, 2003), позволил более эффективно провести ее в 2010 г. (Дуленин, 2012). При сопоставимых сроках, выполнение разрезов по типическому принципу позволило обследовать побережье в 4 раза большей протяженности и выполнить в 2 раза больше станций, по сравнению с регулярным (рис. 2). В свою очередь, учет данных 2010 г. о распределении сахарины японской (Дуленин, 2016б, 2020а), позволил обойтись вовсе без проведения водолазных работ с 2015 по 2024 гг., за исключением 2021 г., когда такая съемка была проведена.



Рисунок 2 – Примеры разной результативности гидробиологических водолазных съемок в СЗЯМ в зависимости от планирования съемки и расположения разрезов

Из-за высокой степени дискретности распределения донной растительности, при обработке материалов съемок зачастую оказываются непригодны методы, широко применяемые в рыбохозяйственных исследованиях для сглаживания данных соседних станций, такие как сплайн-аппроксимация, кригинг, линейная интерполяция и т.п. (Поляков, 2008). Их применение оправдано для описания биотических континуумов, однако приводит к игнорированию объективно существующих биотических границ (Жирков, 2010, 2017). Иногда эти методы применяют для анализа данных водолазных съемок (Галышева, Яковлева, 2007; Галышева, Коженкова, 2009), однако в таких случаях получаемые карты распределения донной биоты не соответствуют действительности (рис. 3). В связи с этим, обычно границы отдельных участков при оконтуривании промысловых поселений проводят на середине расстояния между соседними разрезами (Изучение ..., 2005). Однако такой подход не всегда отражает реальный характер распределения биоты. Поселения, имеющие компактный характер, легко могут «проваливаться» между разрезами. С другой стороны, если границы обнаруженного поселения провести между соседними разрезами, то реальная площадь поселения может быть завышена в несколько раз.

Кроме того, границы промысловых поселений между разрезами можно устанавливать «вручную», в зависимости от типов побережий и характеристик биоты. Однако такой подход неизбежно связан с субъективизмом исследователя. Часто только от его интуиции зависит, где провести границу, что дает возможность произвольной интерпретации данных. Эту проблему могло бы решить оконтуривание обследуемых участков, однако из-за ограниченности времени водолазных съемок, его применяют редко (исключение – икорные съемки в Охотском море, во

время которых основные нерестилища сельди тщательно оконтуриваются). Использование оптимальных инструментов для оконтуривания – подводных привязных видеосистем, в частности, микро-ТНПА и БПЛА, обсуждается ниже.



Рисунок 3 – Пример некорректного планирования водолазной съемки и обработки данных. Слева – расположение станций, справа – распределение УБМ макробентоса в зал. Находка (из: Гальшева, Коженкова, 2009). Станции расположены только у берега, без учета биомических типов. Они не организованы в четкие разрезы, их расположение не соответствует реальной стратификации биоты в прибрежной зоне. Количество станций, даже с учетом выполнения трех повторностей, явно недостаточно для характеристики донной биоты. На одной карте показано распределение плотности макробентоса в целом, от крупных водорослей до мелких беспозвоночных. Высокая удельная плотность на станции 14 экстраполирована на всю центральную часть залива, где отбора проб не было, а топические условия заведомо отличаются от таковых у берега

Расположения станций. В практике биологических исследований применяют случайный, систематический и стратифицированный отбор проб (Василевич, 1969; Лукин, Фадеев, 1982). Случайный отбор для организации водолажных съемок нецелесообразен. Систематический отбор проб на регулярных сетках станций оправдан на относительно однородных участках с большой площадью, например на лугах морских трав, расположенных во внутренних частях бухт и заливов. Однако при проведении работ в обычных условиях прибрежной зоны, как правило, отличающихся высокой степенью дискретности топических условий и биоты, такой метод оказывается избыточно трудоемким. Кроме того, он не учитывает реальных особенностей распределения живых организмов. Поэтому при проведении водолажных съемок рекомендуется стратифицированный отбор, который соответствует объективному характеру распределения биоты в прибрежной зоне большинства районов. В последнем случае работу проводят в 2 этапа: сначала выделяют типичные участки, потом на типичных стратах, или выделах отбирают пробы. Для верной стратификации биоты наиболее пригоден водорослевый покров (Лукин, Фадеев,

1982). Кроме сбора наиболее репрезентативных данных, такой метод позволяет уменьшить трудозатраты, по сравнению с регулярным отбором, сократив количество проб на однородных участках дна. Однако в 60-80-е годы прошлого века, когда разрабатывались методы водолазных исследований, проведение рекогносцировочных работ на разрезе с целью предварительной стратификации биоты, было сопряжено с существенными затратами труда и времени. Водолазы буксировали по разрезу над поверхностью дна, он отмечал типичные участки при помощи буйков и т.п. (Аверинцев и др., 1982). Вследствие этого при проведении ресурсных съемок от выполнения рекогносцировочных работ отказались (Брыков и др., 2002). Стратификация и рекогносцировка не требуются, если заранее известно, что распределение биоты по глубине относительно однородно. Пробы в таких случаях целесообразно брать на наиболее доступных участках мелководий, сократив их число до необходимого минимума.

На деле, в практике ресурсных съемок редко учитывают реальный характер распределения биоты. С одной стороны, затраты времени на стратификацию в условиях ограниченной по времени съемки считаются излишними, с другой – отсутствие рекогносцировки часто компенсируют избыточно большим количеством станций съемки. Независимо от степени однородности биоты, станции располагаются через равные расстояния (например, через 100 м), или на одинаковых глубинах (как правило, на 2, 5, 10, 15 и 20 м). Поскольку результаты съемки оцениваются прежде всего по количеству выполненных станций, то такой подход весьма удобен для отчетности, однако он ведет к излишним трудозатратам и методически неоптимален.

Однако современные технические средства позволяют проводить рекогносцировку либо по ходу выполнения разреза, либо тратить на нее минимальное время. Современные портативные эхолоты показывают помимо глубины, рельеф и уклон дна, а также наличие поселений крупных водорослей, а микро-ТНПА позволяют осмотреть дно до спуска водолаза за время от нескольких секунд до нескольких минут. Спутниковые навигаторы и мобильные ГИС позволяют фиксировать маршруты, точки, определять расстояния, ориентироваться по данным предыдущих исследований и т.п.

Экономия времени благодаря рациональной организации съемки позволяет оперативно проводить оконтуривание промысловых поселений гидробионтов в окрестностях разрезов, на которых они были обнаружены средствами подводного видеонаблюдения. В частности, такие работы успешно проводили в СЗЯМ с 2008 по 2016 г. Плотность и площадь поселений определяли посредством видеонаблюдения, а водолазные сборы выполняли точно, на наиболее плотных скоплениях с целью сбора материалов для биоанализа. В 2008 г. в течение трех дней было обследовано около 80 км протяженности прибрежной зоны. Такая скорость работы немыслима для традиционной водолазной съемки по регулярной сетке разрезов с расстоянием 2 км друг от друга, не говоря уже о съемках с более частым расположением разрезов. В то же

время, съемки с более редким расположением разрезов непригодны для оконтуривания промысловых поселений. Таким образом, комбинированное использование видеонаблюдений и водолазных сборов позволяет решать задачи, технически невыполнимые средствами стандартной водолазной съемки.

В настоящее время, с распространением привязной подводной видеотехники и микроТНПА (Дуленин и др., 2022а), видеорекогносцировку следует считать обязательным этапом водолазных работ. Кроме того, эффективными инструментами рекогносцировки расположения ценотических поясов на мелководьях являются современные потребительские БПЛА малого и сверхмалого классов. Подробно ТНПА и БПЛА обсуждаются ниже.

Необходимое количество проб и их кратность. Для статистически надежного определения количественных показателей требуется относительно небольшой объем выборки – не менее 30–50 площадок в пределах одного выдела, при этом объединять и совместно обрабатывать данные с заведомо разных выделов нельзя (Розенберг, Миркин, 2008).

Однако при проведении больших съемок нередко собирают избыточное количество проб. Если съемки проводятся редко, нерегулярно, или во вновь обследуемых районах, это оправданно и неизбежно. Однако при регулярном проведении исследований в одних и тех же районах, количество проб следует сокращать до разумного минимума, обеспечивающего репрезентативные результаты. Например, в Охотском море в 2015 г. собрано 264 пробы *Saccharina latissima*. Случайный отбор из этой совокупности каждой пятой пробы и сравнение полученных выборок из 211 и 53 проб (рис. 4) показывает сходство их показателей ($2,6 \pm 0,10(0,4-8,9)$ кг/м² и $2,4 \pm 0,16(0,3-5,1)$ кг/м², соответственно) и отсутствие между ними статистически значимых различий (критерий Колмогорова-Смирнова, $p=0,54$). Учет такого рода данных при планировании съемок позволяет, заранее определив необходимое количество проб учитываемых объектов, значительно сократить общий объем работ.

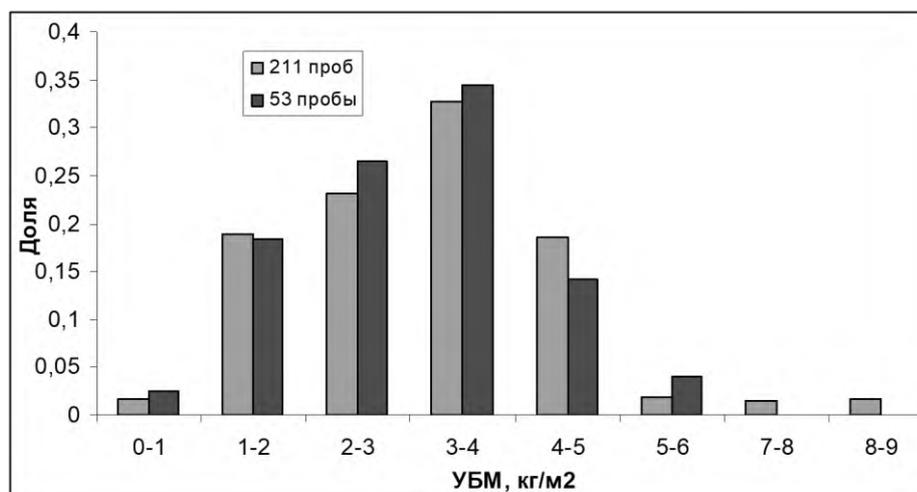


Рисунок 4 – Распределение обилия сахаринны Гурьяновой при разном количестве проб по данным икорной водолазной съемки в СЗОМ, 2015 г.

При небольшом количестве станций съемки необходимый объем выборок достигается отбором проб в трех повторностях на каждой станции. Кроме того, по три повторности в непосредственной близости друг от друга принято выполнять на выделах с высокой степенью неоднородности биоты (Фадеев, Лукин, 1982). Однако в реальной практике водолазных съемок примеры соблюдения этих правил нечасты (Галышева, Яковлева, 2007; Галышева, Коженкова, 2009).

Чаще всего, в целях экономии времени съемки, независимо от характера распределения биоты, отбор проб на станциях делают в одной повторности. Планирования необходимого и достаточного количества проб для описания топически и ценотически однородных участков не проводится. Адекватные результаты таких съемок получаются благодаря избыточному количеству станций и частому расположению разрезов, вследствие чего при последующем выделении однородных участков большой площади, на них приходится достаточное количество описаний. Однако несмотря на большие трудозатраты, при такой организации сборов трудно получить статистически надежные данные на участках неоднородной биоты, а также однородных участках малой площади. Впрочем, если стоит задача дать общую картину биоты и показать характер ее распределения, можно при наличии опыта обойтись и без репрезентативного материала. Однако такая работа основана на интуиции. Стандартная статистическая обработка подобного материала создаст лишь иллюзию строгости и объективности (по: Василевич, 1969).

В то же время нет необходимости брать пробы в нескольких повторностях, если достаточное количество станций равномерно распределено по площади топически однородных участков дна. В этом случае сбор материала под водой вполне аналогичен геоботаническому исследованию на суше, при проведении которого закладывается необходимое количество пробных площадок, распределенных по площади выдела (Василевич, 1969; Розенберг, Миркин, 2008). Например, следует признать избыточным отбор проб в трех повторностях во время бентосной съемки в лимане Амура в 2010 г. (Дуленина, Дуленин, 2011). Взяв данные 1-ой повторности каждой станции и сравнив их с результатами осреднения данных трех повторностей, легко выяснить, что статистически значимые различия между ними отсутствуют (рис. 5).

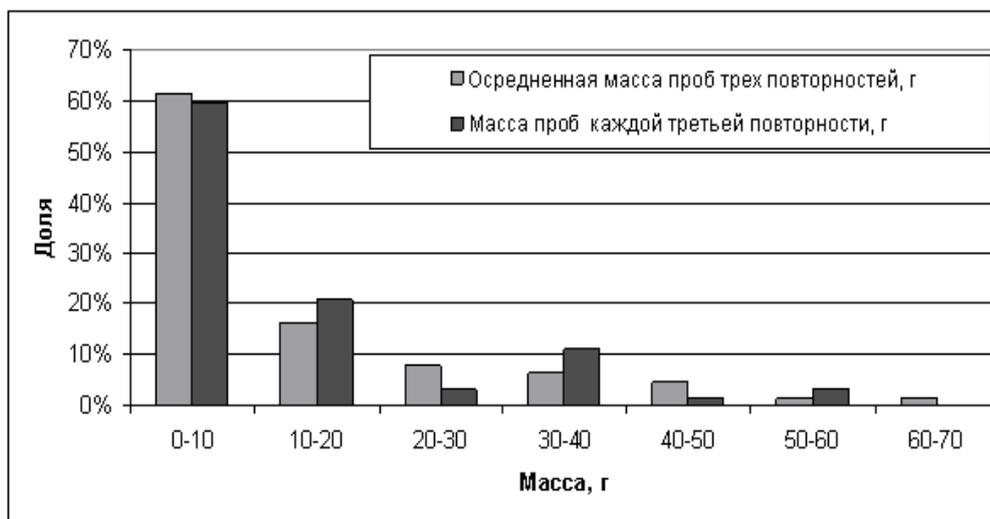


Рисунок 5 – Распределение биомассы бентосных проб по результатам водолазной съемки в лимане Амура в 2010 г. при выполнении одной и трех повторностей ($p > 0,1$, тест Колмогорова-Смирнова, $N=62$)

Таким образом, отбор материала в нескольких повторностях имеет смысл для выполнения отдельных описаний на участках с мозаичной структурой живого покрова, либо при необходимости быстро собрать репрезентативный объем данных на небольшой площади. В остальных случаях для получения статистически надежных описаний участки однородной биоты целесообразно объединять в выделы, в пределах которых брать несколько десятков проб.

По возможности, станции должны быть равномерно распределены по площади выделов, на их типичных участках, а количество станций должно быть пропорционально площади участков (Василевич, 1969). Для сбора репрезентативного количества проб (30-50), станции соседних разрезов, расположенные на однородных участках, следует объединять в один выдел. В таком случае полученные материалы будут пригодны для последующей обработки стандартными статистическими методами (Розенберг, Миркин, 2008). При выполнении одной повторности это достижимо только при проведении больших съемок с выполнением многих сотен станций. С другой стороны, если запланировано большое число станций на топически однородных площадях, нет необходимости делать несколько повторностей.

Если доказано, что биота статистически однородна на всех глубинах съемки, как например, растительность СЗОМ (Дуленин, 2020г), отбор проб можно проводить на наиболее доступных для работы мелководьях, где, Однако уже слабо сказывается прибой, т.е. глубинах 4–5 м. Отбор проб на глубинах менее 4 и более 5 м в таких случаях можно исключить, ограничившись фиксацией нижних границ обследуемых биотических поясов с помощью средств видеонаблюдения, без водолазных погружений, что приведет к значительному снижению трудозатрат. Необходимо избегать случайностей в расположении станций, добиваясь того, чтобы оно соответствовало реальному расположению ценологических поясов. Если обследуется определен-

ный ценотический пояс либо поселение, расположение станций должно быть ограничено их пределами.

При отборе проб в нескольких повторностях (при малом количестве станций съемки и работе на выделах с неоднородной биотой), удобно, когда необходимое количество орудий отбора проб (рамок, питомз¹⁰ и т.п.) связано веревкой в цепь на некотором расстоянии друг от друга (5-10 м). Вережку можно снабдить якорем. Водолаз, начиная погружение, берет с собой якорь или первое орудие, опускается на дно и, перемещаясь по веревке, последовательно отбирает пробы, после чего дает сигнал о подъеме. Процедура требует минимального времени. Наша практика показывает, что такой способ работы позволяет организовать сбор в нескольких повторностях даже во время ресурсных съемок.

Отбор проб. Помимо организации съемок, при проведении биоресурсных водолазных исследований, как правило, бывают крайне упрощены методы количественных оценок биоты. Пробы растительности берут с площади 0,25 м², иногда с площади 1 м². Однако одной из специфических трудностей водолазных съемок (в частности, в районах исследования) заключаются в том, что водолазу зачастую приходится работать в условиях ограниченной видимости, вплоть до полного ее отсутствия. Это обусловлено тем, что в северную часть Татарского пролива поступают большие объемы взвеси из р. Амур, а в Охотском море водолазные исследования проводятся во время икорных съемок на нерестилищах сельди, когда у дна находятся значительные количества неприкрепленной икры. Из-за волнения, течений, движений водолаза, осевшая взвесь легко оказывается в толще воды, крайне затрудняя визуальные наблюдения. Даже при неосложненных условиях водолазной съемки, водолазу для адекватной оценки характера биоты, выделения доминантов, типичных участков и т.п., нужно проплыть несколько десятков метров (Фадеев, Лукин, 1982). Однако в условиях плохой видимости (как и по причине ограниченного времени съемок), он лишен такой возможности.

Методика отбора количественных проб предусматривает сборы с рамок различной площади (Изучение ..., 2005). Такой метод хорошо работает при сборах небольших по размеру (не выше стороны рамки) растений на неосложненном рельефе. Однако при взятии проб на относительно плотных поселениях крупных бурых водорослей (с длиной слоевища от 1 до 5 м и более), рамка ложится поверх слоя водорослей таким образом, что продеть ее вниз к ризоидам и корректно взять пробу невозможно. Слоевища длиной до нескольких метров расположены беспорядочно, и водолазу остается только догадываться, какие из них прикреплены к грунту внутри учетной площадки, а какие – за ее пределами. В случае сборов на участках со сложным рельефом, рамку также физически невозможно закрепить на наклонной либо вертикальной поверх-

¹⁰ - Питомза – специальный сетной мешок для водолазных сборов.

ности. Кроме того, на малых глубинах (2-4 м) в прибойной зоне водолаза нередко раскачивает волнами так, что закрепиться на грунте для взятия пробы ему оказывается трудно или невозможно.

Понимая, что лучше взять пробу плохо, чем не взять ее вовсе, водолазы нашли простой способ решения «проблемы рамки». Они отбирают пробы на глазомерно выделяемых квадратах со стороной в локоть водолаза. «Квадратный локоть» приблизительно равен $0,25 \text{ м}^2$, т.е. площади стандартной рамки. Такой способ отбора практически соответствует сборам с использованием мерных реек (Фадеев, Лукин, 1982; Изучение ..., 2005). Действительно, сборы небольших растений с «квадратного локтя» в неосложненных условиях дают хорошие результаты. Так, в заливе Советская Гавань в 2016 г. было взято по 30 проб зостеры морской с рамки и с «квадратного локтя». Их показатели УБМ весьма схожи: $0,7 \pm 0,05 (0,3-1,6)$ и $0,7 \pm 0,04 (0,3-1,2) \text{ кг/м}^2$, соответственно и статистически значимо не различаются (тест Манна-Уитни, $p=0,51$). При этом очевидно, что сбор с «квадратного локтя» более удобен.

Однако в условиях волнения, течений, отсутствия видимости, даже отбор при помощи мерной рейки или с «квадратного локтя» весьма затруднен и фактически имеет случайный характер. Репрезентативные количественные пробы в таких условиях получить невозможно, поэтому отбор проб таким способом в сложных условиях неприемлем. На практике же собранные таким образом пробы взвешивают с точностью до граммов для определения УБМ. Однако очевидно, что метод пробных площадок применительно, по крайней мере, к крупным макрофитам, обеспечивает точность отбора обычно не более, чем до килограммов на квадратный метр. Это естественно, поскольку общий облик растительности дальневосточных морей определяют, прежде всего, крупные бурые водоросли (Phaeophyceae: Laminariales, Fucales) с индивидуальной массой взрослых слоевищ от сотен граммов до килограммов. Ясно, что при случайном их распределении и плотности поселений более одного слоевища на квадратном метре, указание их удельной биомассы с точностью до граммов не имеет смысла.

Действительно, сравнение случайно отобранных УБМ каждой пятой пробы сахарины Гурьяновой в Охотском море с точностью до граммов и с точностью до килограммов показывает, что их результаты практически одинаковы (табл. 3) и не имеют статистически значимых отличий (тест Манна-Уитни, $p=0,66$).

Таблица 3 – Сравнение результатов учета УБМ сахарины Гурьяновой в СЗОМ по результатам икорной водолазной съемки 2015 г. с различной точностью

Параметр	УБМ, до граммов/м ²	УБМ, до килограммов/м ²
Число проб	53	53
Минимум	300	0
Максимум	8900	9
Среднее	2420	2,5
Стандартная ошибка	160	0,17
Коэффициент вариации	48	51
Медиана	2350	2

В хороших условиях пробы кустистых красных водорослей и других небольших растений (например, *Ulva lactuca* Linneus, *Zostera marina* Linneus и т.п.) можно собирать с большей, чем до 1 кг/м² точностью, однако они определяют характер растительности лишь на отдельных участках. Во всяком случае, «общая погрешность учета не может быть меньше погрешности определения площади» пробы (Левин, Шендеров, 1975), что накладывает серьезные ограничения на точность количественных оценок, получаемых в результате последующей обработки данных водолазных съемок.

Помимо объективных трудностей, на качество материалов, собранных под водой, значительное влияние оказывает человеческий фактор, особенно, если сборы выполняет водолаз, не являющийся биологом и не имеющей личной заинтересованности в получении объективных данных. Восприятие водолаза субъективно, что отрицательно сказывается на качестве сборов. Нередки ситуации, когда количественный и качественный состав пробы, поднятой водолазом на поверхность, значительно, порой до неузнаваемости, отличается от его же словесного описания. Обучение водолазов, применение стандартных процедур опросов и бланков дает результаты, однако решает проблему далеко не полностью. Это хорошо видно на нескольких примерах.

Поскольку «квадратный локоть» много меньше площади выявления фитоценоза, то очевидно, нельзя рассчитывать, что внутрь него попадут доминанты и субдоминанты всех ярусов. Однако добросовестный водолаз, не будучи жестко ограничен пределами учетной площади, старается достать все виды, которые наблюдает, соблюдая на свой взгляд количественные соотношения. В результате, в сборе с «квадратного локтя» иногда оказывается до 4-5 крупных доминантов несмотря на то, что на площади в 0,25 м² они физически не могут поместиться. Ясно, что такие пробы весьма условно отражают действительность.

В случае присутствия в поясе растительности крупных отдельно стоящих растений (например, *Stephanocystis crassipes*) на практике бывает трудно избавиться от эффекта привлечения внимания крупными объектами, особенно в условиях плохой видимости. Водолаз, как правило, берет пробы так, что в них с наибольшей вероятностью попадают самые крупные рас-

тения, что нередко приводит к значительному завышению их УБМ. Например, площадь ПП крупного стефаноцистиса высотой около 3 м – порядка 1 м². Присутствие в пробе с 0,25 м² такого растения уже дает при последующем стандартном пересчете на 1 м² четырехкратное завышение его УБМ. При этом учет ПП вида не решает проблему изначального завышения удельных биомасс на конкретных точках отбора проб. Следует отметить также, что при работе среди растительности, расположенной в виде пятен, водолаз с наибольшей вероятностью будет стремиться взять пробу в центре пятна (и там же оценить ПП), а при работе на агрегациях животных – оценивать их обилие в центре агрегации.

Вообще, пробная площадка наиболее пригодна для учета при плотности учитываемого вида порядка 10 экз. на учетной площади (Максимович, Погребов, 1986). Однако это правило соблюдается редко. Часто указывается, что с площадок по 0,25 и 1 м² собирали растения с ПП около 10 %, т.е. с разреженных поселений (Кулепанов, Иванова, 2006; Галышева, Яковлева, 2007; Галышева, Коженкова, 2009 и др.). Однако применение метода пробных площадок, когда «попадание ... в пробу носит случайный характер» (Олифиренко, 2007), некорректно, а зачастую и вовсе лишено смысла. Поэтому учетная площадь должна быть достаточна для получения надежных данных об обилии.

Для количественной оценки распределения редко расположенных объектов предусмотрены методы учетных полос, площадей, круговых колец, технически осуществляющихся с использованием фалов разной длины. Они позволяют адекватно учитывать редко расположенные объекты на площади от 5 до 100 м² (Фадеев, Лукин, 1982; Изучение ..., 2005) и успешно применяются в практике некоторых водолазных исследований (Гаврилова, Жембровский, 2000; Брыков и др., 2002). Однако использование этих методов в реальных условиях съемки отнимает слишком много времени. В отдельных случаях при проведении специализированных исследований, для учета редко расположенных растений на ровных участках дна можно применять фал длиной до 50 м с грузами на концах, растягивая его по поверхности дна и учитывая организмы в метровой полосе вдоль фала (Брыков и др., 2002). При проведении съемок на сложном рельефе, в пределах пояса растительности, при условии учета многих объектов, длинные фалы весьма неудобны, и их не используют. Опытные водолазы берут сборы с больших, чем квадратный локоть площадей – квадрата длины вытянутой руки (~1 м²), двух рук или длины тела (~4 м²). На больших площадях плотность редко расположенных объектов определяют уже «на глаз», указывая плотности с точностью до порядков величин.

В конечном итоге следует признать, что в практике ресурсных съемок обилие эпибионтов зачастую оценивается не на основе строгих количественных методов, а на основе субъективного восприятия реальности водолазами, собирающими материал, и научными сотрудниками, которые этот материал обрабатывают. Имея известный опыт, они способны достаточно

верно представлять себе обилие учитываемых организмов и избегать заведомо неадекватных оценок. Далее точное взвешивание, подсчет собранных «на глаз» гидробионтов и последующая статистическая обработка материала создают иллюзию точности при определении запасов, разработке прогнозов и т.п. Однако необходимо помнить, что ошибки точности, типичности и внимания, допущенные при сборе материала, неустранимы при дальнейшей математической обработке (Плохинский, 1970).

Описанные проблемы хорошо известны всякому научному сотруднику, участвовавшему в проведении водолазных съемок с борта судна. Еще более они очевидны для специалистов, непосредственно выполняющих погружения во время съемок, и для водолазов. Тем не менее ясно, что ситуации, когда сбор данных под водой имеет возможность проводить непосредственно научный сотрудник, в реальных условиях масштабных ресурсных съемок редки. При их проведении не обойтись без профессиональных водолазов, не являющихся биологами, для которых сбор материала под водой носит не научный, а инженерно-технический характер. Необходимыми видятся и многочисленные упрощения классических методик. В связи с этим, описанные проблемы часто представляются непреодолимыми при проведении ресурсных водолазных съемок. Кроме того, используемые методики за десятки лет применения сами приобрели статус стандартных, поэтому на их трудности почти перестали обращать внимание. Однако применение методов водолазных исследований в урезанном виде неизбежно сказывается на качестве получаемых данных.

Показанные трудности диктуют необходимость совершенствования организации ресурсных водолазных съемок и оценки количественных показателей гидробионтов. Основные задачи, которые необходимо при этом решить – повышение точности и устранение ошибок при сборе данных, рационализация планирования съемок и снижение трудозатрат при их проведении.

Точность и единицы учета при проведении ресурсных съемок должны соответствовать индивидуальной массе организмов (до килограммов на квадратный метр для крупных водорослей, до десятков граммов для мелких). Это позволяет упростить процедуры учета и избавиться от ложной точности, получая тем самым более реалистичные данные об обилии учитываемых растений.

Учетные площади необходимо выбирать так, чтобы в них находилось порядка 10 экз. учитываемого вида. Учет редко расположенных растений и животных (с плотностью $\ll 10$ экз./рамка) необходимо вести при помощи мерных фалов. Более подходит использование фалов длиной до 10 м, которые при необходимости крепятся карабином к якорю. Если фал не закреплен, его во избежание запутывания обязательно следует наматывать на катушку. На фале делаются две отметки – на 128 и 178 см от карабина. Учет ведут двумя способами. При первом спо-

собе водолаз берет свободный конец фала на уровне отметки и делает круг вокруг якоря. В этом случае, в круге, ограниченном отметкой 128 см, водолаз осматривает площадь 5 м^2 , а 178 см – 10 м^2 , соответственно. Небольшой радиус осмотра позволяет собирать с выбранной площади учитываемые организмы, даже если это крупные тяжелые объекты (саргассумы, глубинная форма сахарины японской и т.п.). Кроме того, такой способ оптимален для учета морских животных (ежей, гребешков и прочих небольших организмов, которые редко создают концентрации, достаточные для адекватного учета при помощи рамок). При втором способе водолаз проходит по всей длине фала с мерной рейкой длиной 1 м, осматривая прилегающую полосу шириной в 1 м с одной стороны, и возвращается назад к якорю, осматривая такую же полосу с другой. Таким образом, учетная площадь составляет 20 м^2 . Продолжительность такого рода обследований составляет несколько минут, что приемлемо в условиях ограниченного времени. Кроме того, они легко выполнимы в условиях плохой видимости, когда глазомерные оценки плотности гидробионтов невозможны (по: Фадеев, Лукин, 1982). В условиях хорошей видимости и когда не требуется отбор организмов со дна, вместо водолазных оценок плотности вдоль фалов целесообразно использовать фото- и видеотрансекты (см. ниже)

На плотных поселениях гидробионтов оправдан метод пробных площадок. Для четкого выделения обследуемой площади в плотных зарослях и при плохой видимости, когда использование рамок и мерных реек затруднено или невозможно, целесообразно использовать металлический угол в 90° – «полурамку». Смонтировав стороны угла на шарнире, инструмент можно сделать складным. На одном конце полурамки закрепляют отрезок фала с карабином, который застегивается на другом свободном конце. Угол, в отличие от рамки, легко продеть под слоем талломов к ризоидам. Разместив угол на грунте, фал протягивают от одного конца полурамки к другому и пристегивают карабином. Такой инструмент при длине сторон в 1 м образует треугольную площадку в $0,5 \text{ м}^2$, а при длине сторон 0,7 м, что более удобно – $0,25 \text{ м}^2$. Кроме того, треугольная учетная площадка более удобна для использования на сложном рельефе: полурамку можно легко повесить на ризоидах на склоне или глыбе, освободив руки для отбора пробы. Североамериканские специалисты используют так называемый «трехсторонний квадрат» – «3 sided quadrate» – обычную рамку, лишенную одной стороны (Heine, 1999), однако такое приспособление громоздко.

Возможно применение еще более удобных инструментов. Гибкая линейка, изготовленная из пластика или гибкой стали с закрепленным на конце отрезком фала с карабином, непосредственно на грунте, под слоевищами водорослей легко изгибается в полукруг. Получившаяся дуга фиксируется от разгибания фалом, карабин которого защелкивается на противоположном конце линейки. Линейка длиной 250 см создает полукруг площадью 1 м^2 . Сделав отверстие на отметке 157 см, легко изогнуть часть линейки в полукруг площадью $0,5 \text{ м}^2$, а на отметке 125

см – в полукруг площадью 0,25 м². Оставшаяся часть линейки при этом остается прямой и может служить дополнительным измерительным инструментом. В распрямленном виде линейку удобно использовать при прохождении трансект, мерных фалов и т.п. Полукруговые рамки постоянной площади легко изготовить из пластиковых труб, их использование удобнее стандартных рамок.

Весьма удобным может быть использование стального троса диаметром около 1 см. Трос сгибается в круг, образующий учетную площадь. Концы троса соединяются посредством металлических петли и крюка, закрепленных на разных его концах. Однако поскольку трос достаточно гибок и при большой длине не будет держать форму круга, то его длину следует ограничить 177 см, тогда площадь круга, им образуемого, составит 0,25 м². Нужный инструмент подают водолазу перед спуском по итогам видеорекогносцировки с помощью ТНПА (см. ниже), исходя из характера растительности (табл. 4).

Таблица 4 – Применимость различных инструментов количественного учета донной растительности. Пояснения см. в тексте

Инструменты	Площадь учета, м ²	Объекты учета
Рамки	0,1	Плотная растительность III и IV ярусов
Рамки	0,25, 0,5	Плотная растительность II яруса
Жесткие и складные полурамки, жесткие и гибкие полукруги и круги	0,25, 0,5, 1	Плотная растительность I яруса
Мерные фалы	5, 10, 20	Разреженная растительность I-IV ярусов

Подобные инструменты позволяют собирать объекты внутри учетной площадки вслепую, снизив или исключив влияние субъективизма сборщика, неизбежного при использовании «квадратного локтя» и мерной рейки. Внутри учетной площадки даже вслепую легко прощупываются все ограниченные ею черешки крупных водорослей, что позволяет избегать случайного отбора талломов, расположенных за ее пределами, и обеспечивает относительную точность сборов даже при отсутствии видимости. Для удобства перемещений под водой и использования, все инструменты должны быть снабжены петлей для надевания на руку. При погружении водолаз продевает руку в петлю, таким образом инструмент оказывается свободно закрепленным, не стесняет движений и находится всегда под рукой.

Итак, «стандартного водолазного метода» не существует. Основные требования, которым должна удовлетворять организация ресурсной съемки – максимальная быстрота, унификация, применение наиболее простых орудий отбора проб. Соответственно, все применяющиеся методы должны соответствовать этим требованиям. Организация съемки включает в себя несколько уровней, характеризующихся различным масштабом и инструментами, что необходимо

учитывать для ее эффективного выполнения. Исследователь должен четко представлять цели, задачи, желаемые результаты проводимой работы. Планирование сбора материала следует строить на основании статистического анализа ранее полученных сведений о закономерностях распределения учитываемых организмов в районе съемки. Количество и расположение разрезов, станций и проб необходимо планировать заранее, исходя из принципа достаточности для получения репрезентативных данных, предусматривая возможность их корректировки на месте. Инструменты и методы отбора проб не могут быть единообразными. Они должны соответствовать размерам, плотности, характеру распределения учитываемых организмов и критериям применимости в конкретных условиях съемки. Применение регулярного отбора и единообразных способов учета приводит к возникновению ошибок точности и типичности при проведении подводных сборов. Водолазные съемки необходимо проводить в сочетании с использованием современных технических средств подводного видеонаблюдения, эхолокации и спутниковой навигации. Их применение позволяет значительно уменьшить объемы водолазных работ, а в некоторых случаях и обойтись без их использования. Рациональное планирование и грамотное проведение съемок можеткратно повысить их эффективность, уменьшить трудозатраты и стоимость их проведения.

Несмотря на технические, методические и организационные способы рационализации подводных исследований, водолазные работы являются особо тяжелым и вредным для здоровья видом деятельности и жестко регламентированы законодательством. Поэтому организация водолазной станции в соответствии с требованиями Межотраслевых правил безопасности труда при проведении водолазных работ (Межотраслевые..., 2007) недоступна для множества организаций, занимающихся гидробиологическими исследованиями. В связи с этим, целесообразно использование методов и инструментов, позволяющих получать данные из-под воды без участия водолазов, или, по крайней мере, снижающих необходимость водолазного труда.

Применимость визуальных наблюдений

Основным показателем количественного обилия макрофитов, определяемым визуально, является ПП. Для Приморья была разработана пятиступенчатая шкала соответствия ПП филлоспадикса его биомассе (Кардакова, 1957). Ее до сих пор применяют для оценки запасов филлоспадикса (Кулепанов, Жильцова, 2004). Визуальное определение ПП ранее было использовано автором для грубого подразделения подводной растительности на категории, например, 0-0,3 – разреженные поселения, 0,3-0,7 – условно-промысловые поселения, 0,7-1 – промысловые поселения (Дуленин, 2003). Разделение поселений сахарины японской на категории в зависимости от ПП используется и в Приморье (Кулепанов, Жильцова, 2010).

Оценки ПП водолазом. С широким распространением водолазных съемок, ПП стал определять водолаз непосредственно под водой. Ранее для этого использовали метод линейного пересечения Кенфилда (Денисов, 1972). Для этого на дне закладывали 7-10 трансект (при сложном рельефе – до 100) длиной 5-20 м, отмечая на тросе участки пересечения растительности. Таким образом, доля длины троса, пересекающая растительность, оказывалась равна доле ПП. Закладка трансект на одном участке занимала 30-40 минут. Этот метод крайне трудозатратен и поэтому подходит для ценологических исследований в стационарных условиях на стандартных полигонах, таких, например, как в Дальневосточном морском биосферном заповеднике (Дальневосточный..., 2004). Однако при выполнении точечных погружений в условиях, ограниченных по времени биоресурсных съемок, он неприменим. Кроме того, с появлением доступных средств подводного видеонаблюдения, следует констатировать, что указанный метод морально устарел и вряд ли когда-либо будет применяться на практике.

Оценки ПП водолазом целесообразны только при отсутствии средств подводного видеонаблюдения. В этом случае точечные оценки недопустимы; их необходимо делать по результатам осмотра площади порядка сотен квадратных метров, сопоставимой с площадью выявления фитоценоза (Быков, 1978). Для увеличения площади обзора водолазу следует осматривать растительность на максимальной высоте над растительным покровом, позволяющей опознавать доминанты и субдоминанты растительности.

Оценка запаса. Параллельные и независимые оценки ПП двумя наблюдателями используются для оценки промыслового запаса сахарины японской в СЗЯМ (Дуленин, 2020в). Как и следовало ожидать, исходя из сходства оценок ПП наблюдателями, по данным, впервые полученным в 2019 г., оценки запаса по данным двух наблюдателей оказались весьма близки. В абсолютном выражении они отличались лишь на 2 тыс. т, как для общего, так и для промыслового запаса. Несовпадение данных по разным параметрам составило от 6 до 11 %, что весьма немного (табл. 5). Оценки запаса по всему ряду обследованных участков статистически значимо не отличались (от $p=0,46$ по критерию Фишера до $p=0,8$ по критерию Колмогорова-Смирнова).

Таблица 5 – Сравнение показателей состояния запаса сахарины японской по данным двух наблюдателей на обследованном участке СЗЯМ в 2019 г.

Показатель	Наблюдатель А	Наблюдатель Б	% несовпаде- ния
Общий запас, тыс. т	34	36	6
Общая площадь, га	683	746	9
N участков	65	71	9
Промысловый запас, тыс. т	26	24	8
Площадь промысловых поселений, га	347	315	11
N промысловых участков	33	30	10

Таким образом, результаты визуальных оценок ПП пригодны для оценки промышленного запаса сахарины японской.

Оценка экономической эффективности метода. Разработанный метод оценки запаса успешно применялся в последующие годы. Обсуждаемые съемки методом НП выполнялись у побережий протяженностью до 250 км в течение 2 дней силами 2–3 человек с борта маломерного катера. Непосредственные затраты на проведение съемки были ограничены приобретением топлива (150–300 л бензина) и командировочными расходами. Работы в последние годы выполняли в режиме разовых однодневных выездов. Общие расходы на проведение таких съемок составляли до 20 тыс. руб. Сбор дополнительных данных может потребовать еще нескольких дней времени и сопоставимого увеличения расходов. Для сравнения, стандартная ВС, выполненная на участках наблюдений в 1999 г. потребовала, с учетом бункеровок, переходов и штормовых 1 месяца времени. Стоимость такой съемки в настоящее время составляет около 12 млн руб. Таким образом, съемки методом НП оказались на порядок быстрее и на 2-3 порядка дешевле стандартных водолазных и в настоящее время проводятся ежегодно.

Необходимо понимать, что съемка – творческий процесс, поэтому изложенная последовательность действий имеет рекомендательный характер. Специалисты, выполняющие НИР, должны учитывать особенности конкретных регионов и объектов исследования, при необходимости дополняя и модифицируя методику работ для достижения наилучших результатов.

Метод параллельных наблюдений обеспечивает проверяемость и опровергаемость данных при выполнении учетных съемок макрофитов визуальным способом. Выполнение оценок возможно после приобретения наблюдателями навыков, необходимых для определения учитываемых видов. Осмотры невыполнимы при высокой мутности и других обстоятельствах, ухудшающих видимость. Задача документирования получаемых данных решается с помощью инструментов подводной видеозаписи: привязных подводных видеокамер и подводных роботов (Дуленин, Кудревский, 2019; Дуленин и др., 2022а; Sameoto et al., 2008; Sheehan et al., 2014).

Использование ТНПА

В последние десятилетия ТНПА используются все более широко в разных областях науки и практики (Лопота, Николаев, 2016; Крылов и др., 2018; Sarocci et al., 2017). На перспективы использования робототехники для гидробиологических исследований указывали довольно давно (Адрианов, Тарасов, 2007). В некоторых публикациях были приведены методические подходы к использованию ТНПА в прибрежных исследованиях (Жариков, Лысенко, 2016; Дуленин, Кудревский, 2019; Kannappan et al., 2014; Tillin et al., 2018; Raoult et al., 2020 и т.д.),

Описаны методики использования подводной робототехники для технических работ (Инзарцев и др., 2018). Поскольку анализ изображений со дна является важным способом полу-

чения гидробиологических данных, выработан ряд рекомендаций для видеоучета бентоса (Жариков, Лысенко, 2016; Tillin, 2018; McLean et al., 2020). Конкретные приемы и способы съемок с ТНПА ранее были отработаны при кратковременных выездах в благоприятных погодных условиях, преимущественно в защищенных акваториях (Дуленин, Кудревский, 2019). Однако комплексных гидробиологических съемок прибрежной зоны протяженных районов (порядка сотен километров), посредством ТНПА по-видимому, до сих пор, не было. Полученный опыт показал, что съемки вдоль открытых протяженных морских побережий имеют ряд важных особенностей, которые необходимо учитывать для успешного проведения исследований.

Среди специалистов, планирующих работы при помощи ТНПА, но не имеющих практики работы с ними, распространено мнение, что для получения результатов достаточно приобрести аппарат, опираясь на его паспортные спецификации. Между тем, выбор подходящих аппаратов и их адекватная эксплуатация включают массу нюансов, учесть которые можно только при наличии необходимого опыта. Исследователь должен сознавать, что идеальных технических решений нет, любой прибор имеет свои недостатки и принципиальные ограничения. Поэтому задача исследователя – выбрать, с известными компромиссами, оптимальные для его задач технические и методические решения. Анализ практики использования ТНПА на Дальнем Востоке различными научно-исследовательскими организациями (неопубликованные данные М.В. Переладова, ВНИРО) показал, что неверный выбор аппарата и способов его эксплуатации может привести к срыву исследований или значительно снизить ценность получаемых результатов.

В связи с этим в настоящем разделе даны конкретные рекомендации по выбору и использованию адекватных технических средств, обеспечивающих подводную фото- и видеосъемку в условиях морских прибрежных гидробиологических съемок большой протяженности. Обобщены результаты использования ТНПА в гидробиологических исследованиях ХабаровскНИРО с целью облегчения работы исследователей, которые планируют, либо уже начали использование ТНПА в своих исследованиях. Общие методические подходы при проведении гидробиологической съемки при помощи ТНПА в целом совпадают с подходами, разработанными для водолазных съемок (Изучение ..., 2005; Дуленин, 2017б).

Типы съемочного оборудования. Прежде всего, необходим адекватный выбор фактора и конкретных моделей оборудования. Для малобюджетных прибрежных исследований немаловажным является вопрос соотношения цены и необходимых эксплуатационных качеств оборудования. Ключевые требования: оно должно быть относительно недорогим, легким, компактным, иметь возможность съемки в надир (перпендикулярно грунту, под углом -90°), снимать фото- и видео высокого качества, обеспечивать управление съемкой в реальном времени с поверхности. Далеко не все аппараты, представленные на рынке, сочетают эти качества.

Микро-ТНПА с автономным питанием. Группу технических решений, имеющую наибольшие перспективы использования в прибрежных исследованиях, представляют собой потребительские подводные дроны, как правило, производства КНР (<https://www.chasing.com>; <https://www.qysea.com>; и др.). Их ключевые преимущества заключаются в компактности и мобильности: набор оборудования базовой комплектации такого аппарата занимает одно багажное место. Его можно перевозить в самолетах малой авиации (при емкости батарей до 100 Вт/час) и использовать с маломерных плавсредств, что важно в экспедиционных условиях. Такие аппараты оснащаются внутренними (встроенными или сменными) батареями, что позволяет использовать их без внешних источников питания. Они работают через небольшие пульты управления с использованием мобильных устройств и приложений, поэтому для них не требуется организация специальных рабочих мест и оборудование закрытых помещений. Практика показала, что такими аппаратами вполне возможно пользоваться под дождем и брызгами, во всяком случае, если предприняты минимальные меры защиты от влаги. Кроме того, использование ручных пультов управления и мобильных приложений весьма удобно. Однако подводные модули таких аппаратов отличаются довольно слабой технической надежностью, а заявленные производителем характеристики могут не соответствовать действительности. Так, двигатели Chasing M2, несмотря на заявленное производителем наличие системы предотвращения заклинивания (anti-stuck system), легко заклиниваются. Кроме того, при передвижении при помощи двигателей, реальное время работы батарей при низких температурах воды (от -1 до 12 °С) сокращается до менее чем 1 часа при заявленной производителем автономности до 4 часов. Тем не менее, даже такого времени хватает, чтобы выполнить 2-3 десятка погружений продолжительностью в 1-2 минуты на каждой станции. В целом, если короткого времени пребывания на дне достаточно и учитывая, что в реальных условиях, как правило, выполняется не более 20 станций в течение одного выезда, такую производительность можно признать удовлетворительной. Продолжительность зарядки батареи Chasing M2 от сети составляла около 3 часов при заявленных производителем двух часах. Поэтому требуется заранее продумывать схему заряда батарей так, чтобы необходимое их количество всегда было наготове, поскольку при необходимости выполнения продолжительных видеотрансект с перемещением при помощи двигателей необходимо иметь при себе необходимое количество батарей для замены (как минимум, две дополнительных, желательно – повышенной емкости). Батареи Qysea V6 заряжаются в течение часа, однако они несъемные. Существуют системы обеспечения непрерывным питанием для микро-ТНПА (<https://glazamidrona.ru/aksessuary/ac-power-chasing-m2-pro-100>), однако в настоящее время они, по сравнению со стоимостью самих аппаратов, довольно дороги. Таким образом, применение микро-ТНПА не лишено сложностей. Тем не менее, такие устройства весьма удобны, а в условиях, когда требуется мобильность, а работа ведется с небольших лодок – безальтернативны.

Мини-ТНПА с внешним питанием. Такие аппараты отечественного производства (<https://gnomrov.ru>; <https://rovbuilder.com>) весьма надежны и устойчивы к внешним воздействиям. Однако они малокомпактны: полный комплект оборудования занимает 3–4 багажных места, что затрудняет их использование с небольших лодок, перевозки рейсовыми самолетами и т.п. Желательно, чтобы к системе можно было подключить ноутбук, с которого можно делать скриншоты экрана с выведенными на него данными телеметрии. Блоки управления отечественных аппаратов довольно велики по размерам и обычно не защищены от влаги. Поэтому их использование требует наличия специально оборудованного рабочего места в сухой рубке. Несоблюдение этих требований приведет к тому, что при эксплуатации на открытых маломерных судах в реальных морских условиях (влага, туман, дождь, брызги морской воды), блок управления аппаратом выйдет из строя в самые короткие сроки. По этой причине, например, выполнение съемки, проведенной в 2021 г. со штатного открытого водолазного бота, с такими аппаратами было бы невозможно. Кроме того, для их эксплуатации необходим источник переменного тока на 220 В. В связи с этим, маломерное судно, с которого эксплуатируется аппарат, должно быть оснащено инвертором напряжения для питания от штатного аккумулятора, либо портативным генератором. Таким образом, отечественные мини-ТНПА представляются оптимальным решением для использования в катерах с рубкой и штатными источниками переменного тока, при относительно постоянном режиме эксплуатации подводного аппарата. В иных условиях оптимально использование микро-ТНПА.

Особенности эксплуатации. Основной проблемой определения и удержания местоположения ТНПА является непроницаемость воды для сигналов спутников, из-за чего обычные системы спутникового позиционирования для них непригодны. Существуют системы подводного позиционирования (<https://glazamidrona.ru/gladius/chasing-pro/cerulean-usbl>, <https://www.rovbuilder.com/gidroakusticheskaya-navigatsiya>). Стоимость таких систем в настоящее время – 0,3-1,6 млн руб., а стоимость нужных модификаций ТНПА – не менее 1 млн руб., что, учитывая их ограниченные возможности, весьма дорого.

Имеются подводные сонары, обеспечивающие удержание нужного расстояния до дна (<https://glazamidrona.ru/gladius/chasing-pro/distance-lock-sonar>). Однако общая стоимость необходимых модификаций ТНПА, оснащенных этими системами и необходимым дополнительным оборудованием, будет превышать 1 млн руб. Несмотря на то, что стоимость таких систем по мере их разработки и внедрения падает, вряд ли они станут доступными по цене в ближайшие годы.

В связи с этими особенностями, мы выполняли позиционирование аппарата и координатную привязку получаемых фото- и видеоматериалов с поверхности, с известной погрешностью, используя мобильные ГИС и специализированное ПО. В связи с высокой стоимостью и

недостатками систем подводного позиционирования, определение координат ТНПА с поверхности при работе на мелководных прибрежных акваториях представляется наиболее простым решением, во всяком случае, в ближайшем будущем. Из-за сноса течениями, определение координат с поверхности имеет погрешность от единиц до первых десятков метров. Однако позиционирование для ТНПА (при движении параллельно лодке у ее борта) много точнее, чем для активно перемещающегося водолаза, всплывающего в десятках, а то и в сотнях метров от точки погружения. Кроме того, местоположение водолаза определяют при погружении и иногда при всплытии, тогда как перемещения ТНПА при удержании его под днищем МС полностью записываются в виде трека и сопровождаются геореферированными фото- и видеоматериалами. Такое повышение точности позиционирования существенно, когда нужны подробные данные о распределении биоты.

Отдельную проблему представляет собой удержание аппарата на месте. Из-за отсутствия сигналов спутникового позиционирования, бюджетные ТНПА не могут автоматически удерживать заданное положение. Такого рода функционал, по сообщению официального представителя производителей китайских подводных дронов Chasing в России, в настоящее время находится в стадии разработки. Работа в условиях, когда волнение, прибой и течения слабы или отсутствуют, позволяет аппарату относительно легко сохранять свое положение над заданной точкой дна: это необходимо для съемки хорошего качества. У открытых же морских побережий съемки почти всегда осложнены течениями, волнением и прибоем. Аппарат постоянно сносит движением воды, что отрицательно влияет на качество съемки. Лучше удерживают свое положение над грунтом ТНПА основного и рабочего классов, использование которых в прибрежных исследованиях не оправдано или невозможно, прежде всего, из-за высокой цены. Кроме того, они слишком тяжелы (от 30 до 2000 кг) для использования с небольших лодок и катеров. Ранее (Дуленин, Кудревский, 2019) было рекомендовано для фиксирования положения аппарата сажать его на дно. Однако в этом случае невозможно добиться съемки в надир, которая крайне желательна для корректного количественного учета донных гидробионтов. Поэтому мы решили проблему стабилизации микро-ТНПА использованием груза на оттяжках фиксированной длины. Вместо оттяжек вполне можно использовать тонкие металлические штанги. Как только груз опускается на дно, он начинает играть роль якоря, удерживая аппарат в заданной точке и позволяя добиться хорошего качества съемки. Если планируется работа на валунных грунтах или в зарослях донной растительности, то чтобы избежать застревания, груз должен быть обтекаемым и компактным, желательно округлой формы. Однако на незадевших грунтах в качестве грузов можно использовать размеченные через определенные расстояния (1-5-10 см) металлические трубы или уголки длиной до 0,5 м, рамки площадью до 0,25 м² и т.п. орудия, позволяющие получать данные о размерах донных гидробионтов, выполнять их количественный учет и

т.д. Впрочем, если аппарат оснащен лазерными указателями, от использования механических измерительных приспособлений лучше отказаться, поскольку они делают аппарат более громоздким и легко вызывают взмучивание при посадке на мягкие грунты. Такую схему можно реализовать и для мини-ТНПА. В этом случае аппарат со внешним питанием можно продолжать перемещать при помощи движителей, используя их в штатном режиме. Однако поскольку наши аппараты имели автономное питание, для экономии заряда батареи их движители обычно не использовали. По неопубликованным сведениям М.В. Переладова (ВНИРО), такой режим работы использовался и при эксплуатации тяжелых ТНПА. Фактически в таких случаях аппарат использовался в режиме привязной камеры. Для нас это вполне решало проблему быстрого расхода заряда батареи, поскольку при заблокированных движителях даже одной батареи стандартной емкости на Chasing M2 в штатном режиме съемки (т.е. с погружениями на несколько минут, 100% освещением и съемкой 4К-видеороликов продолжительностью 1-3 минуты) хватало на целый день работы (два выезда в день, по 15-20 погружений за каждый выезд). В связи с этим возникает резонный вопрос: не лучше ли в таких случаях использовать более компактные привязные видеокамеры? Однако детальное изучение предложений на рынке показывает, что цена камер профессионального класса сопоставима с ценой микро-ТНПА, а их блоки управления в стандартном исполнении так же не защищены от влаги и громоздки, как и у мини-ТНПА (<https://gnomrov.ru/products/panoramic-dcam>; <https://www.rovbuilder.com/vodolaznye-televizionnye-komplekсы>). Многочисленные же любительские решения имеют столь посредственное качество, что рассматривать их в качестве научно-исследовательских приборов не имеет смысла: они могут подходить только для промысловой разведки. Наша практика показала, что наиболее удобно использовать ТНПА, в зависимости от задач и условий в режиме автономного передвижения, либо привязной видеокамеры. При необходимости оснастить аппарат грузами при помощи заранее подготовленных креплений (карабинов, хомутов и т.п.) можно почти мгновенно. При работе на сильном течении вес грузов может быть увеличен до 3-4 кг. Поскольку постоянные подъемы и спуски оборудования на станциях представляют для оператора существенную физическую нагрузку, желательно, чтобы рабочее плавсредство было оборудовано портативной электрической или механической лебедкой. Практика показала, что даже тонкий кабель микро-ТНПА весьма прочен на разрыв и без каких-либо проблем выдерживает динамические нагрузки при постоянных спусках-подъемах с грузом, на волнении, при сильных течениях и т.п.

При работе с микро-ТНПА отдельные требования должны предъявляться к мобильным устройствам, используемым в работе. Их на борту должно быть не менее двух – одно основное, другое резервное. Желательно использовать планшет с диагональю экрана 8-10 дюймов, хотя вполне пригодны и обычные смартфоны. Разрешение экрана мобильных устройств должно быть не менее FullHD (1920*1080) – в этом случае даже качество скриншотов вполне достаточ-

но для последующего комфортного рассмотрения деталей как на мониторах компьютеров, так и на телевизорах с диагональю вплоть до 150 см. Если атрибутивные данные (глубина, температура, дата и время и т.п.) записываются непосредственно на фото, нужды в скриншотах нет, но если такая запись отсутствует, то скриншоты весьма полезны, поскольку представляют собой «портрет» станции с присутствующими непосредственно на изображении атрибутивными данными. Для работы на солнечном свете экраны должны быть высокой яркости. Для защиты от солнца желательно использовать специальные защитные пластиковые козырьки. Мобильные устройства должны иметь высокую емкость батарей (не менее 5000 мАч). Желательно применять устройства во влагозащищенном исполнении, однако если влагозащита отсутствует, нужно использовать герметичные чехлы. В противном случае при эксплуатации в условиях дождя и брызг, устройства быстро выйдут из строя.

Свои особенности имеет и запись фото и видео. Если вода относительно прозрачна, осветители следует включать на 100 % даже на мелководьях: это значительно улучшает резкость и детализацию изображений (рис. 3.4.1). При существенном количестве взвеси осветители портят изображение, и использовать их следует только по необходимости. Отчасти проблему съемки в умеренно мутной воде решает черно-белая видеозапись. Эти обстоятельства часто не учитываются операторами, которые довольствуются естественным освещением, что ведет к ухудшению качества результатов. В особенности, это касается водолазов, освоивших управление ТНПА, но привыкших работать при естественном освещении. Управление освещением, как и управление движением, требует навыков и вырабатывается по мере накопления опыта.



Рисунок 3 – Снимки на одной станции, сделанные при естественном (слева) и искусственном (справа) освещении

Для полного документирования результатов при достижении нужной точки дна желательно включать видеозапись и выключать ее только перед подъемом на поверхность. Параллельно следует делать фото или снимки экрана. Поскольку добиться изображений высокого ка-

чества может быть трудно, следует делать серии снимков (3-20) в каждой точке интереса, а в движении – делать регулярные снимки через короткие промежутки времени, используя серийную, интервальную или ручную съемку. Впоследствии это даст возможность выбрать лучшие снимки, отбраковав неудавшиеся. Фото и видео желательно снимать в максимальном качестве.

Для управления ТНПА наиболее удобно использование двух операторов, работающих с кабелем и пультом управления, что обеспечивает максимальную скорость работы. В условиях ограниченной по времени съемки больших участков побережья, когда возможности исследований, помимо всего, сокращают и неблагоприятные погодные условия, управление ТНПА двумя операторами обязательно. Перед съемкой необходимо отработать слаженную работу операторов: четкое выполнение команд оператором кабеля, быстрые и аккуратные действия оператора пульта (ориентирование на местности, включение и выключение подсветки и видеозаписи, выполнение снимков, параллельная фиксация всех атрибутивных данных съемки). Если же объем съемки невелик, она проводится при благоприятных погодных условиях и не имеет жестких временных лимитов, с управлением ТНПА справится один человек. Оператор кабеля должен научиться действовать так, чтобы на волнении, течениях и при маневрах, кабель аппарата всегда уходил под воду в передней половине судна, по направлению к носу или вбок, с подветренной стороны. Течение должно сносить аппарат от судна, а не под него. В противном случае возможно наматывание кабеля на винт, его порыв и потеря аппарата. Более того, обездвиживание винта судна намотанным кабелем на прибойном мелководье с глыбовыми грунтами может иметь катастрофические последствия.

Несмотря на то, что заявленная глубина погружения большинства микро-ТНПА, составляет 100 м, наш опыт показал, что у открытых морских побережий их реальная рабочая глубина гораздо меньше. За счет сноса течением, аппарат, как правило, уходит под воду под углом 30-45° к поверхности, его кабель при этом существенно прогибается. Поэтому при наличии стандартных 100 м кабеля рабочая глубина микро-ТНПА вряд ли может превышать 50 м, особенно при необходимости маневров на дне. На таких глубинах аппарат сильно сносится придонными течениями независимо от того, перемещается ли он при помощи движителей или используется в режиме привязной камеры. Уже на 30 м глубины работа с микро-ТНПА становится довольно сложной. В целом, микро-ТНПА можно эффективно использовать на мелководьях (ориентировочно, в пределах фиталя), а мини-ТНПА несколько глубже. Исследования больших глубин требуют применения более тяжелых и мощных моделей. Глубины более 50 м наиболее удобно обследовать не с лодок и ботов, а с более крупных судов (катеров и т.п.). Для этого оптимальными с точки зрения соотношения цены и эксплуатационных характеристик представляются ТНПА основного класса российского производства (<https://gnomrov.ru/products/super-gnom>; <https://www.rovbuilder.com/rb-600>).

Типы съемки. Отдельно следует остановиться на специфике исследования разных групп объектов, выделив несколько типов съемки.

Точечные погружения. В ранее выполненной работе (Дуленин, Кудревский, 2019) предлагалось избегать точечных погружений из-за гетерогенности сложения донных сообществ прибрежной зоны. Однако в некоторых случаях они могут быть полезны. Если необходимо установить только наличие либо отсутствие неких плотно расположенных объектов (например, наличие обсыхания на макрофитах для определения площади нерестилищ сельди), может быть достаточно очень коротких (продолжительностью до 1 минуты) точечных погружений. Во время погружения делают несколько скриншотов или фото. После этого аппарат поднимают, а бот переходит на следующую станцию. Такой режим обеспечивает наибольшую скорость работы. При относительно быстром перемещении между станциями не следует оставлять аппарат под водой, поскольку качество изображения в этом случае портится до полной неразличимости деталей. Кроме того, повышается риск повреждения кабеля винтом, закоривания аппарата на дне и прочих нештатных ситуаций.

Короткие трансекты. Если необходимо получить качественные и количественные данные о распределении относительно часто расположенных растений и животных (заросли крупных бурых водорослей, поселения морских ежей, плотные поселения гребешка и т.п.), оптимально выполнение коротких трансект длиной 20-50 м (иногда до 100 м) и продолжительностью 2-5 (до 10) минут. При выполнении трансекты записывают видео, параллельно делая снимки. Если волнение и течения не мешают съемке, а аппарат движется медленно и стабильно, хорошие фото можно получить в движении. Однако если таких условий добиться не удастся, либо нужно получить высокодетальные фото отдельных объектов, аппарат периодически опускают грузом на дно до фиксации на грунте (от 3-5 до нескольких десятков посадок, в зависимости от задач и необходимого объема данных). Фото или скриншоты делают в зафиксированном положении. Такие трансекты могут быть прямыми, расположенными параллельно берегу, либо представляющими собой серию галсов. Каждая трансекта должна быть расположена в пределах одного ценотического либо ландшафтного пояса. Желательно их выполнять в дрейфе, но, если это невозможно, маломерное судно должно двигаться самым малым ходом назад, при необходимости делая остановки или маневры.

Длинные трансекты. Если необходимо учитывать относительно редко расположенные объекты (например, отдельные куртины или слоевища в разреженных поселениях), попадание в кадр которых при точечной съемке или на коротких трансектах будет редким, единичным или случайным, необходимо добиться того, чтобы обследуемые площади были достаточны для регулярного количественного учета таких объектов. В этом случае длину трансект следует увеличить до 300-1000 м, а время выполнения каждой трансекты – до 10-30 минут (при необходимости).

сти, до 1 часа). Длина трансект должна быть подобрана таким образом, чтобы на каждой можно было снять от нескольких до нескольких десятков объектов. Выполнение трансект в целом будет аналогично описанному выше. Если объекты съемки требуют выполнения длинных трансект, она должна быть спланирована так, чтобы на их выполнение было отведено достаточно времени. При записи продолжительных видеороликов разрешение видео для экономии места на карте памяти следует снизить с 4К до FullHD, а если объекты относительно крупные и хорошо видимые – даже до HD. Кроме того, необходимо снизить до минимальных значений и частоту кадров (до 15-24 кадров в секунду). Следует стремиться к тому, чтобы длинные трансекты были стандартной протяженности, и чтобы они были расположены параллельно берегу. При попадании в поле зрения учитываемых объектов желательно делать фото или скриншоты, однако при сильном течении или плохой видимости добиться качественных фото непросто. В таких случаях снимки будут служить только для фиксации наличия гидробионтов. Учет редко расположенных, отдельно встречающихся объектов можно вести непосредственно на трансекте, не оставляя его на этап камеральной обработки данных. Для корректной оценки отснятой площади крайне желательно, чтобы аппарат всегда находился на одинаковом расстоянии до дна. Если имеется сонар с функцией автоматического удержания расстояния до дна, это не представляет проблемы. Если сонар отсутствует, задача облегчается тем, что посредством выполнения длинных трансект чаще всего осматривают относительно однородные биотопы с пологим дном, где перепады рельефа не выражены. Когда аппарат перемещается при помощи движителей, можно пользоваться функцией удержания глубины (depth lock), двигаясь вдоль изобаты. Если же аппарат используется в режиме привязной камеры, необходимо регулярно выполнять касания грузом дна и удерживать глубину вручную.

При работе с маломерных судов, бóльшая автономность ТНПА по сравнению с водолазом, позволяет вместо серии станций, выполнять короткие разрезы (до 500-1000 м) в виде сплошных, ориентированных перпендикулярно берегу трансект. Такой подход позволяет осмотреть все ценоотические пояса, картировав их границы и наиболее типичные участки, и получив намного более полную, по сравнению с водолазным способом, картину распределения биоты. Если разрез более длинный, целесообразно продолжать его выполнение в виде серии более коротких (100-200 м) трансект.

Когда возникает необходимость обследовать отдельные ценоотические пояса, следует выполнить на разрезе серию параллельных берегу трансект на участках расположения типичных участков биотических поясов. Для сбора общих гидробиологических сведений параллельные трансекты могут быть относительно короткими (50-100 м). При необходимости установить границы промысловых скоплений, длина параллельных трансект может быть много больше. При необходимости оконтурить отдельные скопления гидробионтов, целесообразно выполнить

серию галсов с поворотами на границах скопления. Относительно небольшие поселения с четко выраженными границами (с периметром до 1-2 км) можно оконтуривать, проводя ТНПА вдоль границы скопления.

Подводный аппарат способен работать при таких погодных условиях (туман, волнение), когда водолазные работы небезопасны. Однако современные ТНПА почти непригодны для отбора бентосных проб, поэтому остаются актуальными водолазные сборы.

Сопряжение работы ТНПА и водолазных съемок. В случае применения подводного робота, целесообразность использования водолазов и частота их погружений зависит от задач съемки:

1. При ресурсных исследованиях без отбора проб (либо если пробы отбирают канзой, драгой и т.п.) водолазный труд нецелесообразен, отказ от него упростит съемку.
2. При отборе проб только на типичных участках или на промысловых скоплениях, количество водолазных погружений можно сократить до разумного минимума.
3. При проведении подробной экосистемной съемки водолазы должны отбирать пробы на каждой станции.

В последнем случае водолаз должен отбирать пробы рядом с ТНПА, в поле обзора камеры, чтобы снимки и сборы были сделаны в точках, ландшафтно и ценотически идентичных. На коротких трансектах методически грамотным будет выполнение сборов в нескольких повторностях – как минимум, в начале, середине и в конце трансекты. Несоблюдение этих правил ведет к ошибкам типичности и несоответствиям фото- и видеоматериалов описаниям и пробам. Необходимые точки отбора проб водолазу может указывать оператор ТНПА с поверхности, направив аппарат в нужную точку и подав условный сигнал (например, помигав фонарями, свет которых хорошо виден в воде). Если работа затруднительна из-за сноса аппарата, следует вставить на якорь. Поскольку предполагается, что оператором ТНПА является специалист-биолог, он делает основные описания, а водолаз – дополнительные. Показания водолаза отбраковывают, когда они противоречат данным оператора. При необходимости оператор и водолаз могут делать параллельные описания по единой схеме. Если водолаз не способен выполнить хорошее описание, его используют только для отбора проб.

Оценка эффективности ТНПА. Группой из пяти экспертов было выполнено сравнение эффективности ТНПА с привязной видеокамерой и водолазом (Дуленин, Кудревский, 2019), результаты которого приведены в таблице 6. Среднее количество баллов по результатам экспертного оценивания разных способов получения данных под водой весьма близко: ТНПА – 86, водолаз – 82, привязная видеокамера – 81. Критерии и возможности сравнения вызвали дискус-

сию среди экспертов. При относительном паритете, наивысший средний балл, полученный ТНПА, во всяком случае, свидетельствует о том, что, по мнению экспертов, этот инструмент может выступать в качестве полноценного орудия прибрежных гидробиологических исследований.

Таблица 6 – Оценки эффективности различных способов получения данных под водой

Показатель	Привязная видеокамера	ТНПА	Водолаз
Безопасность	очень высокая	высокая	средняя
Квалификация	низкая	средняя	высокая
Погодозащищенность	высокая	средняя	низкая
Габариты	малые	средние	большие
Скорость подготовки к работе	высокая	средняя	низкая
Удобство работы	малое	среднее	высокое
Скорость работы	средняя	высокая	низкая
Маневренность	отсутствует	высокая	очень высокая
Глубина погружения	средняя	высокая	низкая
Время под водой	не ограничено	не ограничено	довольно малое
Возможности описания ландшафта	плохие	хорошие	отличные
Возможности определения видов под водой	плохие	посредственные	отличные
Возможности отбора проб	отсутствуют	плохие	отличные
Возможности фото/видео	посредственные	хорошие	отличные
Трансляция видео	посредственная	отличная	отсутствует
Запись видео	отсутствует	отличная	отличная
Энергонезависимость	высокая	высокая	посредственная
Возможность работы с лодки	отличная	посредственная	хорошая
Доступность для исследователя	высокая	средняя	малая
Общая стоимость	низкая	средняя	высокая
Сложность регламентирования	отсутствует	отсутствует	критическая

Возможности описания растительности. Фото- и видео с ТНПА в большинстве случаев позволяют однозначно опознавать и локализовывать донные эпибентосные сообщества на основе концепции АЗ (Волвенко, 2018, 2019). Описания имеют количественный характер и сопровождаются, как минимум, данными о ПП, а часто и о плотности макрофитов и других гидробионтов. Благодаря фото- и видеofиксации гидрботанические описания принципиально доступны для проверки сторонними экспертами, что делает их проверяемыми и опровергаемыми. Доминант главного яруса сообщества макрофитов (Дуленин, 2021) почти всегда легко опознается непосредственно в ходе съемки. Во время сжатых по времени обследований проще всего ограничиваться такими опознаниями (рис. 4) – они позволяют выделять адаптивные зоны и

относить конкретные участки растительного покрова к ранее описанным растительным ассоциациям.

На осмотр площади выявления фитоценоза (Быков, 1978), т.е. порядка сотен квадратных метров (Дуленин, 2020а) уходит не более 5 минут. Если же это монодоминантные сообщества с простым сложением (подводные луга морских трав, плотные поселения сахарин и т.п., то на их опознание требуется меньше одной минуты. Более сложную задачу представляет собой первичное выделение или подробное описание донных сообществ, которое требует определения видового состава и сбора количественных данных. В этом случае требуется внимательный последовательный осмотр всех ярусов, начиная с верхнего. После опознания главного доминанта, выявляют и описывают субдоминанты и далее сопутствующие виды, часто замаскированные наиболее крупными и обильными растениями. Растения яруса крупных бурых водорослей и морских трав обычно определяются без затруднений, несложно оценить также их ПП.

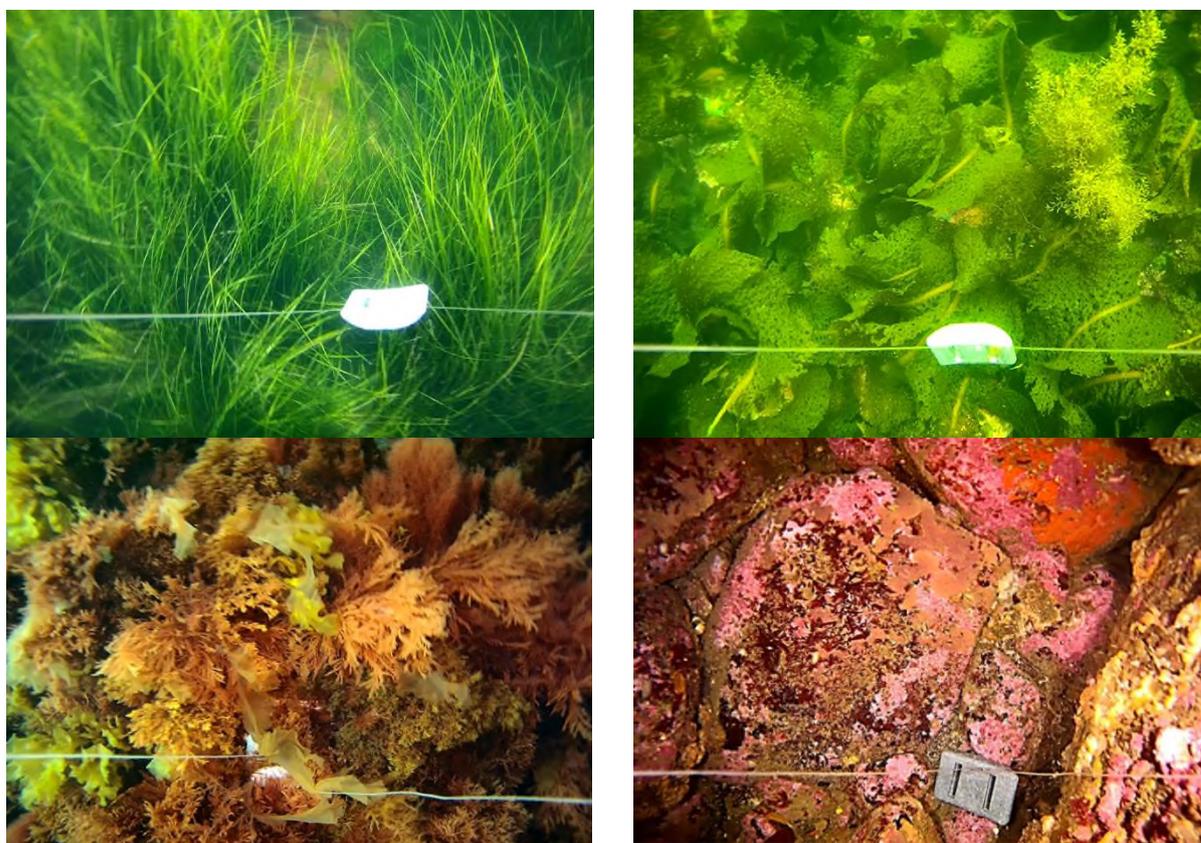


Рисунок 4 – Фото некоторых сублиторальных растительных ассоциаций в СЗЯМ, снятые микро-ТНПА: слева сверху – *Phyllospadetum iwatensae*, справа сверху – *Agaretum clathratae*, слева внизу *Odonthalietum corymbiferae*, справа внизу – фитоценоз КИВ.

Описания см. в главе 6.1

После этого аппарат погружают под полог растительности и повторяют аналогичные процедуры для нижележащих ярусов. Здесь визуальная идентификация ряда видов, особенно сопутствующих, затруднена или невозможна. Оценки ПП также более грубы. Такая работа требует от 10 до 30 минут на станции, в зависимости от сложности структуры фитоценоза и усло-

вий съемки. Описания с ТНПА в таких случаях желательно дополнять водолажными сборами, которые позволяют получить сборы для оценок УБМ и точного определения качественного состава сообществ. Однако для большинства практических задач точное определение состава сопутствующих видов не требуется, поскольку доля их обилия обычно не превышает 10 %. Описание нижних ярусов растительности лучше делать в камеральных условиях, просматривая материал на мониторах с большими размерами и хорошим разрешением экрана. В целом, видеосъемки с ТНПА, сделанные альгологами, позволяют получить более детальные гидрботанические описания, чем стандартные водолажные сборы. Существенные затруднения может создавать выделение доминантов в экотонах и на участках с мозаичной гетерогенной растительностью. При описании растительных ассоциаций такие участки целесообразно исключить из рассмотрения.

Инструментальное определение ПП. На участках, где пустые площади дна перемежаются пятнами зарослей макрофитов, оценки ОПП (или ПП) растительности можно получить, модифицировав классический метод пересечений Кенфилда (Денисов, 1972). Для этого целесообразно использовать подводную видеозапись при выполнении трансект и галсов в пределах заданного выдела, выполненных с приблизительно равной скоростью. В этом случае отношение времени видеозаписи с растительностью (или учитываемым видом) в кадре к общей продолжительности ролика, будет характеризовать долю ОПП (или ПП конкретного вида) на отснятом участке. Применение модифицированного таким образом метода пересечений позволяет при необходимости определять ОПП инструментальным методом, независимым от субъективизма исследователя, непосредственно в ходе рекогносцировочных работ.

Несмотря на развитие методов, позволяющих оценить ОПП по изображениям (Minicheva et al., 2020; Nababan et al., 2021), они остаются трудоемкими и нетривиальными. Поэтому использование предложенного инструментального способа оценки ОПП в ряде случаев может оказаться единственно возможным.

Отбор проб. Наибольшую проблему представляет отбор гидробионтов при помощи ТНПА. Они снабжаются двух- или трехпальными манипуляторами. Однако нужно понимать, что в настоящее время возможности манипуляторов весьма ограничены и не идут в сравнение с возможностями отбора руками и инструментами при водолажных работах. Водолаз способен с весьма высокой скоростью собирать гидробионтов любых габаритов и в любых количествах, выкапывать из грунта эндобентосные организмы, использовать водолазные дночерпатели, срезать слоевища макрофитов, отделять от субстрата прикрепленных животных, сортировать и укладывать сборы прямо под водой и т.п. Водолаз собирает образцы, практически не отвлекаясь на работу рук. Манипулятор лишен таких возможностей и предназначен только для того,

чтобы захватить один объект. Отбор для биоанализа несколько десятков слоевищ крупных бурых водорослей – задача, в настоящее время, по-видимому, невыполнимая при помощи ТНПА.

Перспективные направления исследований. ТНПА хорошо подходят для задач ландшафтного картирования морского дна (Арзамасцев, Преображенский, 1991), где необходимо получение визуальных данных из-под воды. Микро- и мини-ТНПА весьма удобны для промышленной разведки, оценки запасов и оконтуривания поселений промысловых макрофитов (сахарин, анфельции, морских трав) и эпибентосных беспозвоночных.

Изучение физиономического облика биоценозов имеет исключительную ценность для анализа их состава и структуры (Миркин и др., 2001). Проведение масштабных съемок тем более необходимо, что систематические сведения о внешнем облике сообществ макробентоса есть только до глубин 12-20 м, на которых проводятся регулярные водолазные съемки. Что касается больших глубин, до сих пор имеются довольно отрывочные сведения о физиономии их сообществ. Систематическое использование ТНПА позволяет восполнить этот пробел.

Итак, в настоящее время микро- и мини-ТНПА представляются оптимальными инструментами визуального исследования макроэпибентоса в прибрежной зоне. По сумме своих эксплуатационных характеристик это «золотая середина» между водолазным способом и использованием привязных подводных видеокамер. Основные преимущества использования ТНПА – получение исследователем целостной общей картины донных ландшафтов и распределения эпибентосных организмов, полная обратная связь и документирование, скорость, большая глубина погружения, относительно низкая стоимость, отсутствие регламентации. Основным недостатком ТНПА – затрудненность систематического отбора проб. Наилучшие результаты могут быть достигнуты при использовании ТНПА в сочетании с инструментами и методами, обеспечивающими регулярный отбор проб бентоса с доставкой их на поверхность. Использование ТНПА требует формирования специальных навыков, приобретаемых по мере накопления опыта. В целом, методические требования к использованию ТНПА для проведения гидробиологических исследований те же, что и при проведении водолазных съемок. ТНПА пригодны для подводного ландшафтного картирования, промышленной разведки, качественного и количественного учета гидробионтов. Описав преимущества и недостатки разных способов получения данных о макрофитах под водой, далее целесообразно выбрать оптимальные методы оценки промысловых ресурсов.

Выбор оптимального способа оценки запаса сахарины японской в СЗЯМ

Сахарина японская (морская капуста) – основной эксплуатируемый вид морских донных макрофитов на Дальнем Востоке России (Ресурсы..., 2020) и единственный добываемый вид промысловых морских растений в Хабаровском крае (Дуленин, 2012). В настоящее время

оценки ее запаса в СЗЯМ выполняются на основе НП независимыми наблюдателями (Дуленин, 2020a), см. выше. Кроме того, в 2021 г. для оценки ресурсов макрофитов протяженного морского побережья (450 км), в СЗЯМ был впервые использован микро-ТНПА параллельно с водолазной съемкой (Дуленин и др., 2022б).

В последние десятилетия активно развиваются методы дистанционного зондирования для оценки распределения и обилия макрофитов с применением разнообразных программных средств, в том числе с помощью методов компьютерного зрения и искусственного интеллекта (Jakubauskas et al., 2000; Urbanski et al., 2009; Liang et al., 2017; Minicheva et al., 2020; Nababan et al., 2021). Однако получаемые результаты сильно зависят от условий съемки, похожие виды неразличимы автоматизированными средствами, вследствие чего остаются необходимыми водолазные исследования и визуальные наблюдения (Uhl et al., 2016).

Полезно сопоставить результаты, полученные с помощью наблюдений с поверхности, водолазных съемок и ТНПА на одном участке и в течение одного сезона. По сахарине японской автору такие работы не известны. В связи с этим, настоящий раздел посвящен результатам сравнения оценок обилия сахарины японской на одном и том же участке, полученных разными способами с тем, чтобы выбрать из них оптимальные для практического применения. Поскольку в районе, по которому было выполнено сравнение различных методов оценки запаса, сосредоточен промысел сахарины японской, эти оценки, как и выбор оптимальных из них, имеют прямое практическое значение.

Оценки ПП. Результаты наблюдений различными способами могут хорошо совпадать на одних участках района сравнения и весьма сильно различаться на других (рис. 5). Хорошо согласованные наблюдения получены на протяженных поясах однородной растительности. Плохо согласованные наблюдения типичны для участков комплексного сложения растительности, где перемежаются пятна небольшой площади с доминированием разных видов, либо для экотонных зон. Доля хорошо совпадающих результатов составила 36 % (4 участка), умеренно совпадающих 46 % (5 участков), плохо совпадающих 18 % (2 участка). Общая доля хорошо либо умеренно согласованных наблюдений составила 82 % при общей предельной ошибке показанных долей в 15 %. Этот результат можно было бы считать удовлетворительным, тем более что визуальные оценки часто отличаются значительными ошибками (Шмаков, Шулипенко, 1981; Кулепанов, Жильцова, 2004), а для промысловой разведки сахарины японской не требуется большая точность. Тем не менее, поскольку случаи рассогласованных наблюдений встречаются довольно часто, а максимальные разности в оценках доли ПП достигают внушительных 0,7-0,8, полученную картину следует проанализировать более подробно (табл. 7).

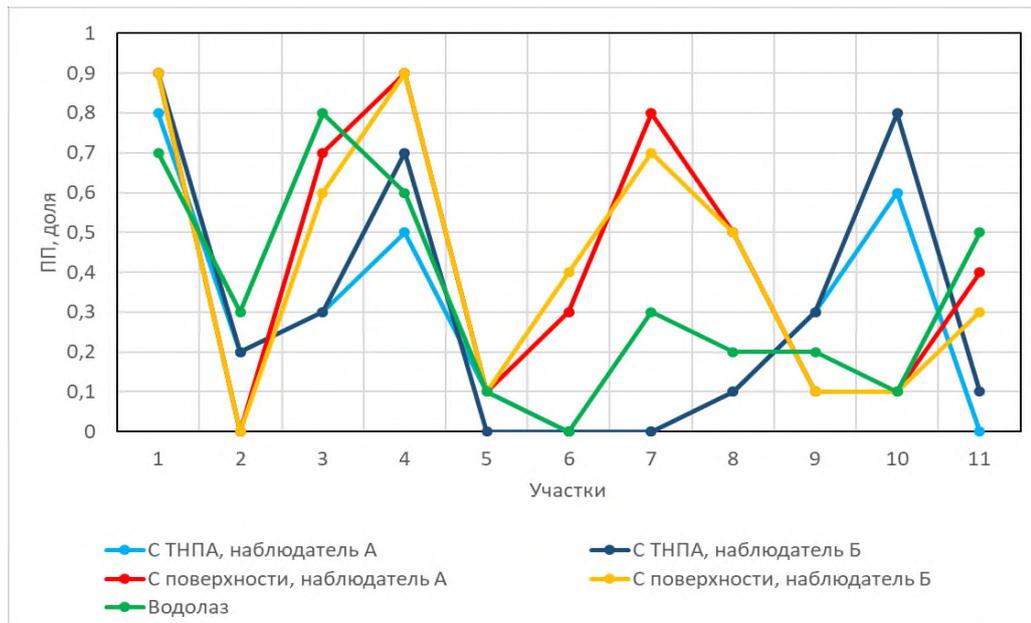


Рисунок 5 – Оценки ПП сахарины японской, полученные разными способами

Наилучшим образом и с высоким уровнем статистической значимости ($\tau=0,96$, $p<0,0001$) оказались согласованы показания независимых наблюдений, выполненные с поверхности (табл. 7), что соответствует и результатам ранее выполненной работы (Дуленин, 2020а). Действительно, оценки наблюдателей либо совпадают, либо отличаются на 0,1. Средняя разность оценок по модулю составила $0,04\pm 0,01$. Столь высокая согласованность независимых оценок, выполненных с поверхности, легко объяснима. Во-первых, наблюдатели осматривают сотни квадратных метров дна и на их оценки мало влияют элементы гетерогенности донной растительности небольшой площади (изменения ПП от куртины к куртине, включения других видов растительности, помимо учитываемого и т.п.). Во-вторых, они имеют многолетний опыт выполнения таких работ (начиная с 2015 г.), и не допускают заведомых ошибок в оценках (неверное определение вида сахарины, ее генерации и т.п.). Тем не менее, несмотря на высокую скорость работы, простоту и дешевизну, этот метод имеет существенный недостаток: результаты наблюдений почти невозможно задокументировать. Из-за преломления света поверхностью воды, крайне трудно получить фотографии, пригодные к дальнейшему анализу. Вполне очевидно, что для документирования наблюдений необходимо делать фото водорослевого пояса из-под воды (рис. 6), для чего оптимальны микро-ТНПА.

Таблица 7 – Коэффициенты конкордации τ (верхняя часть таблицы) и вероятности ошибочного отклонения нулевой гипотезы p (нижняя часть таблицы) по результатам сравнения визуальных оценок ПП сахарины японской, полученных разными способами. Полужирным выделены наиболее высокие коэффициенты и статистически значимые результаты

Способ оценки	ТНПА, А	ТНПА, Б	BC	НП, А	НП, Б
ТНПА, А	*	0,9	0,25	0,08	0,08
ТНПА, Б	0,0001	*	0,37	0,16	0,12
BC	0,27	0,11	*	0,46	0,42
НП, А	0,74	0,51	0,05	*	0,96
НП, Б	0,74	0,61	0,07	<0,0001	

Примечание. А – наблюдатель 1, Б – наблюдатель 2

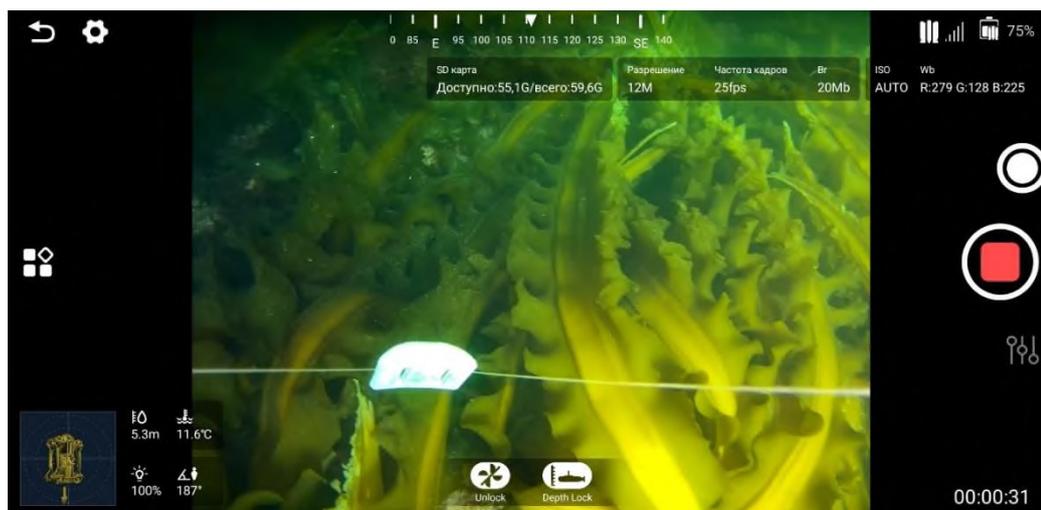


Рисунок 6 – Снимок экрана приложения Chasing GO1 с изображением А3, полученного с микро-ТНПА

Действительно, результаты сравнения оценок ПП, сделанных по снимкам экрана ТНПА, тоже хорошо согласованы при высоком уровне статистической значимости ($\tau=0,9$, $p=0,0001$). Максимальные различия осредненных оценок двух наблюдателей по каждому участку достигли уже 0,2. Их средняя разность по модулю составила $0,05 \pm 0,02$, что столь же несущественно для практики, как и различия при наблюдениях с поверхности. Несколько меньшая согласованность объясняется тем, что в нашем исследовании с ТНПА осматривали на 1-2 порядка меньшую площадь (от $1,4 \text{ м}^2$ при расположении ТНПА на расстоянии 0,5 м от пояса растительности до первых десятков квадратных метров при расположении аппарата на большей высоте). Соответственно, в кадре чаще оказываются гетерогенные элементы растительности, на которых оценки ПП могут существенно отличаться. Однако эту проблему легко решить, выполняя более протяженные трансекты (порядка 50 м) и располагая аппарат над растительностью на максимальной высоте хорошей видимости (от 1 до 5 м, в зависимости от условий съемки). В ряде случаев на мелководьях или в прозрачной воде не требуется даже погружение аппарата: достаточно просто расположить его камерой вниз под поверхностью воды непосредственно у борта маломерного судна. Кроме того, значительным преимуществом микро-ТНПА, по сравнению с

наблюдениями с поверхности, является то, что подводный робот мало чувствителен к условиям съемки. Он способен давать качественные результаты в условиях ряби, волнения, сильных бликов и т.п., когда наблюдения с поверхности затруднены или невозможны. Далее, хотя в районе исследования промысловые запасы сахарины японской сосредоточены на мелководьях (Дуленин, 2019, 2020б), в других районах Дальнего Востока России поселения промысловых макрофитов могут располагаться на глубине до 20 м и более (Паймеева, Гусарова, 1993; Ресурсы..., 2020). В этих случаях, когда наблюдения с поверхности невозможны, микро-ТНПА становится оптимальным, а при отсутствии водолазов – единственным инструментом оценки промысловых запасов.

Однако главное достоинство применения микро-ТНПА заключается в абсолютном документировании результатов исследований посредством записи фото и видео максимально возможного качества и с координатными привязками с последующей систематизацией данных в ГИС. Условные недостатки работы с микро-ТНПА: существенная стоимость (300-700 тыс. руб. или более), несколько большее время выполнения трансект и более сложная обработка данных, с лихвой компенсируются перечисленными преимуществами.

Умеренные степени согласованности между собой наблюдений с поверхности и с микро-ТНПА ($\tau=0,50-0,74$), объясняются несовпадением трансект при съемке обоими методами. Впрочем, и различия между ними статистически незначимы ($p=0,08-0,16$) (табл. 7). При выполнении таких исследований необходимо осознавать, что добиться совпадения трансект можно только при проведении исследований в идеальных условиях: в защищенных бухтах и при хорошей погоде. В условиях же реальной ресурсной съемки вдоль открытого побережья невозможно выполнить весь комплекс наблюдений одновременно. Действительно, в июле 2021 г. из-за постоянных дождей, туманов и волнения не удалось выполнить наблюдения с поверхности. В связи с этим проведение визуальных наблюдений было перенесено на сентябрь, отличающийся более благоприятными погодными условиями. При каждом повторном выполнении работ из-за отличающихся направлений волнения, течения и ветра, катер движется другими галсами, поэтому в таких условиях нельзя добиться сколь-нибудь точного совпадения трансект (даже до первых десятков метров). В связи с этим достаточным условием воспроизводимости наблюдений мы сочли выполнение в обсуждаемом районе такого же количества трансект на тех же участках, как и при проведенной в июле водолазной съемке.

Хуже всего оказались согласованы с другими результаты водолазных наблюдений (табл. 7). Интересно, что они плохо согласованы с выполненными параллельно и одновременно наблюдениями с микро-ТНПА ($\tau=0,25$ и $0,37$, $p=0,27$ и $0,11$), но существенно лучше – с результатами проведенных позже наблюдений с поверхности ($\tau=0,42$ и $0,46$, $p=0,51$ и $0,74$). Такую особенность, вероятно, следует объяснять тем, что площадь обзора водолаза больше соотносит-

ся с охватом наблюдений с поверхности, будучи значительно больше площади, охваченной нашими снимками микро-ТНПА. Добиться полного совпадения точек обзора водолаза и микро-ТНПА можно в идеальных условиях эксперимента, если водолаз будет держать подводного робота руками на уровне своих глаз. Однако это невозможно при проведении реальной ресурсной съемки, когда водолаз вынужден маневрировать в условиях волнения и течений. Кроме того, в этом нет необходимости, поскольку само условие повторяемости результатов неизбежно подразумевает выполнение работы «в следующий раз». Учитывая плохую согласованность с прочими данными и тот факт, что съемки протяженных побережий обычно выполняют водолазы, не являющиеся биологами, результаты водолазных оценок ПП следует признать наименее ценными. Документировать результаты водолазной съемки можно посредством записи видео на экшн-камеру, закрепленную на голове водолаза. Однако такая схема не обеспечивает обратной связи в реальном времени и возможности непосредственного управления съемкой с поверхности. Значительная часть каждого видеоролика с экшн-камеры неинформативна, поскольку содержит записи маневров водолаза, окружающей водной толщи и т.п. Извлечение из видеозаписи содержательной части требует дополнительной обработки ролика. Поэтому использование водолазных съемок для ежегодных водорослевых съемок или промысловой разведки на современном этапе развития инструментов гидробиологических исследований перестает быть целесообразным.

Обобщая полученный опыт, следует констатировать, что оптимальным способом выполнения ресурсных водорослевых съемок нужно считать учет при помощи микро-ТНПА, который обеспечивает возможность полного документирования и геореферирования результатов. Если документирования не требуется, то для работ на мелководьях вполне подходят независимые наблюдения с поверхности. При проведении параллельной съемки с микро-ТНПА, водолазные оценки ПП нецелесообразны.

Использование БПЛА в исследованиях донной морской растительности

В последние годы в различных хозяйственных отраслях (охрана природы, сельское хозяйство, строительство, энергетика, геодезия, нефтегазовая отрасль, ландшафтно-экологические исследования и т.п.) все более широко используются БПЛА (Коротаяев, Новопашин, 2015; Бузмаков и др., 2016; Мещанинова, Николюкина, 2018; Mulero-Pázmány et al., 2014; Koski et al., 2015; Christie et al., 2016; Hensell et al., 2018; Joice et al., 2018; Ventura et al., 2018; Nababan et al., 2021 и т.д.). Кроме того, БПЛА применяют для решения частных задач в рыбохозяйственной науке (Запорожец, Запорожец, 2017; Бизиков и др., 2019; Запорожец и др., 2020; Maselko, Connor, 2016). В целом, как следует из этих и других публикаций, использование беспилотников в экологических и рыбохозяйственных исследованиях находится на стадии внедрения, то-

гда как в инженерно-производственной сфере они уже закрепились как эффективный и широко применяемый инструмент.

Одной из областей, в которых использование малых БПЛА представляет значительные перспективы, являются морские прибрежные биологические исследования, в частности, изучение донной растительности. Они могут иметь различные направления: ресурсные, прикладные, экологические и т.п. Прибрежные биологические экспедиции часто бывают комплексными, направленными на учет целого ряда объектов: морских макрофитов, рыб, млекопитающих и т.п. В то же время, прибрежные исследования обычно являются малобюджетными: выполняются с маломерных судов, с использованием относительно простых и дешевых технических средств небольшим числом специалистов. Эти особенности диктуют необходимость разработки методов и подбора инструментов, обеспечивающих необходимую комплексность прибрежных исследований и повышающих их эффективность при одновременном снижении стоимости и трудозатрат. Очевидно, БПЛА постепенно становятся одним из таких инструментов (Merrill et al., 2013; Goebel et al., 2015; Moreland et al., 2015; Joyce et al., 2018; Xu et al., 2018).

Однако комплексный подход к использованию БПЛА в морских прибрежных рыбохозяйственных исследованиях до сих пор не был разработан. Широкому внедрению БПЛА в этой области препятствует, помимо объективных причин, и ряд предубеждений, широко распространенных в среде специалистов в области рыбохозяйственной науки. Бытуют мнения о том, что области применения малых беспилотников слишком узки, чтобы получить значимые результаты, а их автономность чрезмерно мала. Высказываются соображения о том, что программное обеспечение для полетов и обработки полученных материалов слишком сложно, выработка необходимых полетных навыков требует долгого обучения, и поэтому такие инструменты вряд ли доступны биологам для широкого освоения. Озвучиваются опасения по поводу высокой вероятности крушения беспилотника при потере связи, сильном ветре и в разнообразных нештатных ситуациях. Кроме того, еще несколько лет назад стоимость БПЛА была слишком высока, чтобы рассчитывать на их широкое внедрение. Поэтому в настоящее время назрел вопрос популяризации использования малых БПЛА среди морских биологов различных специальностей. В связи с этим, задачи настоящего раздела – обобщить полученный опыт и обрисовать наиболее очевидные перспективы использования малых БПЛА в прибрежных исследованиях. Поэтому здесь было необходимо:

- 1) Показать основные направления использования БПЛА для альгологических (и шире – рыбохозяйственных) исследований в прибрежной зоне.
- 2) Оценить технические возможности и ограничения использования малых БПЛА при их проведении.

3) Оценить возможности освоения БПЛА и технологий работы с ними рядовыми научными и инженерно-техническими сотрудниками.

4) Показать экономическую эффективность использования беспилотных технологий.

Для отработки возможностей использования БПЛА с берега, нами были проведены экспериментальные аэровизуальные облеты одной из открытых бухт на побережье СЗЯМ. Квадрокоптер DJI Mavic 2 Zoom в режиме заранее спланированной автономной миссии поднимали на высоту 150 м и совершали облет внутренней части бухты (рис. 7). При ветре 8–12 м/с общая протяженность миссии (с возвращением домой) составила 8,5 км, продолжительность полета – 17 мин. За это время заряд аккумулятора был использован на 60 %. Разрешение снимков составило 5 см/пикс. В настоящее время на рынке бюджетных потребительских беспилотников представлены аппараты с разрешением матрицы от 12 до 20 мегапикселей. Поэтому, если съемка с высоты 150 м у нас давала разрешение 5 см в пикселе, то при использовании БПЛА с разрешением матрицы в 20 мегапикселей оно составит 3,8–4,1 см в пикселе, в зависимости от модели. Такое разрешение позволяет учитывать крупные бурые водоросли даже с большой высоты.



Рисунок 7 – Ортофотоплан внутренней части открытой бухты протяженностью 4,3 км, СЗЯМ, сентябрь 2020 г.

Небеспокойны опасения о том, что препятствовать наблюдениям или даже сбить БПЛА из стрелкового оружия могут браконьеры. Однако полученный опыт показал, что БПЛА таких габаритов, как DJI серии Mavic уже на высоте 150 м незаметны и не слышны для присутствующих на берегу людей. Ясно, что порог заметности у разных моделей будет отличаться: например, более крупные аппараты серии DJI Phantom необходимо поднимать на высоту порядка 250 м (это, впрочем, не приведет к ухудшению качества съемки, благодаря достаточному разрешению матрицы), в то время как аппараты серии DJI Mini, по нашему опыту, перестают обнаруживаться уже на высоте 70–100 м. Прицельный огонь по беспилотникам в таких условиях невозможен.

Картирование донной растительности. Наиболее доступно картирование донной растительности локальных прибрежных участков, например, небольших мелководных бухт. Задача по их картированию существенно облегчается, если запуск БПЛА возможен непосредственно с берега. Для отработки практических навыков картирования донной растительности нами был

выбрана одна из защищенных бухт в СЗЯМ (рис. 8). Обследования были выполнены в режиме автономных миссий на высоте 500 м. Протяженность маршрута съемки составила 3 км, время съемки – 8-10 минут, выполнение миссий требовало 35 % заряда аккумулятора при ветре 10-12 м/с.

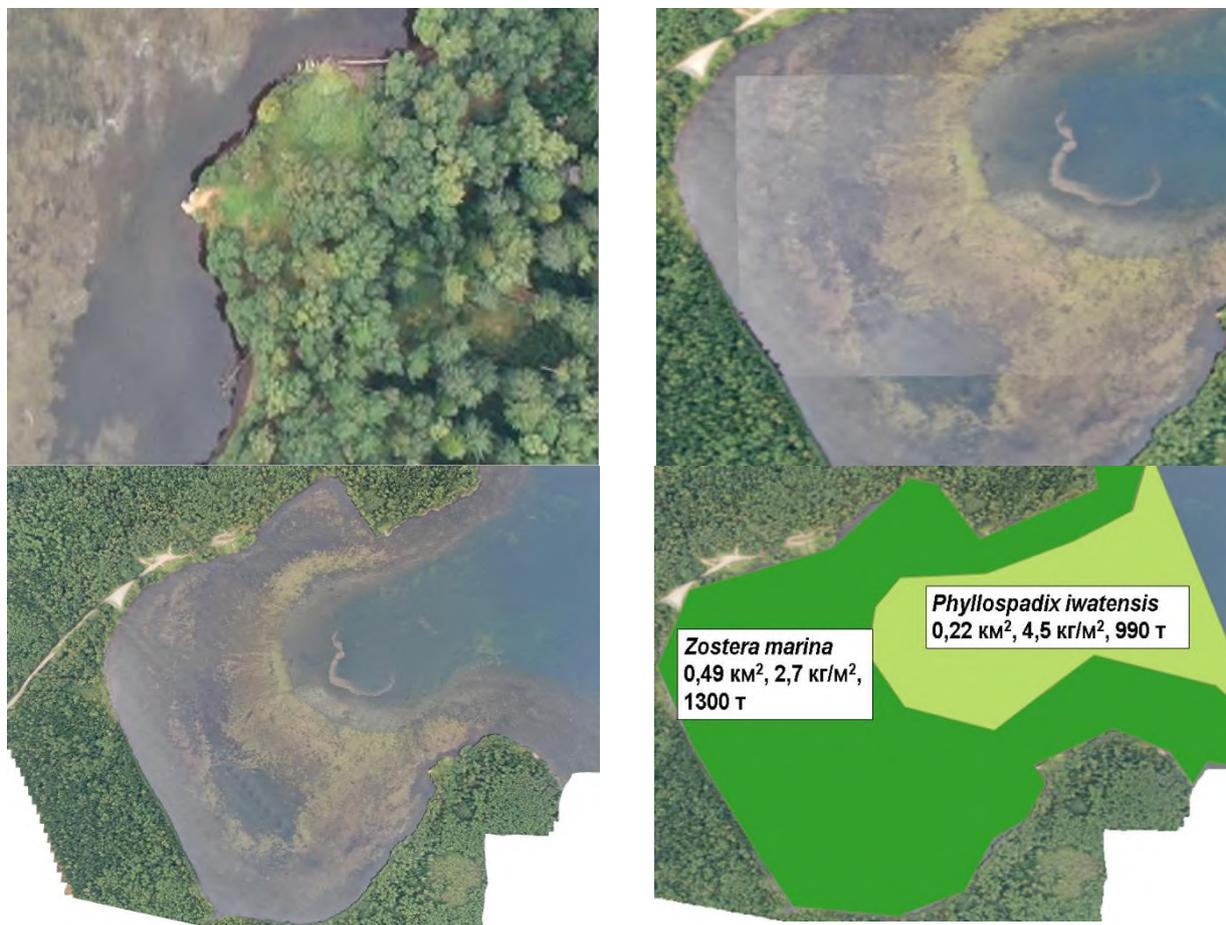


Рисунок 8 – Результаты аэрофотосъемки отдельной бухты (СЗЯМ)

Рассмотрение снимков, выполненных с высоты 500 м, показало, что при разрешении 20 см в пикселе, на ортофотоплане различаются отдельные АЗ растительности. При увеличении видны элементы мезорельефа дна, валуны, бревна, пятна растительности и т.п. (рис. 3.6.3,верху слева). Однако на отдельных снимках существенные помехи создают блики от облаков и тени близ берега (рис. 8, вверху справа). Видно, что отдельный снимок (прямоугольник в центре рисунка) имеет существенно худшее качество, чем готовый ортофотоплан. Фотограмметрическая обработка, благодаря 80 % перекрытию исходных снимков, позволяет существенно улучшить качество итогового изображения (рис. 8, снизу слева). Некоторые наблюдаемые артефакты (например, серия диагональных темных пятен в юго-западной части бухты) не критичны и не мешают дальнейшей обработке данных. Последующая векторизация ортофотоплана в ГИС позволяет оконтурить АЗ, вычислить их площади и по известной средней УБМ оценить общую фитомассу в пределах каждого пояса растительности (рис. 8, снизу справа).

Для опознания ценоотических поясов, видимых с большой высоты, и для сбора данных о ПП, были сделаны серии снимков с высоты 10 м с интервалом 20 м. Однако в зависимости от погоды, состояния водной поверхности и наличия посторонних предметов в кадре, фотографии на этой высоте получаются весьма различного качества. При получении хороших снимков, на всей их площади визуально определяется ГД растительности, ее проективное покрытие и характер сложения растительного покрова. На фото (рис. 9, слева) это *Zostera marina* со средним ПП 90 %, поселения которой представляют собой луга с отдельными прогалинами. Различимы отдельные листья. На некачественных снимках видны поваленные деревья, тени от наземной растительности, отражения облаков, рябь. Тем не менее, картинка остается читаемой, вид растительности и ПП определимы. Это возможно, если хотя бы 1 % фото (1 м²) свободен от помех (рис. 9, справа).



Рисунок 9 – Луга зостеры морской в одной из бухт СЗЯМ с высоты 10 м. Слева – фото без оптических помех, справа – с помехами (отражения облаков, рябь, тени, поваленное дерево)

Таким образом, полученные результаты показали возможность работы как в солнечную, так и в пасмурную погоду без критического ухудшения качества получаемых на мелководьях материалов. Однако съемки при плотной облачности и/или низком положении солнца будут характеризоваться сниженной продуктивностью, поскольку для предотвращения смазывания изображения на фотоматериалах в условиях слабой освещенности потребуются соответствующее уменьшение скорости полета. Это приведет к меньшему площадному покрытию аэрофото-съемки за единицу времени. Аэрофотосъемки отдельных участков материкового побережья позволяют картировать расположение грунтов, ландшафтов, ценоотических поясов донной растительности.

Следующим шагом было усложнение условий исследования для проверки возможности использования БПЛА для выборочных съемок протяженных морских побережий с борта МС. Нами получен как положительный, так и отрицательный опыт беспилотной аэрофотосъемки

отдельных участков СЗЯМ в условиях экспедиции большой протяженности с борта маломерного катера. Показана возможность обследования за 1 день 60 км побережья. Через каждые 5 км выполняли полетные станции и трансекты. Всего было выполнено 12 полетов на высоте 300-500 м (в зависимости от просматриваемой ширины водорослевого пояса) и 12 полетов на высоте 10 м. Для того, чтобы обеспечить выполнение 24 полетов в течение дня, использовали 5 сменных батарей, которые заряжали от переносной бензиновой электростанции. Управление такими полетами осуществляли в ручном режиме, ориентируясь на видео, передаваемое пультом управления на мобильное устройство в реальном времени. На максимальной высоте полета делали небольшие серии фотографий с интервалом 30-50 м, в зависимости от высоты. В лучших случаях такие съемки позволили получить данные об общей ширине пояса растительности, сведения о его характере, прерывистости, общем ПП (рис. 9, вверху справа). При неблагоприятных условиях съемки получаемые материалы позволяли, во всяком случае, оценить видимую ширину пояса растительности.

Далее, как в режиме автономных миссий, так и в режиме ручного управления выполняли трансекты протяженностью 100-200 м на высоте 10 м, делая фотографии с интервалом 2 м. Выяснилось, что в отличие от мелководных бухт, качество съемки у открытых побережий на малой высоте сильно зависит от крайне изменчивых факторов – состояния локальных участков моря, положения солнца, уклона дна и т.п. Для съемки крайне желательно выбирать время и локальные участки с максимально спокойной водой. Следует избегать расположения камеры против солнца; желательно выполнять съемки при положении солнца под углом 30-60° к горизонту или при любой его позиции в случае рассеянного освещения при равномерной облачности. Выполнение съемок с малой высоты – весьма творческий процесс. Рассчитывать на получение хороших результатов в режиме автономной миссии можно только при условиях съемки, близких к идеальным. В этом случае получение на трансекте серии снимков хорошего качества займет 1-2 минуты. На хороших снимках видны отдельные растения, рельеф, участки грунта и т.п. (рис. 9, слева вверху). При осложненных условиях съемку следует проводить в ручном режиме, корректируя направление трансекты, беспилотника и его камеры, и выбирая наиболее подходящие для съемки участки. Следует быть готовым к тому, что доля отбракованных кадров может быть весьма велика. Тем не менее, на плохих снимках порой можно опознать только наличие растительности на дне. В СЗЯМ беспилотники позволяют при хороших условиях наблюдения просматривать глубины до 6 м, иногда несколько больше. Задачи съемки и промысловой разведки облегчает тот факт, что в этом районе 2/3 промысловых поселений сахарины японской расположены на глубинах не более 6 м (Дуленин, 2020а), на этих же глубинах АЗ большей части доминирующих видов донной растительности (Дуленин, 2019, 2024).

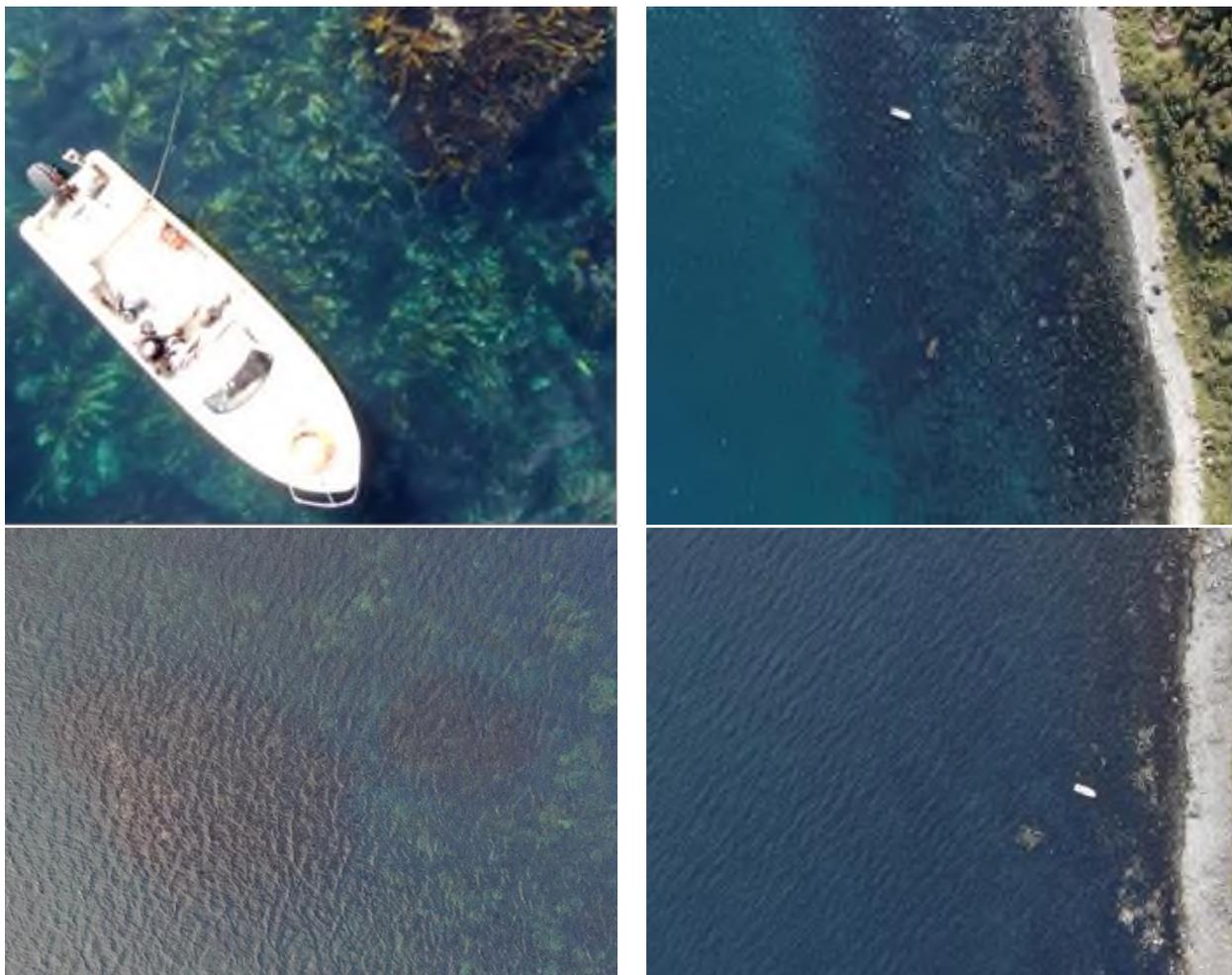


Рисунок 9 – Поселения сахарины японской в СЗЯМ. Фрагменты одиночных снимков. Слева – с высоты 10 м, глубины 1-4 м, справа – с высоты 300 м, глубины 1-6 м, сверху – снимки, сделанные при хороших условиях, снизу – при плохих

На глубинах более 6 м, а также при плохой видимости, в комплексе с БПЛА для опознавания ценоотических поясов, а также для сбора количественных данных целесообразно применение подводной привязной видеотехники (Sheehan et al., 2014; Дуленин, Кудревский, 2019; Дуленин и др., 2022), в частности, микро-ТНПА (см. выше). Следует понимать, что в связи с высокой дискретностью биоты и изменчивостью условий исследования в прибрежной зоне, ее изучение по необходимости должно носить комплексный характер, который подразумевает комплементарное использование различных инструментов и подходов, в зависимости от задач и конкретных характеристик обследуемых объектов. При плохих условиях съемки БПЛА могут служить лишь дополнительным инструментом получения данных. В таких случаях основными источниками данных должны быть подходящие инструменты подводных видеосъемок.

Как и в локальных мелководных акваториях бухт, при работе вдоль протяженных открытых морских побережий сборка ортофотопланов помогает добиться значительного улучшения качества съемки. Поэтому была предпринята тотальная съемка участков побережья в режиме преследования МС. Управление осуществлялось в ручном режиме. В течение одного полета (за

25 минут) на одной батарее обследовали участки побережья протяженностью до 10 км и площадью до 5 км² (рис. 10) при скорости ветра от 4 до 10 м/сек. В результате при высоте 500 м и скорости 0-52 км/ч были получены снимки с разрешением 18 см в пикселе. Дно на снимках просматривается на расстоянии 50-800 м от берега, в зависимости от уклона. Хорошо виден характер грунтов, отдельные пояса растительности, участки ее отсутствия. Вдоль открытого побережья при благоприятных условиях полетов и невысоким требованиям к качеству съемки протяженность полетов на одной батарее может быть даже большей. При аэрофотосъемке протяженных побережий преследование может быть максимально эффективным режимом с точки зрения отношения обследованной площади к затраченному времени. Поскольку беспилотнику в таком режиме нет нужды возвращаться в исходную точку, преследование позволяет добиться максимальной рабочей протяженности полета. Однако следует понимать, что съемки в режиме преследования возможны только при наличии хорошего полетного опыта. Прибегать к более сложным съемкам с воды следует только тогда, когда съемки с суши технически невозможны.

Полученные наработки были успешно использованы для разведки расположения нерестилиц сельди в СЗОМ. Кроме того, очевидны весьма широкие перспективы проведения прибрежных ландшафтных исследований. В случае использования быстроходных МС необходимой мореходности и автономности в качестве средств доставки БПЛА к участкам выполнения облетов, проведение таких работ будет значительно дешевле аналогичных аэрофотосъемок с помощью пилотируемой авиации.

Эффективность НИР. Обобщение полученного опыта позволило оценить эффективность работ с использованием малых БПЛА с точки зрения трудозатрат, потребных для получения необходимых результатов, и стоимости исследований. Планирование любых малобюджетных экспедиций в прибрежье – это всегда вопрос выбора оптимальных с точки зрения соотношения цены и качества исследовательских инструментов. В этом смысле современные потребительские БПЛА, присутствующие на рынке, представляются оптимальными. Их возможности уже позволяют получать результаты профессионального уровня. Даже использование дешевых потребительских аппаратов, как, например, DJI Mini 2, позволяет получать описанные результаты и делать фотосъемки поверхности с разрешением до сантиметров в пикселе, в то время как наиболее качественные спутниковые снимки имеют разрешение не более 0,3 м в пикселе. Далее, еще 8-10 лет назад БПЛА стоимостью в 25 тыс. долларов США обеспечивали максимальное полетное время 16 минут при удалении от точки базирования до 600 м (Christie et al., 2016). Современные потребительские беспилотники (например, серий Mavic и Mini), будучи на 1-2 порядка дешевле, имеют полетное время до 30-50 минут и летают в радиусе до 6-9 км от точки базирования. При этом современные БПЛА более высокого (промышленного) класса имеют стоимость в миллионы и десятки миллионов рублей, что фактически исключает возможность

их применения в низкобюджетных прибрежных морских исследованиях. В связи с этим следует понимать, что в ближайшие годы только потребительские беспилотники способны обеспечить широкое внедрение аэрофотосъемки в прибрежные исследования.



Рисунок 10 – Ортофотоплан участка побережья СЗЯМ протяженностью в 10 км, отснятый в течение одного полета в режиме преследования, сентябрь 2020 г.

Выполненные работы показали принципиальную возможность съемок морских побережий большой протяженности при помощи малых БПЛА. Общие подходы к использованию МС для проведения комплексных экспедиций у морских побережий большой протяженности были обоснованы ранее (Дуленин, 2017а). В благоприятных условиях в течение светового дня может быть отснято до 100 км протяженности прибрежной зоны. При переменной погоде, частой для морских побережий, когда в работе в течение дня делаются перерывы (обычно ветреное время приблизительно с 11 до 16-17 часов), протяженность съемки в течение дня может сократиться до 30-50 км. Таким образом, относительно небольшое время и протяженность полета малых БПЛА, по сравнению со средними и тяжелыми, в значительной мере компенсируются наличием средств доставки, поскольку автомобили и маломерные суда много дешевле как «большой» беспилотной, так и пилотируемой авиации.

Кроме того, использование малых БПЛА совместно со средствами доставки обеспечивает весьма гибкий режим проведения исследований. В отличие от пилотируемой малой авиации, которая порой ожидает летной погоды днями, а время подготовки к полету составляет часы, применение малых БПЛА отличается гибкостью и ситуативностью. Для последних время подготовки к полету измеряется несколькими минутами. Кроме того, оператор может воспользоваться даже получасом благоприятной погоды для обследования необходимого участка. При ухудшении погодных условий время посадки с рабочей высоты в 150 м составляет около 1 ми-

нуты, при этом взлетные полосы и специальные посадочные площадки не требуются, поскольку аппарат такого класса в штатном режиме выполняет посадку в руку оператора или на участок ровной поверхности площадью около четверти квадратного метра.

Следует констатировать, что использование потребительских беспилотников обеспечивает наилучшую ценовую эффективность при проведении прибрежных исследований. Например, расходы на обследование 60 км прибрежной зоны в течение дня при полетах с борта маломерного катера составили в 2020 г. 6 тыс. руб. (5 тыс. руб. – стоимость 100 л бензина, 1000 руб. – командировочные судоводителя и оператора беспилотника).

Благодаря внедрению малых БПЛА, целый ряд съемок площадью от сотен квадратных метров и до 5 км² за один полет может проводиться с максимальной оперативностью. Это позволяет получать материалы о вновь обнаруженных скоплениях растений и животных, человеческой деятельности в прибрежной зоне и т.п. Разумеется, между отснятой площадью и разрешением отснятых материалов на местности существует обратная зависимость: для получения ортофотоплана с сантиметровым разрешением на участок в квадратный километр потребуются отлетать беспилотником несколько десятков часов на высоте около 50 м. Однако ортофотоплан такой же площади можно получить за несколько минут полета, если снизить требования к разрешению на местности до 14 см и производить съемку с высоты 500 м. Повышение целевого разрешения ортофотоплана не только приведет к существенному увеличению затрат времени на аэрофотосъемку, но и на фотограмметрическую обработку отснятых фотоматериалов. Поэтому важнейшим элементом рационализации работ является выбор разрешения аэрофотоснимков на местности, исходя из задач исследования.

Кроме того, только малые БПЛА могут обеспечить проведение регулярных мониторинговых облетов вплоть до нескольких раз в день для контроля промысловой обстановки, нелегального промысла, поселений гидробионтов и т.п. Все эти съемки могут выполняться попутно при осуществлении любой деятельности на побережье. Дополнительное преимущество таких съемок состоит в том, что они незаметны и неинвазивны, то есть не требуют изъятия организмов из среды обитания. Подобного рода работы практически невозможны при помощи пилотируемой авиации и больших БПЛА. При этом трудозатраты на выполнение таких съемок минимальны, затраты времени составляют от нескольких минут до получаса на каждый полет, а необходимые человеческие ресурсы ограничиваются одним оператором. Кроме того, при выполнении попутной аэрофотосъемки при проведении НИР или иной основной деятельности, эти съемки не требуют дополнительных финансовых затрат. Предварительное планирование миссий в полетном ПО и точность навигации вплоть до нескольких метров обеспечивает повторяемость исследований.

Обработка данных. Полевые съемки являются начальной стадией работ с БПЛА. После их выполнения требуется камеральная обработка данных. Прежде всего, это сборка ортофотопланов в специализированном ПО для фотограмметрической обработки снимков. Практика показывает, что хорошие результаты с наименьшим количеством артефактов и искажений дает использование отечественного пакета Agisoft Metashape Professional (Руководство..., 2019). Как явствует из фото, приведенных выше, ортофотопланы фактически являются фотографическими картами местности, выполненными с весьма высоким разрешением. В наших материалах оно составляет 6-20 см в пикселе. Имеющиеся на рынке малые БПЛА позволяют получать разрешение от 0,2 см в пикселе, в зависимости от задач и высоты полета. Таким образом, ортофотопланы являются более подробными локальными аналогами спутниковых карт, на которых видны элементы рельефа и которые позволяют учитывать ценоотические пояса, прежде всего растительные, относительно крупных рыб, млекопитающих и других животных. После сборки ортофотопланы экспортируют в ГИС для дальнейшей обработки.

Подготовка операторов. Отдельное внимание нужно уделить необходимому уровню подготовки, которую должен иметь оператор БПЛА для выполнения научно-исследовательских работ. Прежде всего, нужно отметить, что управление малыми потребительскими БПЛА несравнимо проще, чем управление аппаратами более высокого класса, не говоря уже о пилотируемой авиации. Преимущество потребительских БПЛА в том, что они изначально разработаны для нужд рядового пользователя-непрофессионала. Это позволяет легко осваивать управление такими БПЛА лицами, не имеющими отношения к авиации, в частности, биологами. Необходимый уровень подготовки может быть совершенно различен, в зависимости от задач НИР.

Минимальная подготовка нужна для выполнения заранее спланированных автономных миссий: для этого необходимо уметь пользоваться полетной программой, создавать и загружать миссию на мобильное устройство и контролировать посадку беспилотника. Для обучения этим навыкам может быть достаточно одного дня. Несколько более сложна техника ручного пилотирования для выполнения коротких обследований в пределах прямой видимости. Для уверенного управления беспилотником в этом случае требуется обучение в течение нескольких дней.

Существенно сложнее и аварийноопаснее выполнение протяженных полетов над морем, с борта маломерных судов, особенно движущихся. Приобретение необходимой практики таких полетов потребует не менее 2 недель. До выхода в поле оператор в обязательном порядке должен выполнить необходимый объем тренировочных занятий и приобрести необходимые навыки для уверенного решения стоящих перед ним задач. Освоение полетных навыков должно быть последовательным и постепенным. Разумно, если оно будет осуществляться коллективно, небольшой группой заинтересованных лиц. Наконец, наибольшего времени требует освоение полного цикла работ: планирование миссий в полетных программах, полеты, сборка ортофото-

планов, первичные навыки обработки материалов в ГИС. При интенсивном обучении на освоение такого объема знаний и умений потребуется не менее месяца.

Ограничения и недостатки. Для любого исследовательского инструмента характерны свои возможности и ограничения, достоинства и недостатки. Поэтому, несмотря на то что малые беспилотники могут использоваться в широком спектре морских прибрежных исследований, у специалиста-биолога должно быть ясное понимание возможностей и ограничений в применении этих инструментов на всех стадиях работы: от планирования экспедиций до размещения материалов в ГИС. Поскольку съемки протяженных участков возможны только в сочетании со средствами доставки, исследователь при необходимости должен иметь автомобиль (при наличии дорог) или маломерный катер, обеспечивающий доступ БПЛА в район исследований. Охват съемками по глубине всегда будет ограничен прозрачностью воды и метеорологическими условиями, которые необходимо принимать во внимание. Учет отдельных экземпляров растений и прочих гидробионтов при помощи БПЛА возможен, скорее всего, только для крупных объектов; что касается мелких, для них будет возможен учет только площади и расположения их скоплений. Сборка ортофотопланов из малоконтрастных изображений, а также фото не неподвижных объектов (рыб, водорослей), сделанных с малой высоты (5-20 м), по-видимому, невозможна.

Высказывались опасения о том, что потребительские беспилотники не могут безопасно эксплуатироваться в сложных погодных условиях (Weissensteiner et al., 2015). Однако практика показала, что запуски аппаратов на значительную высоту при свежем ветре (6–10 м/с) не приводят к каким-либо отрицательным последствиям – БПЛА уверенно держит курс, не снижая скорости. Впрочем, следует заметить, что запуски с маломерных судов не следует выполнять при скорости ветра более 6 м/с.

Протяженность полетов должна быть спланирована так, чтобы при их целевой продолжительности расходовалось не более $\frac{3}{4}$ заряда аккумулятора. Несмотря на хорошую ветроустойчивость (10-16 м/с у разных моделей) современных малых БПЛА, в любом случае, приоритетом при проведении аэрофотосъемок должна оставаться безопасность людей и оборудования. При любом существенном усилении ветра, ухудшении погоды, возникновении нештатных ситуаций, съемка должна быть немедленно прекращена, БПЛА посажен, а научная группа и оборудование с максимально возможной скоростью доставлены в заранее запланированное укрытие.

Ранее было указано на нежелательность полетов при высокой влажности (Дуленин, Свиридов, 2022). Однако дальнейшая практика показала, что возможна регулярная эксплуатация БПЛА при влажной погоде, в морось и даже при слабом дожде, при условии, что аппарат после посадки оставляют включенным на 10-20 минут для его просушки посредством выделяемого

батареями тепла. Следует понимать, что такая эксплуатация снижает ресурс аппарата, однако это вполне оправдано, учитывая ценность получаемых результатов и низкую стоимость потребительских беспилотников. Тем не менее, не следует летать при сочетании высокой влажности и низкой температуры воздуха (ниже $+3^{\circ}\text{C}$ на поверхности): это может привести к обмерзанию пропеллеров и падению аппарата (рис. 11).



Рисунок 11 – Воздействие высокой влажности и низких температур на беспилотную технику. Видна кромка льда на пропеллерах

Летая же при умеренной влажности, следует учитывать снижение емкости батареи на холоде: при низких температурах, расчетную продолжительность полета нужно устанавливать в 50 % времени, заявленного производителем (т.е. 15 минут для применяемых нами аппаратов).

Не следует летать близ скоплений птиц, особенно хищных. При низкой облачности аппарат следует поднимать в воздух ниже слоя облаков. Облака снижают освещенность, поэтому при полетах в таких условиях следует увеличивать выдержку камеры в той степени, чтобы нужные объекты были качественно видны на снимках. Соответственно, потребуются пропорциональное снижение скорости полета для минимизации смазывания картинки.

Планируя использование БПЛА, необходимо понимать, что срок эксплуатации аппарата может быть довольно недолгим. Несмотря на относительную легкость управления и техническую надежность, практика показывает, что при его эксплуатации не исключены технические и программные сбои, ошибки пилотирования, нападения птиц и другие обстоятельства, которые могут привести к повреждению или утрате аппарата. Тем не менее, все более широкое распространение потребительской беспилотной техники в профессиональной среде показывает, что выгоды от ее использования многократно превышают ущерб от потерь. Учитывая сказанное, при планировании больших экспедиций с использованием БПЛА необходимо предусматривать наличие дополнительного аппарата, возможно, более дешевого, который позволил бы завершить НИР в случае повреждения основного дрона.

Оптимальные модели. Несмотря на большое количество потребительских беспилотников, представленных на рынке, оптимальными для картографических и мониторинговых работ

в прибрежной зоне можно считать ограниченный список моделей (табл. 3.6.1). Множество прочих вариантов имеют либо неудовлетворительные технические характеристики, либо значительные недостатки программного обеспечения. Подробное обсуждение техники и ПО выходит за рамки настоящей работы, здесь имеет смысл высказать лишь несколько соображений по этому поводу. Лучшим по отношению цены и качества для морских исследований следует признать аппараты серии DJI Mini. Разрешение их камер невелико, доступное полетное ПО не всегда оптимально. Однако в ряде ситуаций определяющими могут оказаться их преимущества: аппараты весьма легки в использовании, малошумны и имеют карманные размеры.

Таблица 8 – Сравнительные характеристики некоторых потребительских БПЛА, пригодных для прибрежных аэрофотосъемок

Модель	DJI Mini 3	DJI Mavic 3	DJI Phantom Pro V2.0	Autel Evo II
Цена, тыс. руб., в зависимости от комплектации	80-100	180-280	180-280	150-210
Камера, мегапикселей	12, электронный затвор, приемлемое качество	20, электронный затвор, отличное качество	20, механический затвор, хорошее качество	20, электронный затвор, хорошее качество
Время полета, мин. до	38-51	46	30	40
Скорость, км/ч, до	58	72	72	72
Ветер, м/с, до	10,5	10,5	10	16
Полетное ПО	Ограниченное количество, местами недоработано	Наибольшее количество и наилучшее качество	Наибольшее количество и наилучшее качество	Ограниченное количество, местами недоработано
Связь, км, до	6	6	6	9
Компактность	Высокая	Средняя	Низкая	Средняя
Обслуживание, возможности	Неплохие	Хорошие	Наилучшие	Возможны затруднения

Хорошие возможности съемки имеют менее компактные аппараты серии DJI Mavic, для которого доступно наилучшее полетное программное обеспечение. Наиболее популярен в профессиональных кругах DJI Phantom Pro V2.0. Помимо оптимальных полетных программ, его преимуществом является камера с механическим затвором, что позволяет избежать артефактов на ортофотопланах при съемке в сложных условиях. Однако он малокомпактен, поэтому его использование может оказаться неудобным на пеших маршрутах. Autel Evo II имеет наилучшие полетные характеристики и относительно компактен (табл. 3.6.1). Однако доступные для него

полетные программы не лишены недостатков, а сервисная сеть в России не налажена. При всем том, если не предполагается планирования сложных автономных миссий или фотосъемки в тяжелых условиях, этот аппарат может быть приемлемым для прибрежных исследований.

Оптимальные сценарии использования БПЛА. Полученный опыт позволил выработать конкретные методики съемки донной растительности и сопутствующих объектов (элементов рельефа, ландшафтов, растительности, нерестилищ сельди и т.п.). При разрешении камеры 20 Мп, пространственное разрешение ортофотопланов составляет 4,1 сантиметра в пикселе при съемке с высоты 150 м и 1,4 см/пикс. – с 50 м. Такой детализации достаточно для опознавания как мелких деталей рельефа, так и отдельных слоевищ водорослей, а также других объектов (Дуленкин и др., 2021). Для съемки большинства поселений донной растительности, нерестилищ сельди и решения ряда других задач оптимальна высота полета 150 м: она позволяет снимать прибрежную зону шириной около 225 м, чего достаточно для обследования большей части видимых с воздуха поселений. При необходимости съемки более широкой прибрежной полосы, целесообразно планировать автоматические миссии в 2 пролета: туда, на расстоянии от берега около 100 м, и обратно, на расстоянии от берега 200-250 м (в зависимости от выбранного поперечного пересечения).

Для качественной сборки ортофотопланов съемки прибрежной зоны моря необходимо выполнять так, чтобы всегда захватывать в кадр не менее 1030 м берега. Вновь обследуемые участки целесообразно снимать в ручном режиме с высоты 150 м, ведя серийную фотосъемку (через каждые 2 секунды) в максимальном разрешении, с места или в преследовании, сопровождая БПЛА на маломерном судне. Для облегчения труда оператора уже известные участки бывает удобно обследовать в режиме автоматических полетных миссий. Для их прокладывания выработаны следующие оптимальные параметры:

А) Для обследования протяженных открытых участков побережья при хорошей погоде оптимальны линейные миссии (рис. 12, слева) в один или два пролета (высота 150 м, продольное перекрытие снимков 80 %, при необходимости, поперечное перекрытие – 20-50 %, скорость до 15 м/с в зависимости от условий съемки).

Б) Для съемки небольших бухт наиболее подходят полигональные миссии (рис. 12, справа) (высота 150 м, продольное перекрытие 80 %, поперечное – 20-50 %, скорость до 15 м/с, в зависимости от условий съемки).

В) В сложных условиях съемки (низкая облачность, рябь) следует ограничиться зигзагообразными (рис. 12, в центре) выборочными миссиями (высота 50 м, перекрытие снимков отсутствует, продольное покрытие, т.е. доля площади, покрываемой снимком – около 50 %, расстояние между соседними разрезами выставляется приблизительно равным длине самого разреза, скорость – 7,5 м/с). Материалы такой съемки недостаточны для сборки ортофотоплана, од-

нако они позволяют, во всяком случае, задокументировать видимые границы пояса растительности. Возможно преобразование отдельных снимков в ортофотоснимки, однако для этого необходимо использование коммерческого ПО Global Mapper. Ортофотоснимки, подобно ортофотопланам, геореферированы, по ним возможны измерения, хоть и с меньшей точностью.



Рисунок 12 – Различные типы беспилотных автоматических полетных миссий. Пояснения см. в тексте

Оптимальны следующие сценарии обследования донной растительности:

1) Умеренный ветер, хорошая погода и освещение: протяженность до 5 км, в режиме преследования – до 10 км, высота 150 м, скорость 10-15 м/с, выдержка 1/300-1/2000 с, тотальные ортофотопланы побережья.

2) Сильный ветер, хорошая погода и освещение: сокращенные полеты, высота 150 м, скорость до 10 м/с, выдержка 1/300-1/2000 с, ортофотопланы отдельных отрезков побережья.

3) Пасмурная погода: по необходимости – сокращенные полеты, высота 150 м, скорость 5–7 м/с, выдержка 1/200-1/300 с, ортофотопланы отдельных отрезков побережья.

4) Пасмурная погода, низкая облачность: сокращенные полеты, высота 30-100 м, скорость 3-5 м/с, выдержка 1/100-1/200, зигзагообразные полеты с автоматической съемкой серий отдельных снимков побережья с полной остановкой для каждого снимка, без сборки ортофотопланов.

Итак, опыт использования малых БПЛА показал, что они пригодны для учета донной растительности, ландшафтного картирования, позволяют выполнять точечные, выборочные и тотальные обследования как локальных акваторий, так и протяженных морских побережий, хорошо сочетаются с другими инструментами и методами НИР и обеспечивают комплексность прибрежных исследований. Очевидно, что список возможных направлений использования БПЛА для морских прибрежных исследований в ближайшее время будет расширяться, в т.ч. по причине улучшения техники и полетных программ. Малые БПЛА способны к автоматическим многокилометровым полетам, достаточно ветроустойчивы и на значительной высоте незаметны для окружающих. Использование малых беспилотников позволяет значительно сократить как

время, необходимое для проведения исследований, так и их стоимость. Малые беспилотники обеспечивают возможность как ситуативных съемок, так и регулярного мониторинга площадей до 5 км² в течение каждого полета. Невысокая цена потребительских беспилотников обеспечивает их широкое распространение. Наличествующее бесплатное ПО позволяет обеспечивать планирование полетов, получение ортофотопланов участков съемки, накопление, обработку и адресное распространение картографических данных. Использование БПЛА в комплексе с ПО для фотограмметрической обработки данных и ГИС обеспечивает получение высокоточных, повторяемых и проверяемых результатов.

Использование ГИС

Возможности объективного документирования результатов, как и общая эффективность морских прибрежных исследований повышаются при использовании современных технических и программных средств сбора, обработки и хранения данных и ГИС (Kautsky et al., 2010; Meaden, Aguilar-Manjarrez, 2013; Nath et al., 2020). Однако до сих пор, по видимому, не был выработан подход к комплексному использованию перечисленных технических и программных средств, инструментов и наработок в практике масштабных альгологических экспедиций у протяженных морских берегов.

Применение ГИС прежде всего, позволяет эффективно планировать работу, анализируя ранее полученные результаты, карты, космоснимки, заранее создавая схемы будущих станций, разрезов и полетных миссий, оконтуривая участки интереса и т.п. Мобильные ГИС на смартфонах или планшетах (желательно влагозащищенных) удобны непосредственно в море для ориентирования на местности, определения скорости и направления движения, записи треков и местоположения станций. Запись данных съемки в настраиваемых атрибутивных таблицах мобильных ГИС удобна, когда данные достаточно просты, касаются небольшого количества учитываемых видов растительности, а для каждого вида указывается лишь один показатель обилия.

Настольная ГИС во время съемки представляет собой средство систематизации и хранения данных. Карты с наложенными на них ортофотопланами обследованных участков, ортофотоснимками, геореферированными подводными фото с каждой станции, описаниями станций, треками перемещений и т.п., делают результаты съемки максимально наглядными и документированными. Фото могут отображаться на карте и открываться в полном размере по щелчку мыши. При таком решении, все снимки можно включить в ГИС в виде отдельного слоя, открывая каждый снимок по щелчку непосредственно в точке его выполнения, обозначенной на карте, что удобно на практике. Такая организация данных реализуема в настольной ГИС Global Mapper. Отдельно хранятся видеофайлы, которые привязываются к станциям по времени съемки. Это обеспечивает возможность проверки, корректировки и дополнения полученных описа-

ний в камеральных условиях, а также дальнейшую обработку и анализ материалов разнообразными инструментами ГИС. Помимо этого, такая система записи результатов позволяет в известной степени контролировать объем и качество выполненных работ. В ГИС могут быть измерены длины и площади протяженных объектов, выполнен подсчет точечных, проведена более сложная геостатистическая обработка данных. Все такого рода материалы доступны для последующего объединения и обобщения. Эти возможности обеспечивают полную проверяемость получаемых результатов.



Рисунок 13 – Участок выполнения комплексной съемки у побережья СЗОМ в 2022 г. с результатами, систематизированными в ГИС. Оригинальные геореферированные подводные фото, атрибутивные данные станций, треков и полигонов, открываются в ГИС по щелчку мыши. Нужные слои с данными, ортофотопланы, векторные или растровые картоосновы добавляются или удаляются по мере необходимости

Общий результат использования настольных ГИС с загруженными туда цифровыми моделями местности, ортофотопланами, геореферированными фото и атрибутивными данными выражается в создании прообраза «цифрового двойника» (Blair, 2021; Nativi et al., 2021) экосистемы: многослойной интерактивной иллюстрированной карты района съемки, содержащей в виде слоев большую часть ее результатов и пригодную для планирования исследований, систематизации, обработки и представления данных (рис. 13).

Отдельные элементы предложенного подхода, такие, как совместное использование в гидробиологических исследованиях ГИС и БПЛА (Young et al., 2017; Duffy et al., 2018; Ventura et al., 2018; Taddia et al., 2019; Kabiri, 2020), ГИС и ТНПА (Abadie et al., 2018; Price et al., 2019; Ventura et al., 2020, 2022), ГИС и подводные видеосистемы (Ventura et al., 2022) с георефериро-

ванием и фотограмметрической обработкой снимков уже использовались. Кроме того, уже имеется опыт совместного применения одновременно ГИС, ТНПА и БПЛА для проведения гидробиологических исследований (Ventura et al., 2023). Однако все перечисленные работы выполнены на локальных участках прибрежной зоны. Кроме того, авторы последней упомянутой публикации указывают, что ранее подобный подход не применялся. Тем не менее, нами совместное применение ГИС, ТНПА и БПЛА было отработано уже в 2021 г. (Дуленин, Свиридов, 2022), а в 2022 и 2023 гг. было внедрено в качестве стандартной методики проведения гидробиологических экспедиций вдоль протяженных морских побережий (Дуленин и др., 2023).

Элементы экосистемного подхода при проведении и анализе результатов съемок

При проведении дорогостоящих съемок не следует ограничиваться сбором данных по узкому кругу учитываемых объектов (в нашем случае – макрофитов). Съемки должны быть как можно более универсальными и решать задачи одновременного сбора данных обо всех возможных гидробионтах и донных сообществах в пределах своей досягаемости, во всяком случае, промысловых или потенциально промысловых. При выполнении съемок и анализе получаемых данных целесообразно использование элементов экосистемного подхода (Шунтов, Темных, 2013). В зависимости от задач, такой подход в прибрежных исследованиях должен включать следующие этапы:

- 1) На основании анализа ретроспективных, картографических данных, космоснимков, данных с БПЛА и ТНПА, последовательное выявление изобат, грунтов и ландшафтов, к которым приурочены местообитания учитываемых видов.
- 2) Выявление биотических границ и градиентов в распределении учитываемых видов, установление их связи с абиотическими границами и градиентами.
- 3) Картирование сообществ с учетом доминирования отдельных видов на основе концепции АЗ (Волвенко, 2018; 2019).
- 4) Оценка и картирование приуроченных к адаптивным зонам промысловых ресурсов.

Такого рода организация работ целесообразна как для промысловой разведки, так и для решения прикладных экологических задач. Важной задачей, решенной во время последней экосистемной съемки в СЗЯМ, выполненной в 2021 г., оказался сбор наглядных геореферированных фото- и видеоматериалов, позволяющих уверенно опознавать донные ландшафты, сообщества и поселения промысловых организмов. Съемки должны проводиться при комплексном использовании адекватного технического обеспечения – ТНПА, БПЛА, мобильных и настольных

ГИС, обеспечивающих проверяемость, накопление, систематизацию, обработку и санкционированный доступ к получаемым данным.

Максимальная степень наглядности и визуализированности исследования на всех его стадиях – от планирования съемки до представления результатов является одним из ключевых преимуществ использованного подхода. Она формирует целостность, полноту и взаимодополняемость восприятия результатов исследования, позволяя рассматривать предмет изучения в разных масштабах, от сотен километров до миллиметров: на картах и спутниковых снимках, на ортофотопланах, на фото и видео ландшафтов и сообществ, на детальных изображениях отдельных организмов. Такие возможности позволяют добиться максимально адекватного восприятия объектов изучения, избегая целого ряда артефактов, когнитивных искажений, ошибок в количественных и качественных оценках и т.п. Без возможности непосредственных наблюдений, исследователь, даже изучив все возможные источники, обречен на комплекс царицы Савской из библейского повествования о царе Соломоне: «Вот, мне и вполнину не сказано!» (3 Цар. 10).

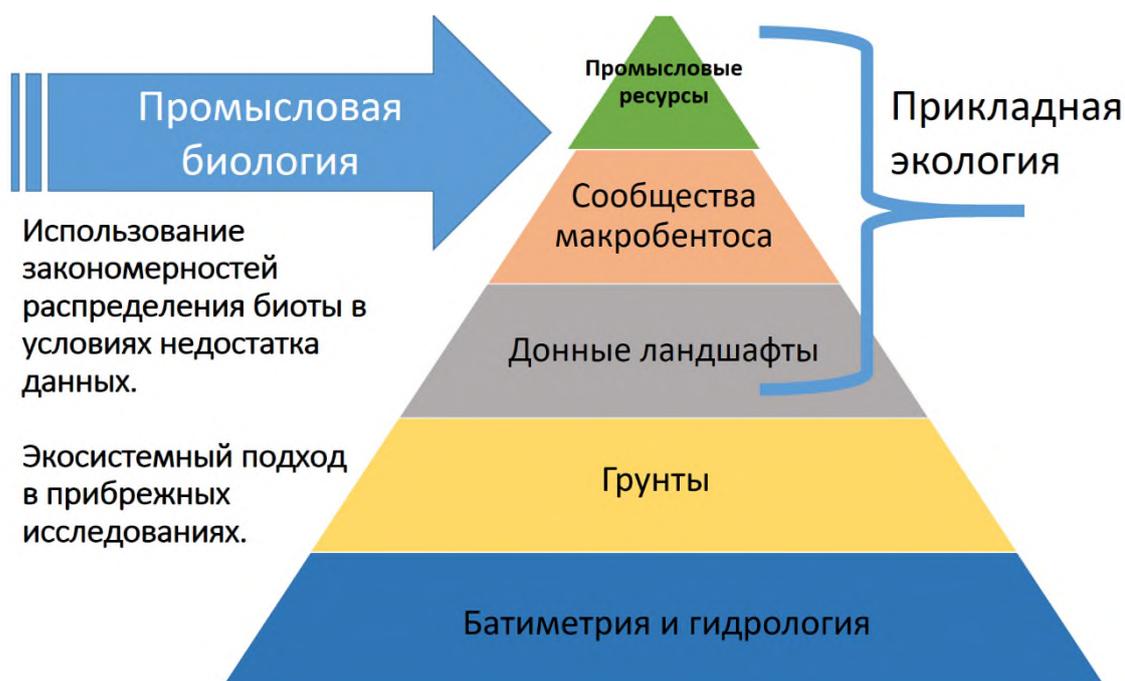


Рисунок 14 – Схема комплексного (экосистемного) подхода к сбору и анализу материалов гидробиологических съемок

Отдельным преимуществом использованного подхода является то обстоятельство, что исследователь может получить целостную картину объектов исследования, не погружаясь под воду и не поднимаясь в воздух. Благодаря техническим средствам фиксации данных полученные результаты надежно сохраняются и могут быть в первоначальном виде, без искажений и интерпретаций, переданы другим исследователям.

Организация учетных съемок с борта маломерных судов

Основной проблемой прибрежных рыбохозяйственных исследований является ограниченность их финансирования, поэтому большие специализированные съемки прибрежной зоны выполняются редко. Например, в СЗЯМ полноценные гидробиологические съемки проводятся в среднем один раз в 10 лет (Дуленин, 2008, 2016а). В связи с этим, настоящий раздел посвящен описанию подхода к проведению прибрежных ресурсных съемок, на основе которого в течение последних 15 лет проводятся комплексные прибрежные исследования ХабаровскНИРО в СЗЯМ.

Этот подход отличается следующими особенностями:

- минимальная стоимость;
- простота организации;
- мобильность и оперативность;
- необходимость привлечения минимального числа исполнителей;
- комплексность;
- получение повторяемых репрезентативных данных.

Практика показывает, что самостоятельная выработка навыков рациональной организации исследований требует значительного времени, а их логика далеко не всегда самоочевидна. В связи с этим, автор постарался показать детали обозначенного подхода.

Обычно маломерные суда (МС) используются для коротких выездов в пределах бухт и заливов вблизи населенных пунктов (Дуленин, 2017а). Однако мы выяснили, что наличие МС позволяет не ограничивать исследования выездами в суточном режиме, но организовывать полноценные полевые экспедиции на значительном удалении от порта базирования. При планировании наших экспедиций затруднение состояло в том, что находящееся в нашем распоряжении МС из-за небольших размеров имеет ограниченную мореходность (эксплуатация при волнении до 3 баллов, на удалении не более 1,5 км от берега). Кроме того, малые суда лишены необходимых условий для размещения научной группы: их кубрики пригодны только для временного размещения людей и складирования оборудования. Это накладывает серьезные ограничения на возможность проведения удаленных экспедиций. В связи с этим было принято решение организовывать экспедиции с опорой на точки берегового базирования (ТББ). В качестве ТББ были выбраны относительно защищенные бухты или устья рек на побережье, желательно с наличием населенных пунктов, расположенные на расстоянии не более часового перехода друг от друга, что позволяло при ухудшении погоды быстро достичь ближайшей из них.

Первая удаленная экспедиция состоялась в июле 2008 г. Было проведено водолазное обследование участка от залива Советская Гавань до бухты Нельма (200 км). Экспедиция заняла 12 дней, из которых в течение 6 выполняли водолазные работы, остальное время, при неблагоприятных погодных условиях МС отстаивалось в ТББ, а научная группа занималась обработкой полученных материалов. Поставленные задачи (оценку промысловых ресурсов сахарины японской и описание сообществ макрофитов) научная группа успешно выполнила (Дуленин, 2008; Дуленин и др., 2010). Фактически, состоялась экспедиция, аналогичная исследованиям, проведенным пионером водорослехозяйственных исследований на Дальнем Востоке Г.И. Гайлом в 1927-1929 гг. (Гайл, 1930а), с той разницей, что современные технические средства позволили выполнить ее в течение 2 недель вместо 2 месяцев. Таким образом, выбранная стратегия оказалась верной: выяснилось, что проведение научно-исследовательских съемок на протяжении сотен километров прибрежной зоны с борта МС – вполне выполнимая задача.

Анализ полученного опыта позволил в течение последующих лет рационализировать проведение экспедиций за счет технических и организационных усовершенствований. С 2009 по 2020 г. экспедиции проводили в два этапа. Как правило, сначала делали выезд на север от Советской Гавани. Вернувшись, пополняли запасы топлива и продовольствия, после чего, при наступлении благоприятной погоды, делали выезд на юг. В зависимости от рабочих обстоятельств, порядок выездов мог меняться. Обычно работа строилась в следующем порядке. МС достигало наиболее удаленной намеченной ТББ, и далее экспедиция, по мере выполнения работы, постепенно перемещалась к Советской Гавани. В случае ухудшения погоды, останавливались в ближайшей ТББ и продолжали движение после нормализации погоды. Достигнув ТББ, ставили МС на якорь в безопасном месте – защищенном участке бухты или в приустьевой части реки, разбивали лагерь и готовились к предстоящей работе.

Кроме того, анализ характера распределения промысловых ресурсов макрофитов и донной растительности в целом вдоль побережья, позволил выявить участки, наиболее перспективные для организации добычи: от мыса Успения до Советской Гавани (80 км) на юге и от мыса Датта до мыса Сюркум (100 км) на севере. Указанные участки были выделены в качестве мониторинговых, а от ежегодных водорослехозяйственных обследований остального побережья было решено отказаться. В результате такой оптимизации получили весьма высокую скорость работы: обследование каждого из участков занимает около одного светового дня и делается в начале экспедиции попутно, при движении МС в конечную ТББ. Указанный подход позволяет оценить промысловый запас сахарины японской в СЗЯМ за 2 дня. При традиционных водолазных съемках на это уходило 1-1,5 месяца (Дуленин, 2003, 2012).

В результате, в СЗЯМ налажена система комплексных учетных съемок, позволяющая почти ежегодно оценивать состояние ресурсов макрофитов, а также других промысловых объектов прибрежной зоны и, при необходимости, собирать некоторые сведения экосистемного характера. Единообразная схема выполнения съемок вдоль побережья значительной протяженности позволяет ежегодно получать сравнимые репрезентативные данные.

Основные преимущества подхода – комплексность, короткие сроки и минимальные затраты на проведение НИР. Продолжительность экспедиций, в зависимости от задач и погодных условий, составляет от 2 до 20 дней. Затраты на проведение отдельной экспедиции минимальны: как правило, это стоимость 200-300 литров бензина и командировочные для 3 человек. Стоимость катера с подвесным мотором и необходимым научным, навигационным, промысловым и полевым снаряжением в настоящее время составляет порядка 5 млн руб.

Основной проблемой таких экспедиций является ограниченность их протяженности и производительности в связи с малыми размерами МС. Поэтому следует обсудить возможные типы материнских судов для проведения комплексных прибрежных НИР. До настоящего времени для проведения комплексных водолазных прибрежных съемок используются среднетоннажные суда. В 2021 г., во время проведения такой съемки в СЗЯМ, для ее рационализации были применены перечисленные выше подходы (планирование в ГИС, запись треков, станций и атрибутивных данных в мобильной ГИС, типическое расположение разрезов, рекогносцировка и параллельная съемка при помощи микро-ТНПА, геореферирование фотоснимков донной биоты, беспилотная аэрофотосъемка поясов растительности, сборка ортофотопланов прибрежной зоны, систематизация данных в корпоративной ГИС). Благодаря общей рациональной организации съемки на основе анализа ранее полученных данных (Дуленин, 2017а), она показала весьма высокую производительность. Для сравнения, во время аналогичной съемки в 1999 г., за 30 суток выполнено 350 гидробиологических станций (12 в сутки), в 2010 г. за 40 суток – 710 станций (18 в сутки). В 2021 г. производительность составила 25 водолазных станций в сутки. Если же учитывать параллельное выполнение съемок с БПЛА и ТНПА, производительность составила 52 станции в сутки. Однако производительность съемки могла быть еще больше. Реальная ее эффективность лимитировалась крайне малой скоростью перемещения материнского судна и штатного водолазного бота. Скорость бота была 8-10 км/ч, а на волне, из-за плохой мореходности даже при рабочей погоде бот передвигался галсами со скоростью до 3 км/ч (рис. 15). Каждый переход между разрезами на таком боте занимал 30-60 минут при том, что само выполнение гидробиологического разреза требовало порядка 30 минут. Иными словами, большую часть крайне ограниченного рабочего времени научная группа тратила на непроизводительные переходы между разрезами. Из-за низкой скорости материнского судна оперативное сопровождение бота было невозможно. Помимо неэффективной логистики, невозможность

оперативного сопровождения материнским судном в случаях внезапно ухудшающейся погоды или при возникновении иных нештатных ситуаций, представляет опасность для группы на боте. Тем не менее, почти все водолазные съемки со среднетоннажных судов организованы подобным образом. Это значительно снижает их производительность, повышает стоимость, и кроме того, не соответствует сути современных требований к безопасности труда. Ученые и администраторы за более чем полвека водолазных съемок привыкли к такой их организации, воспринимая ее как должное. Между тем, логистика съемок, которая была передовой в 60-е годы прошлого столетия, при технике, доступной в XXI веке, представляется безнадежно устарелой и крайне неэффективной. Перечисленные проблемы требуют адекватных решений, которые видятся в следующем. При проведении гидробиологических съемок с борта материнского судна, наиболее эффективно использование глиссирующих надувных лодок длиной 6-7 м, снабженных тентом и подвесным мотором. Такие лодки, в отличие от металлических водолазных ботов, позволяют безопасно обследовать мелководья от 1-2 м глубиной и без повреждений выдерживают задевы о грунт. Подъемные подвесные моторы позволяют быстро очищать винт от намотанной растительности, веревок и т.п., что повышает безопасность передвижений на мелководьях. Опыт, полученный ХабаровскНИРО (Дуленин, 2017б, 2020а), показывает, что использование подходящих плавсредств, позволяет совершать переходы между разрезами за 6–10 минут, почти двукратно увеличив производительность труда на съемке. Стоимость полностью оборудованных плавсредств такого рода – от 1 до 2 млн руб.

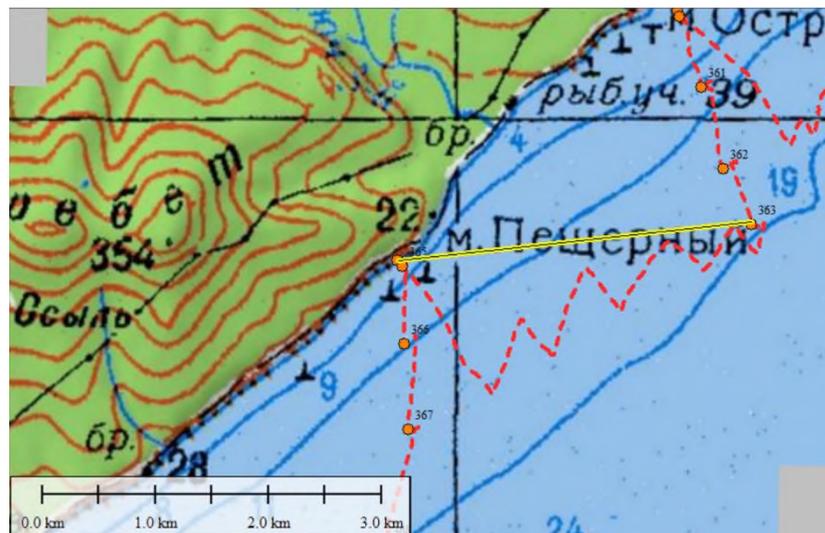


Рисунок 15 – Пример выполнения разрезов при проведении съемки с водолазного бота. Красным показан трек пути галсами от разреза до разреза на волне, желтым – кратчайший путь между разрезами. Пояснения см. в тексте

Кроме того, вместо среднетоннажных материнских судов перспективно применение малых и маломерных (длиной 12-20 м) быстроходных судов достаточной мореходности (от 0 до II

категории сложности районов плавания), автономности (не менее 15 суток) и вместимости (2-4 человека – водолазная группа, 2–4 человека – научная группа, 1–2 человека экипаж, итого 5-10 человек). Такие суда соответствуют необходимым требованиям безопасности мореплавания. Они мобильны, выходят на крейсерскую скорость (до 40-70 км/ч) за 5-10 минут и способны при ухудшении погоды достигнуть укрытия за время от минут до часов. Требования к укрытиям для них минимальны. С подобного рода судов можно самостоятельно выполнять разрезы, либо сопровождать лодки, с которых ведутся работы, что помимо высокой оперативности, обеспечивает максимальную безопасность работ. Они позволяют проводить съемки (включая экосистемные) вдоль побережий значительной протяженности. Большое их преимущество в том, что они не нуждаются в ТББ и используют бухты и приустьевые части рек только в качестве укрытий на случай шторма. Оснащение их портативными барокамерами позволяло бы выполнять полноценные водолазные съемки с соблюдением действующих требований по безопасности водолазных работ (Межотраслевые..., 2007).

Имеется необходимый практический опыт использования подобных судов. Например, в 60-е годы XX века съемки нерестилищ сельди в Охотском море вдоль основной части ее нерестового ареала (до 900 км) успешно проводились на катерах (Тюрнин, 1967). Общая идеология, особенности организации и планирования таких съемок описаны ранее (Дуленин, 2017б). Кроме того, в настоящее время сотрудники силовых ведомств на специализированных маломерных судах в штатном режиме проводят регулярные рейды протяженностью до 500 км вдоль морских побережий Хабаровского края, а рыбаки на маломерных шхунах (около 20 м длиной) ходят на такие дистанции в рейсовом режиме. Таким образом, практика использования малых судов у морских побережий большой протяженности не нова и хорошо отработана. Весьма удобно, что экипаж таких судов составляет 1–2 человека. Поскольку стоимость их приобретения и эксплуатации много меньше, чем у среднетоннажных НИС (миллионы или десятки миллионов против сотен миллионов рублей, десятки тысяч рублей в сутки вместо сотен тысяч, соответственно), их внедрение будет означать снижение расходов на проведение исследований при одновременном повышении их качества. Самое главное, что использование таких судов позволило бы сохранить практику проведения прибрежных съемок с необходимой регулярностью даже в условиях весьма ограниченного финансирования. Очевидно, что использование МС перспективно во множестве районов Дальнего Востока: в лимане Амура, у берегов Сахалина и Магаданской области, в северо-западной части Охотского моря (в частности, для проведения икорных съемок), в южном Приморье с его большим количеством бухт и заливов. Съемки с борта МС могут успешно дополнять большие НИС, работая на мелководных прибрежных акваториях, где использование больших НИС нецелесообразно или невозможно. Кроме того, именно с борта МС следует проводить учетные работы по объектам прибрежного комплекса, которые осваиваются

в небольших объемах, поскольку использование среднетоннажных судов для учета этих объектов неоправданно в силу высокой стоимости НИР.

Итак, оптимальный способ организации НИР в прибрежной зоне – это использование МС для выполнения комплексных учетных работ. Ежегодное проведение съемок на одних и тех же участках обеспечивает получение повторяемых репрезентативных материалов. Использование МС большего размера и дооснащение их современными техническими средствами способно значительно расширить возможности проведения НИР. Стоимость проведения таких НИР минимальна и позволяет успешно проводить учетные работы даже в условиях недостатка финансирования. Учетные съемки с борта МС следует строить на основании анализа и в дополнение к материалам, получаемых на больших НИС. Использование МС перспективно во множестве районов Дальнего Востока России.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИКРЫ ОХОТСКОЙ СЕЛЬДИ В ПРЕДЕЛАХ ПОЯСА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЗОМ

Из нескольких популяций сельди, обитающих в Охотском море, охотская в настоящее время является наиболее многочисленной (Булгакова, Смирнов, 2016). Биомасса ее нерестового запаса последние годы превышает 2 млн т (Дуленин и др., 2023). Это самая крупная эксплуатируемая сельдевая популяция в мире и второй по значимости после минтая объект добычи в северной части Охотского моря (Фархутдинов, 2007; Панфилов, Смирнов, 2021). Численность этой популяции в последние годы росла (Дуленин, Диденко, 2021). Перечисленные обстоятельства показывают как теоретическую, так и практическую актуальность изучения связей между общими региональными характеристиками пояса сублиторальной растительности СЗОМ и охотской популяцией сельди.

Благодаря нересту сельди на макрофиты, в пределах пояса растительности СЗОМ возникает сезонная АЗ второго порядка, что согласуется с представлениями Дж. Симпсона (1948) о системах АЗ. Первые описательные сведения о расположении нерестилищ охотской сельди привел Б.Н. Аюшев (1947). В начальный период их изучения считалось, что сельдь нерестится преимущественно на литорали (Галкина, 1960). Однако вскоре выяснилось, что основной зоной нереста является сублитораль, где для определения площади нерестилищ стали использовать сначала дражные (Тюрнин, 1967), а потом и водолазные съёмки вместе с авиаучётными работами для определения площади локальных нерестилищ и плотности кладок отложенной на них икры (Качина, 1967; Фархутдинов, 2005; 2007; Пономарев, 2012). Подобными же методами пользуются и за рубежом (Biggs, Funk, 1988; Šaškov et al., 2014; McGowan et al., 2021 и др.). Нерестовый ареал популяции простирается у материковых побережий северо-западной части Охотского моря от Удской губы на юге до Тауйской губы на севере (Тюрнин, 1973). Его общая протяжённость составляет более 1000 км. За весь период исследований обнаружено 107 локальных нерестилищ; их потенциальная площадь оценена в 77,956 км² (Фархутдинов и др., 1996). Реальная площадь нерестилищ была значительно меньше: ранее в разные годы она колебалась в пределах от 1,5 до 30 км² (Тюрнин, 1973; Бенко и др., 1987). Основные нерестилища расположены на участках от мыса Борисова на юго-западе до Ейринейской губы на северо-востоке района (Тюрнин, 1967; Пономарев, 2012).

В качестве нерестового субстрата сельдью безвыборочно используется вся подводная растительность. Ранее был определён процент встречаемости икры на разных видах макрофитов (Суховеева, 1976), изучена мощность их обыкновения (Бенко и др., 1987). Далее исследованы качественные характеристики нерестилищ, развитие и выживаемость на них икры (Тюрнин, 1973; Пономарев, 2012). В ряде работ (Белый, 2008а, б, 2009, 2013) обсуждались характеристи-

ки обькрения, полученные у северо-восточного края нерестового ареала, преимущественно вне основной его части. При этом, количественные закономерности распределения обькрения на нерестовых субстратах в пространстве и времени в пределах основной части нерестового ареала, т.е. от зал. Аян до Ейринейской губы, до сих пор не были изучены. Зависимости между численностью родительских поколений сельди и количественными характеристиками нерестилищ были исследованы отчасти, преимущественно на материалах тех лет, когда популяция охотской сельди была в депрессивном состоянии (Фархутдинов, 2005; Пономарев, 2012).

Исследование таких закономерностей имеет важное практическое значение для оценки состояния запаса сельди. Чтобы их выявить, было необходимо:

А) Установить закономерности изменения обькрения во времени в период роста численности охотской популяции сельди.

Б) Показать связь характеристик обькрения с общим количеством отложенной на нерестилищах икры при современном состоянии популяции охотской сельди.

В) Описать особенности распределения обькрения в пространстве (по географической широте вдоль побережья и по глубине).

Количественные изменения распределения донных макрофитов в пространстве и времени в районе расположения основных нерестилищ сельди уже проанализированы (Дуленин, 2015, 2016, 2020д). Однако было целесообразно показать имеющиеся связи с учетом современных данных. Настоящее приложение представляет результаты проведённого анализа.

За период относительно высокой численности сельди с 2008 по 2020 гг. статистически значимо росла численность нерестового запаса (ЧНЗ) охотской популяции сельди ($\alpha=0,28\pm0,07$, $R^2=0,62$, $p=0,002$), общее количество откладываемой икры ($\alpha=8,52\pm2,11$, $R^2=0,62$, $p=0,002$) и общая площадь нерестилищ в пределах пояса макрофитов ($\alpha=1,34\pm0,4$, $R^2=0,53$, $p=0,007$), определяемые по данным ежегодных икорных съёмов (рис. 1). При этом среднегодовая плотность обькрения (ПлО), наоборот, была относительно постоянна (с некоторыми исключениями) и не показывала статистически значимого тренда ($\alpha=0,01\pm0,05$, $R^2=0,02$, $p=0,67$).

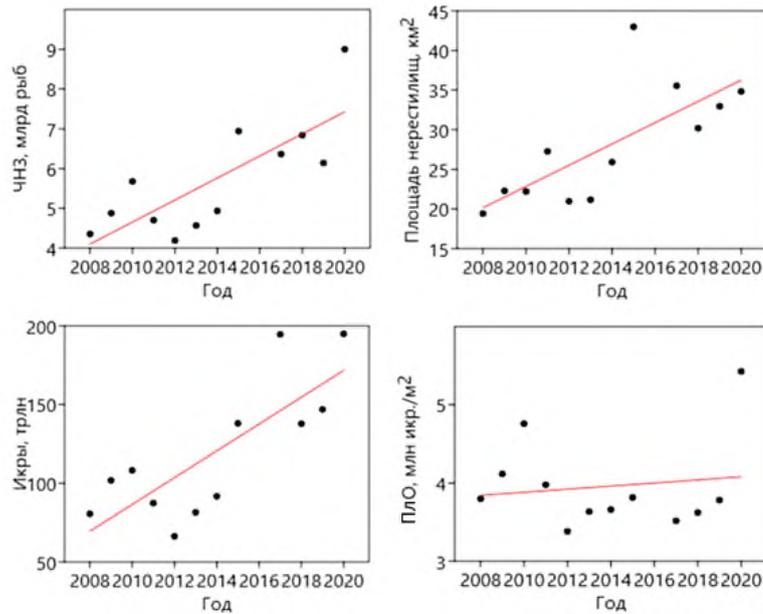


Рисунок 1 – Межгодовая динамика показателей, определяемых во время икорных съёмов. Расшифровку аббревиатур см. в тексте выше

Сказанное даёт основания рассмотреть связь площади нерестилищ, ПЛО и связанных с ними показателей – количества откладываемой икры и ЧНЗ (рис. 2). Зависимости количества отложенной икры ($\alpha=4,6\pm 1,7$, $R^2=0,61$, $p<0,003$) и ЧНЗ ($\alpha=0,15\pm 0,04$, $R^2=0,59$, $p<0,003$) от площади были хорошо выражены. В то же время, зависимости количества отложенной икры ($\alpha=37,8\pm 17$, $R^2=0,33$, $p=0,05$) и ЧНЗ ($\alpha=1,4\pm 0,6$, $R^2=0,36$, $p=0,04$) от ПЛО обыкрения были выражены гораздо слабее, показывая, тем не менее, статистически значимые восходящие тренды. Однако детальное рассмотрение графиков (рис. 2, внизу) показывает, что наклон линий трендов обусловлен только одной точкой (194 трлн икринок и 9 млрд рыб нерестового запаса, соответственно), т.е. нетипичными значениями сверхурожайного 2020 г. Исключение этой точки на каждом из графиков позволяет выявить реальную картину – зависимость количества отложенной икры ($\alpha=-0,98\pm 24,6$, $R^2=0,0002$, $p=0,97$) и ЧНЗ ($\alpha=0,12\pm 0,9$, $R^2=0,002$, $p=0,9$) от среднегодовой плотности обыкрения растительности отсутствует (рис. 5.3.2, тренды выделены жирным).

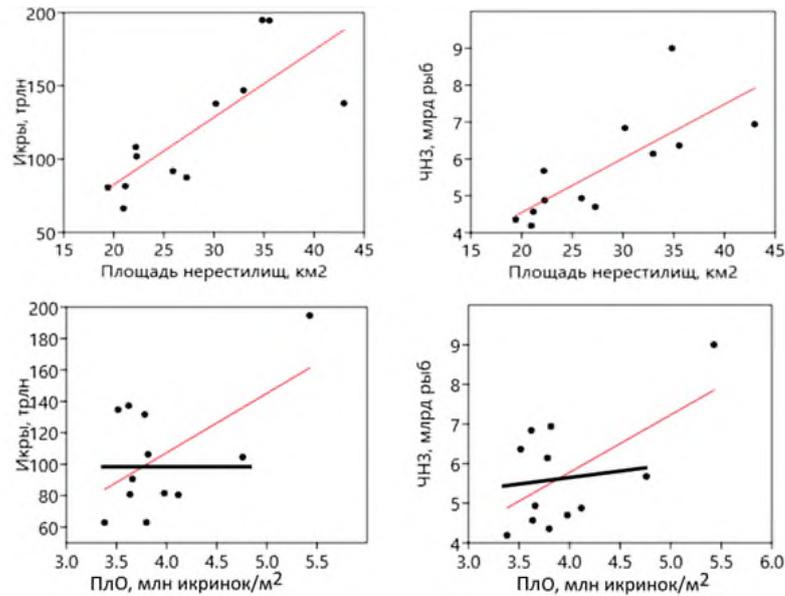


Рисунок 2 – Зависимости количества откладываемой икры и ЧНЗ от площади нерестилищ и ПЛО по данным 2008–2020 гг. Жирным проведены тренды с исключёнными данными сверхурожайного поколения 2020 г., пояснения см. в тексте

Далее необходимо рассмотреть, каковы зависимости количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ и средней ПЛО на них по данным съёмки отдельных лет. По данным наиболее информативной съёмки 2020 г. (рис. 3), выявленные особенности в целом повторялись: связь количества отложенной икры и площади локальных нерестилищ была чрезвычайно тесна ($\alpha=6,62\pm 0,4$, $R^2=0,94$, $p<0,0001$), а та же самая связь со средней ПЛО на нерестилищах слаба и статистически незначима ($\alpha=1,6\pm 1,21$, $R^2=0,09$, $p=0,19$).

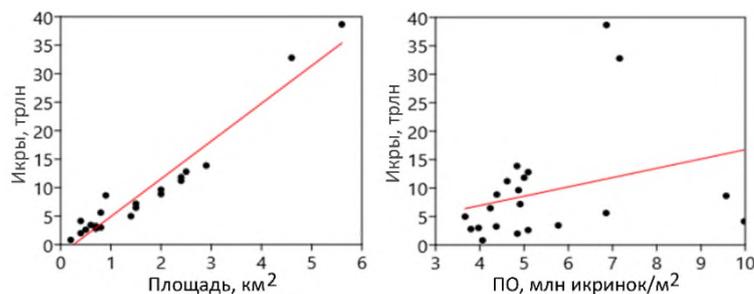


Рисунок 3 – Зависимости количества откладываемой икры от площади локальных нерестилищ и средней ПЛО на них в 2020 г.

Анализ параметров линейной регрессии зависимости «площадь локальных нерестилищ – количество икры» за годы наблюдений (табл. 1) показал, что увеличение площади локального нерестилища на каждый квадратный километр давало прирост в среднем почти на 5 трлн отложенных икринок. Угловые коэффициенты наклона линии регрессии α год от года не имели статистически значимых отличий, коэффициент их вариации был мал. Средний коэффициент детерминации R^2 напротив, был весьма высок. Коэффициенты детерминации были стабильны во

времени – их изменения отличались минимальным коэффициентом вариации. В то же время, коэффициенты вариации показателей линейной регрессии зависимости «ПлО – количество икры», весьма высоки. Результаты одновыборочного теста Вилкоксона выявили, что межгодовые изменения угловых коэффициентов регрессии и коэффициентов её детерминации для обоих показателей статистически незначимы.

Анализ зависимостей количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ и их ПлО за все годы наблюдений показывает разное качество этих моделей (рис. 4). В отличие от ранее рассмотренных линейных, зависимость количества икры от площади локальных нерестилищ по многолетним данным (рис. 4, слева) имела степенной характер ($y=0,41x^2+3,27x+0,46$). Зависимость количества икры от площади локальных нерестилищ была выражена очень сильно ($R^2=0,87$, $F=1182,8$, $p<0,0001$). Такая же зависимость от плотности (рис. 4, справа) также имела степенной характер ($y=-0,12x^2+2,47x-3,87$), однако была выражена плохо и имела малый коэффициент детерминации ($R^2=0,14$, $F=28,7$, $p<0,0001$). Интересна связь средней ПлО локальных нерестилищ и их площади (рис. 4, в центре). Её уместно описать в виде линейной зависимости, рассмотрев параметры её регрессии ($\alpha=0,22\pm 0,08$, $R^2=0,02$, $p=0,02$). Регрессия статистически значима, однако её угловой коэффициент мал: увеличение площади локального нерестилища на каждый квадратный километр даёт прирост средней ПлО на 0,2 млн икринок/м².

Таблица 1 – Межгодовая динамика параметров линейной регрессии площади нерестилищ и ПлО

Год	Зависимость площади нерестилищ от количества		Зависимость средней ПлО от количества икры	
	α	R^2	α	R^2
2008	4,7	0,86	1,6	0,36
2009	5,3	0,96	1,4	0,07
2010	6,3	0,90	0,9	0,17
2011	4,6	0,96	0,4	0,25
2012	4,4	0,91	1,1	0,17
2013	4,6	0,92	1,4	0,37
2014	3,2	0,72	1,4	0,08
2015	4,2	0,98	1,4	0,55
2017	4,5	0,98	3,1	0,30
2018	4,9	0,99	4,0	0,38
2019	5,18	0,95	5,7	0,48
2020	6,3	0,90	0,90	0,17
Тест Вилкоксона, p	0,56	0,75	0,59	0,69
Коэффициент вариации	17,8	8,1	79	55
Среднее \pm ст. ошибка	4,8 \pm 0,25	0,92 \pm 0,02	2 \pm 0,44	0,28 \pm 0,04

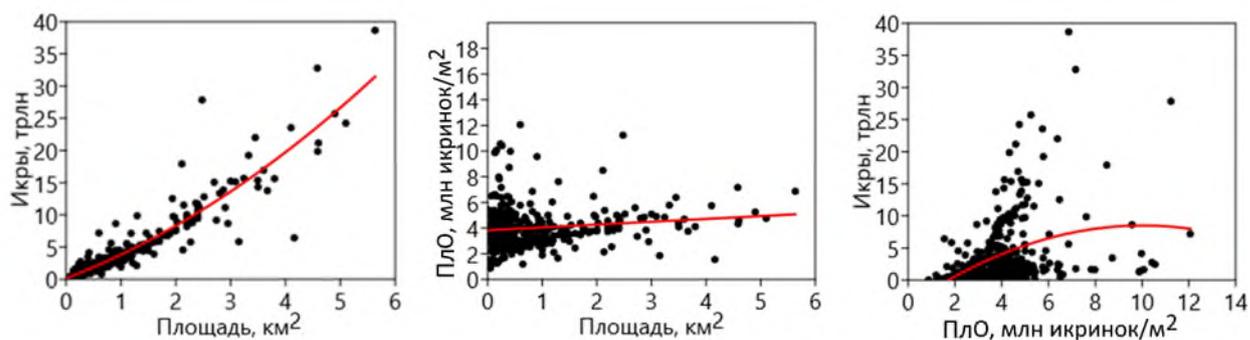


Рисунок 4 – Зависимости между количеством отложенной на макрофиты икры, площадью локальных нерестилищ и средней ПЛО на них по данным 2008–2020 гг.

Поскольку использованные данные свидетельствуют, что ЧНЗ и количество икры были сильно связаны с общей площадью нерестилищ, это позволяет высказать предположение, что площадь нерестилищ можно саму по себе использовать для расчёта численности родительских поколений и количества отложенной икры. В то же время относительно постоянные среднеголетние значения ПЛО (рис. 1) не имели значимой связи с количеством икры и ЧНЗ (рис. 4), что снижает их ценность.

Логично предположить, что отмеченные закономерности будут выражены сильнее на множестве локальных нерестилищ. Это действительно так: при рассмотрении локальных нерестилищ в отдельные годы (табл. 1, рис. 5) видно, что коэффициенты детерминации зависимости количества отложенной икры от площади нерестилищ всегда очень высоки, а от ПЛО – низки. Средняя величина коэффициента детерминации для зависимости количества отложенной икры от площади в 3 раза выше, чем для такой зависимости от плотности.

Высокие значения коэффициентов детерминации для зависимости «площадь–количество икры» дали основания объединить данные по локальным нерестилищам за все годы наблюдений, чтобы получить итоговую зависимость по многолетним данным (рис. 4, слева). Эта зависимость оказалась пригодна для расчёта количества отложенной икры на локальных нерестилищах. Её степенной характер довольно легко поддаётся биологическому истолкованию: наибольшее количество икры откладывается на самых крупных нерестилищах (зал. Алдома, Ейринейская губа). Эти нерестилища закрытого типа, где благодаря защите от штормов достигается бóльшая эффективность нереста (Пономарев, 2012). Статистическая значимость зависимости роста ПЛО на крупных нерестилищах (рис. 4, справа) подтверждает этот тезис. Однако величина углового коэффициента показала, что при росте площади локальных нерестилищ на каждый квадратный километр ПЛО увеличивается в среднем лишь на 4,8 %, что для практики несущественно. Весьма слабая зависимость количества икры от ПЛО на локальных нерестилищах по многолетним данным (рис. 4, в центре), обуславливающая количество отложенной икры лишь на 14 %, показывала, что ею при расчётах вполне можно пренебречь. Тот факт, что показа-

тели ПЛО разных лет (рис. 5, табл. 2) большинства нерестилищ (рис. 6) и были сходны и статистически значимо не отличались, позволяло считать среднее значение ПЛО относительно постоянным.

Средняя ПЛО (5,66 млн икринок/м²) в сверхурожайном 2020 г. была на четверть выше среднемноголетнего значения (4,17 млн икринок/м²). Средние значения ПЛО в разные годы были близки, однако распределения имели значительное количество выбросов (рис. 5). Нерестилища малой площади отличались широким размахом ПЛО (0,3–12,0 млн икринок/м²), в то время как на больших нерестилищах этот показатель был более стабилен (2–7 млн икринок/м²). Коэффициент вариации ПЛО за годы наблюдений (14,1 %) был невелик.

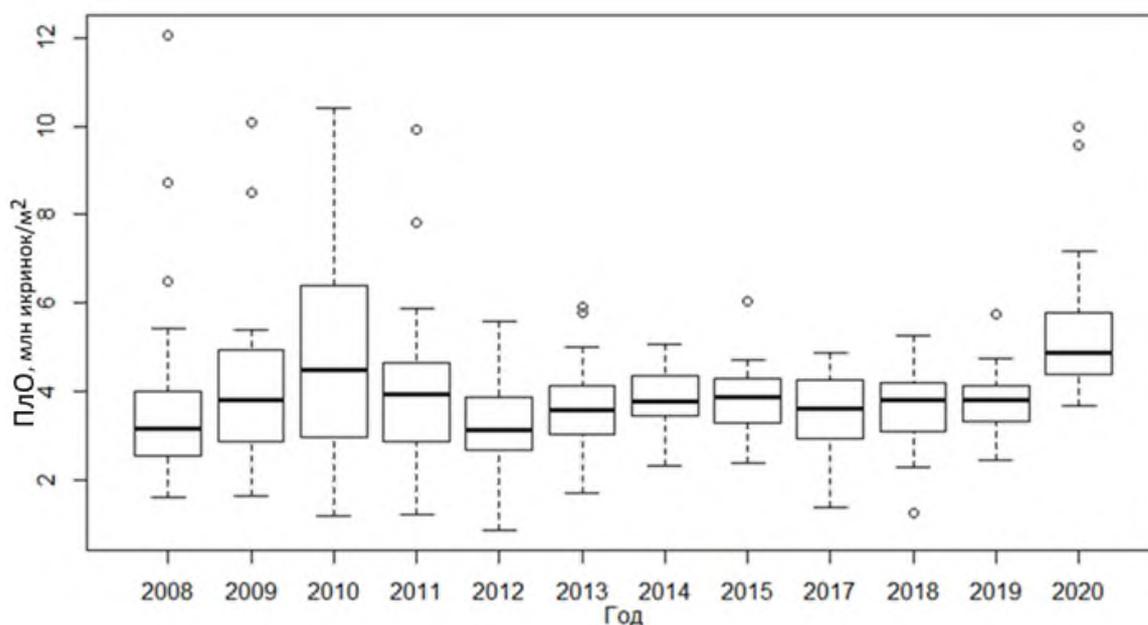


Рис. 5 – Распределение ПЛО в пределах пояса макрофитов в отдельные годы

Результаты проверки распределения ПЛО локальных нерестилищ разных лет на наличие значимых различий с помощью множественного критерия Краскела-Уоллиса ($\chi^2=40,549$, $p<0,0001$) позволили констатировать наличие статистически значимых различий между распределениями плотности в разные годы. Результаты теста Вилкоксона с поправкой Бонферони показывают, что они были обусловлены распределением ПЛО сверхурожайного поколения ПЛО 2020 г. (табл. 2). После исключения данных 2020 г. результаты повторного сравнения с помощью множественного критерия Краскела-Уоллиса ($\chi^2=17,48$, $p<0,06$) подтвердили отсутствие статистически значимых различий в остальном массиве данных.

Таблица 2 – Результаты множественного сравнения распределений ПЛО в пределах пояса макрофитов за 12 лет с помощью теста Вилкоксона (поправка Бонферони: $p^*=0,05/12=0,00417$)

Год	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017	2018	2019	2020
Значение p	0,01638	0,87992	0,01538	0,96253	0,01223	0,13591	0,6996	0,79675	0,14144	0,28334	0,70632	0,00001

Аналогично, ПЛО на отдельных нерестилищах по данным 2008–2020 гг. варьировала в широких пределах довольно хаотично (рис. 6), при этом из всех показанных нерестилищ ПЛО значимо отличались от генеральной совокупности только на трёх (у р. Лантарь, у м. Мусикан и в бух. Ларганда). Примечательно, что на крупнейших нерестилищах в зал. Алдома и губе Ейриной средние показатели ПЛО практически одинаковы.

Поскольку ПЛО оказалась слабо связана с другими параметрами, имело смысл попытаться использовать другой показатель, который отражал бы количество отложенной на субстрат икры, например массовую долю икры (МДИ, %) на макрофитах. Целесообразно рассмотреть его динамику (рис. 7). Хорошо видно, что межгодовая динамика МДИ была выражена слабо ($\alpha=0,49\pm 0,2$, $R^2=0,38$, $p=0,03$). Тренд, хотя и был статистически значим, но имел низкий коэффициент детерминации. Величина углового коэффициента наклона линии регрессии была мала: МДИ увеличивался менее, чем на 0,5 % в год. Связь МДИ с количеством отложенной икры была близка к статистически значимой, но также слабой ($\alpha=0,04\pm 0,02$, $R^2=0,25$, $p=0,09$). В 2020 г. средняя МДИ (83 %) была на 6 % выше среднемноголетней (77 %, соответственно). Коэффициент вариации МДИ за годы наблюдений (4,1 %) был весьма низок.

Если рост количества отложенной икры ведёт, главным образом, к увеличению площади задействованных нерестилищ, следует предполагать, что распределение относительных показателей обькрения: ПЛО и МДИ в пространстве должно быть относительно стабильным. Действительно, Р.К. Фархутдинов (2005) отмечал, что «При высокой численности стада заполнение всех нерестилищ равномерное», хотя и не приводил их количественных характеристик. Такое наблюдение вполне подтверждается анализом как последних полученных, так и многолетних материалов (рис. 9, 10).

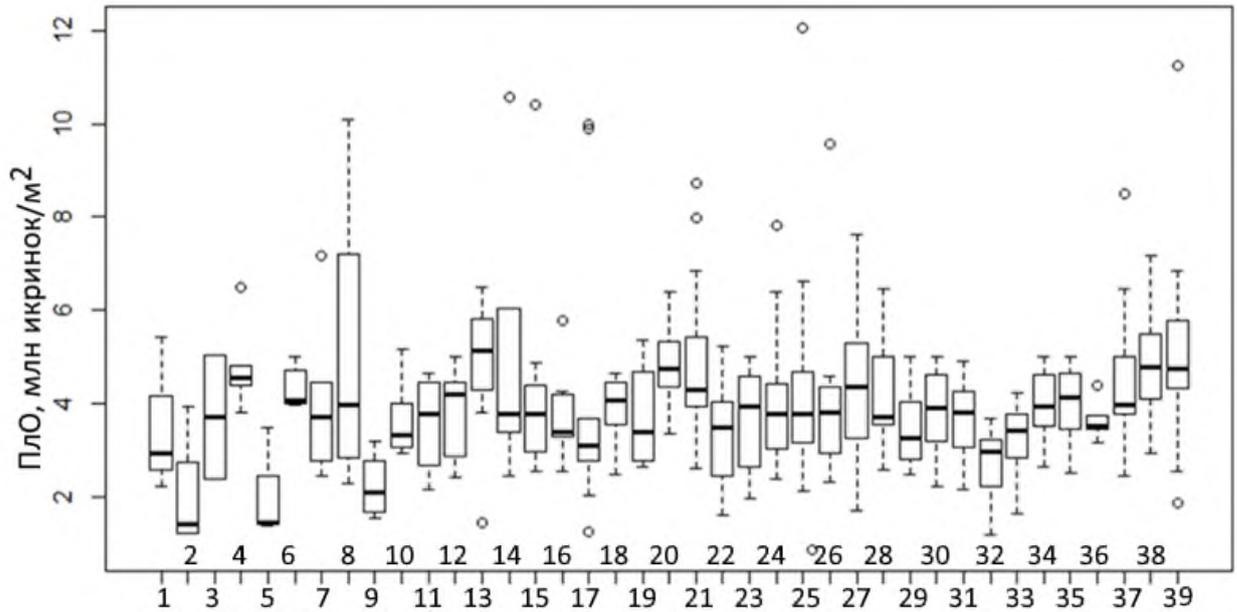


Рисунок 6 – Распределение ПЛО на основных нерестилищах в 2008–2020 гг. Нерестилища на участках: 1 – м. Борисова, 2 – р. Лантарь, 3 – зал. Ушки, 4 – р. Нельба, 5 – м. Мусикан, 6 – р. Амачанка, 7 – м. Грендя, 8 – м. Угол, 9 – бухта Ларганда, 10 – м. Мирмолан, 11 – м. Низкий, 12 – м. Нонгдан, 13 – м. Улканский, 14 – м. Мальминский, 15 – бухта Эгильская, 16 – р. Верганит, 17 – р. Сахалинка, 18 – р. Отында, 19 – м. Плоский (южный), 20 – п-ов Нурки, 21 – зал. Аян, 22 – бухта Федора, 23 – р. Унчэ, 24 – м. Ханянгда, 25 – р. Няча, 26 – бухта Лошадиная, 27 – зал. Феодота, 28 – р. Тукчи, 29 – бухта Кекра, 30 – р. Кулюкли, 31 – бухта Шилки, 32 – бухта Тунгусская, 33 – бухта Круглая, 34 – р. Мана, 35 – м. Плоский (северный), 36 – р. Мунгая, 37 – м. Оджан, 38 – губа Ейринейская, 39 – зал. Алдома

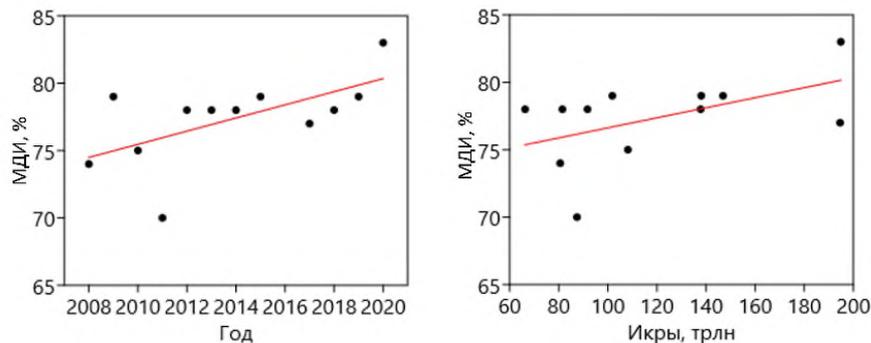


Рисунок 7 – Динамика среднемноголетних значений МДИ в пределах пояса макрофитов

На графиках широтного распределения линии тренда располагаются почти параллельно оси x (рис. 8). В 2020 г. изменения значений ПЛО ($\alpha=-0,0005\pm 0,22$, $R^2<0,0001$, $p=0,99$) и МДИ ($\alpha=-0,5\pm 0,28$, $R^2=0,05$, $p=0,08$) по широте были статистически незначимы. Угловой коэффициент линии регрессии показывает, что ПЛО снижалась с каждым градусом широты на 500 икринок/ m^2 при среднем значении 5,66 млн икринок/ m^2 , а МДИ – на 0,5 %, при среднем значении 83,4 %, соответственно. Эти зависимости по многолетним данным хотя и показывают статистическую значимость (ПЛО: $\alpha=-0,06\pm 0,04$, $R^2=0,0006$, $p=0,14$, МДИ: $\alpha=-0,47\pm 0,11$, $R^2=0,002$, $p<0,0001$), но имеют столь же пренебрежимо малую величину широтных изменений.

Линии трендов этих показателей свидетельствуют и о почти равномерном распределении их значений по глубине (рис. 9). Изменения ПЛО с глубиной в 2020 г. были статистически незначимы ($\alpha=-0,22\pm 0,14$, $R^2=0,008$, $p=0,12$), а по многолетним данным ($\alpha=-0,06\pm 0,03$, $R^2=0,001$, $p=0,02$) хотя и значимы, но крайне невелики. Распределение МДИ с глубиной повторяло картину, выявленную для ПЛО: её средние значения почти не менялись с глубиной. В 2020 г. ($\alpha=-0,26\pm 0,23$, $R^2=0,003$, $p=0,25$) доля обыкрения менялась в среднем лишь на четверть процента с каждым метром глубины. По многолетним данным ($\alpha=-0,1\pm 0,1$, $R^2=0,0003$, $p=0,28$) изменения были еще менее выражены: доля обыкрения снижалась в среднем на 0,1 % с каждым метром глубины. В обоих случаях изменения были статистически незначимы. Сами обыкренные субстраты находятся преимущественно на мелководьях (рис. 9): 73 % проб обыкрения по данным 2020 г. и 79 % проб по многолетним данным собраны с глубин не более 6 м. Наибольшее количество проб собраны с глубин 3–4 м.

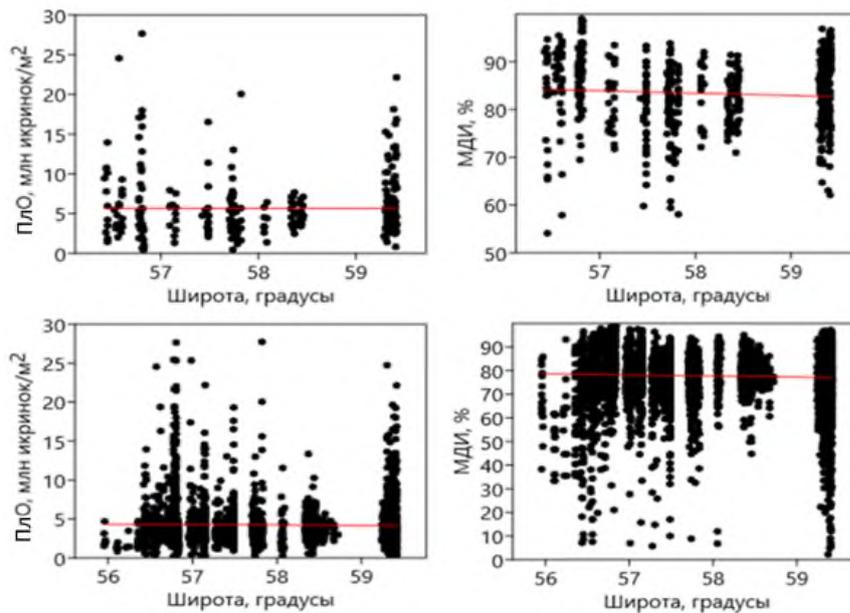


Рисунок 8 – Распределение показателей обыкрения на нерестилищах сельди в пределах пояса макрофитов по широте, сверху – по данным 2020 г., внизу – по данным 2010¹¹–2020 гг.

Наиболее наглядный пример равномерного распределения обыкрения в пространстве – практически одинаковые среднееголетние ПЛО на крупнейших нерестилищах залива Алдома и Ейринойской губы, находящихся в противоположных концах нерестового ареала на расстоянии около 600 км друг от друга. Кроме того, полученные результаты подтверждают предположение, что характер пространственного распределения обыкрения в целом соответствует харак-

¹¹ - Данные 2008 и 2009 гг. для построения этих графиков не использованы, поскольку в указанные годы съемки делали без применения спутниковой навигации, вследствие чего географические координаты станций неизвестны.

теру распределения растительных субстратов (Пономарев, 2012), также относительно стабильному в пространстве. Более высокая частота нереста на малых глубинах также легко объяснима: приуроченность нерестилиц к мелководьям уже отмечали Л.А. Галкина (1960) и М.Н. Белый (2011), связывая её с лучшим прогревом вод на мелководьях. Относительно постоянные средние значения ПЛО и МДИ на разных широтах означают равную общую интенсивность нереста на разных участках основной части нерестового ареала.

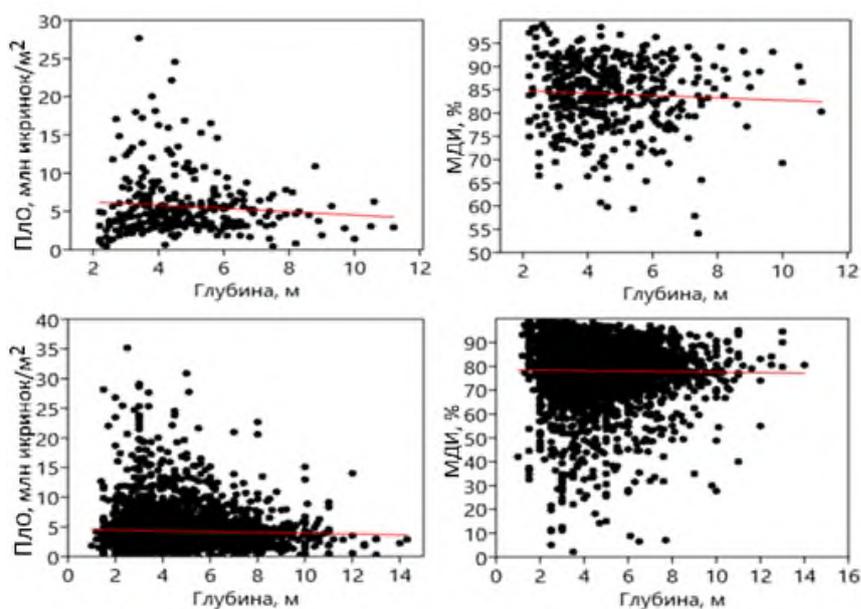


Рисунок 9 – Распределение показателей обькрения пояса макрофитов по глубине, вверху – по данным 2020 г., внизу – по данным 2008–2020 гг.

Результаты анализа взаимного вклада каждого показателя обькрения (табл. 3) в их общую изменчивость следует истолковывать таким образом, что ключевое влияние на прочие факторы оказывает площадь нерестилиц, весьма умеренное – МДИ и пренебрежимо малое – ПЛО.

Таблица 3 – Результаты анализа параметров обькрения локальных нерестилиц в пределах пояса макрофитов по данным 2008–2020 гг. методом главных компонент

Главные компоненты	Собственное значение дисперсии	Объясняемый процент дисперсии
Площадь нерестилиц	56,2	86,4
МДИ	8,6	13,2
ПЛО	0,3	0,4

В целом, осмысливая закономерности, показанные Р.К. Фархутдиновым (2005), С.Д. Пономаревым (2012) и выявленные в настоящей работе, следует сделать вывод о том, что при тяжёлой ледовой обстановке, в условиях дефицита свободных ото льда нерестилиц, с увеличени-

ем численности подходов сельди закономерно растёт ПЛО. Однако в последние десятилетия, в связи с общей тенденцией к снижению ледовитости Охотского моря (Зуенко и др., 2018), ЧНЗ отражается, прежде всего, на площади нерестилищ, при этом обыкновение на нерестилищах распределяется относительно равномерно как по широтному градиенту (в разных частях нерестового ареала), так и по глубине.

Далее, если количество отложенной икры зависит от площади нерестилищ столь сильно, как показано выше (рис. 4 слева), есть смысл проверить, как результаты расчёта количества отложенной икры по уравнению зависимости от площади соотносятся с расчётами по классической методике икорных съёмов (Фархутдинов, 2005). До 2022 г. графики хорошо соответствуют друг другу (рис. 10). Средняя и максимальная величины разности составляют для расчёта по площади 11 и 22 %.

Результаты расчётов стандартным методом за все годы, кроме 2022, весьма тесно коррелируют с результатами расчётов по площади нерестилищ ($r_s=0,94$). Уровень статистической значимости всех корреляций весьма высок ($p<0,0001$).

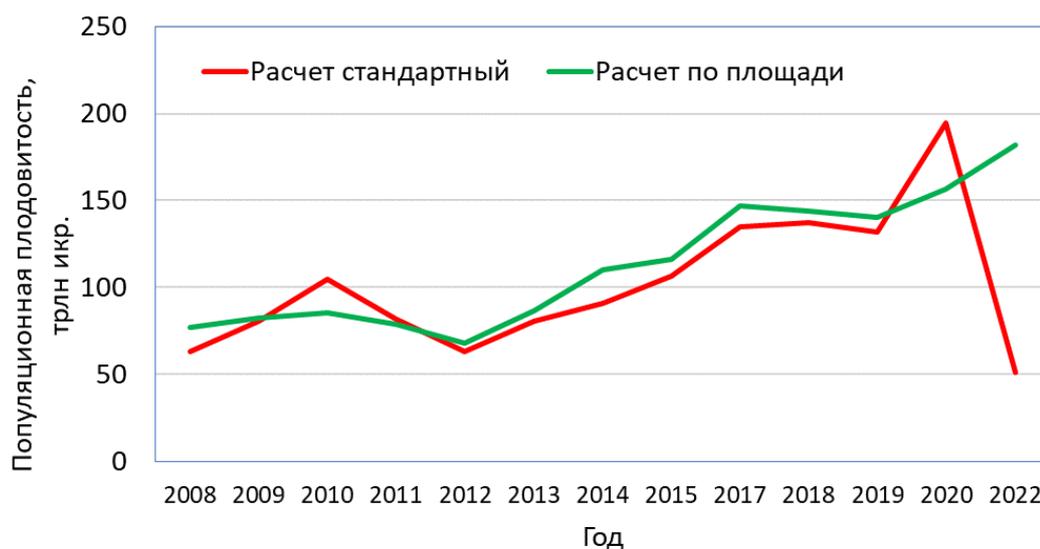


Рисунок 10 – Результаты расчёта популяционной плодовитости сельди разными способами

Тестовые расчёты количества отложенной икры (рис. 10) разными способами весьма удовлетворительно подтверждают зависимость популяционной плодовитости охотской сельди от площади задействованных нерестилищ: расчёт по уравнению зависимости количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ даёт хорошие результаты, мало отличающиеся от результатов применения классического метода.

Однако по 2022 г. результаты расчетов разными способами радикально отличались, чему были естественные причины. В 2022 г. в результате урагана со скоростью ветра до 35 м/с большая часть биомассы водорослей в районе исследований была уничтожена (суммарная УБМ на

станциях $1,5 \text{ кг/м}^2$ против среднемноголетней УБМ $4,9 \text{ кг/м}^2$). Тем не менее, учтенная площадь нерестилищ сельди на стандартных участках оказалась на уровне, близком к максимальному в последние годы: $38,7 \text{ км}^2$. Рассчитанная популяционная плодовитость в 182 трлн икр. близка к уровню последних урожайных лет (2017-2020 гг.): 138-195 трлн икр. Это относится и к ЧНЗ в 6,513 млрд рыб: 6,141-9,000 млрд рыб. В то же время, стандартный расчет по ПЛО дает заведомо заниженные результаты: 51 трлн икр. и 1,936 млрд рыб, что соответствует депрессивному состоянию популяции охотской сельди, имевшему место в начале 2000-х годов. Между тем биологические показатели и показатели промысла свидетельствуют о высокой численности и стабильном состоянии этой популяции (Панфилов, Смирнов, 2021; Дуленин и др., 2023). Таким образом, в условиях катастрофических нарушений пояса растительности именно расчеты по площади нерестилищ позволяют адекватно оценить популяционные показатели охотской сельди.

Обсудим полученные результаты. Разумно предположить, что если пояс донных макрофитов является основным нерестовым субстратом сельди, то закономерности распределения обькрения должны повторять таковые для пояса макрофитов, который имеет черты стабильности своих количественных показателей в пространстве и времени (Дуленин, 2015, 2016, 2017). Иными словами, априори следовало полагать, что и обькрение должно относительно равномерно распределяться в пространстве (в широтном направлении и по глубине) и иметь черты стабильности во времени. Однако первые проанализированные данные не соответствуют этой гипотезе (рис. 1): площадь нерестилищ и количество откладываемой на нерестилищах икры в последние десятилетия растут вместе с ростом ЧНЗ. При всем том, стабильность во времени демонстрирует ПЛО, значительное превышение которого, по сравнению со среднемноголетним, отмечено только в сверхурожайном 2020 г.

Поскольку для расчёта количества икры и ЧНЗ стандартным методом используются два показателя: площадь нерестилищ и ПЛО, обсудим связь каждого из них с количеством икры и ЧНЗ по обобщённым данным съёмов разных лет, чтобы выяснить, какой из этих показателей лучше связан с количеством отложенной икры. Ранее Р.К. Фархутдинов (2005) указывал, что по данным 1968-2004 гг. «существует очень тесная зависимость плотности кладок икры от общего количества производителей. Связь между площадью нерестилищ и численностью родительского стада менее тесная...». Позднее С.Д. Пономарев (2012) по данным, полученным уже включительно до 2011 г., показал наличие тесной связи площади нерестилищ и ЧНЗ. Очевидно, различия в оценке связи этих показателей обусловлены тем, что бóльшая часть проанализированных Р.К. Фархутдиновым данных собрана в период депрессивного состояния популяции сельди (с 1970-х по начало 2000-х гг.), когда зависимость «ЧНЗ–площадь» была слабо выражена. Хорошую же связь между ПЛО и ЧНЗ, показанную Р.К. Фархутдиновым, следует объяснять тем, что по его наблюдениям «при низкой численности наблюдается локализация подходов на отдельных

нерестилищах, расположенных в основном в центре ареала» (Фархутдинов, 2007). В холодные годы, когда нерестилища заняты льдом, сельдь вынуждена нереститься на свободные ото льда участки пояса растительности в несколько подходов. Указанные особенности и обуславливают рост ПЛО в таких случаях. Однако С.Д. Пономарев проводил съёмки уже в период статистически значимого роста численности сельди и площади нерестилищ, что позволило ему более явно показать «площадную» зависимость. Кроме того, в XX веке площади определяли без использования спутниковой навигации, с весьма приблизительной точностью, что существенно ухудшало возможности оценки связи обсуждаемых показателей, а С.Д. Пономарев уже применял как спутниковую навигацию, так и программные средства оконтуривания нерестилищ. В настоящее время благодаря использованию подводной привязной видеотехники (Madsen, Wersal, 2017; Дуленин, Свиридов, 2021; Дуленин и др., 2022), которая позволяет надежно установить наличие обикрения (рис. 11) и геореферировать полученные снимки, площади определяют ещё более точно.

Далее, для картирования нерестилищ традиционно используют аэрофотосъёмку (Фархутдинов, 2007). Её точность значительно повышается при использовании БПЛА, позволяющих получить геореферированные фотоснимки (Бузмаков и др., 2016). Съёмка, выполненная нами в 2022 г. показала, что потребительские БПЛА позволяли обследовать участки протяжённостью 1-3 км и площадью до 1-5 км² за каждый вылет и до 20 км в течение дня, что соотносится с протяжённостью крупных локальных нерестилищ. Это даёт возможность точнее оценивать площади нерестилищ и выявлять имеющиеся зависимости более чётко.



Рисунок 11 – Фото с ТНПА обикренных участков и пустого дна

Итак, при современном состоянии популяции охотской сельди, количество откладываемой икры сказывается, прежде всего, на площади нерестилищ. Это должно означать, что вновь подходящая на нерест сельдь скорее осваивает незанятые нерестовые субстраты, чем нерестится на занятых. Такое предположение подтверждается наблюдениями М.Н. Белого (2011), по данным которого, сельди для нереста требуется непосредственный контакт с субстратом. Представляется, что подобное нерестовое поведение вполне объясняет механизм избегания занятых субстратов и выбора свободных. Это вполне биологически оправдано, поскольку излишнее увеличение плотности кладок ведёт к гибели нижних слоёв икры и снижению эффективности нереста (Пономарев, 2012). При этом нерестилища никогда не занимали всего пояса растительности. Иными словами, сельдь не испытывает дефицита нерестовых субстратов (по крайней мере, если нерестилища не закрыты льдом).

В целом следует констатировать, что консортивная связь между поясом макрофитов СЗОМ имеет лабильные и стабильные черты своей структуры, выраженные во времени и пространстве. Относительные показатели обикрения макрофитов (ПЛО и МДИ) относительно стабильны во времени, вдоль побережья и по глубине. В то же время абсолютные показатели обикрения – площадь нерестилищ и количество отложенной на них икры лабильны и связаны с численностью нерестового стада сельди и ледовитостью прибрежных вод СЗОМ.

Главное практическое следствие выявленных закономерностей состоит в том, что они позволяют упростить и сделать более точной оценку нерестового запаса сельди. При плотности обикрения, близкой к среднеголетним значениям, численность нерестового стада сельди можно напрямую рассчитать по площади нерестилищ. В случае катастрофических нарушений пояса растительности или значительных изменений условий нереста, выявленная зависимость между численностью нерестового запаса и площадью задействованных нерестилищ нарушается. Однако в этом случае знания о том, что плотности обикрения в основной части нерестового ареала охотской сельди остаются стабильными, позволяют значительно сократить объемы водозлазных работ и ускорить проведение учетных съемок на нерестилищах. Полученные результаты позволили увеличить объемы общего допустимого улова охотской сельди на 2024 и 2025 гг. на 20 тыс. т. ежегодно (с 290 до 310 тыс. т, с перспективой дальнейшего увеличения). Исходя из средней розничной цены сельди 200 руб./кг, ежегодный экономический эффект от этих мероприятий составляет 4 млрд руб.