

Научная статья

УДК 574.58(265.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-423-447

EDN: JIIMSW



ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ АССОЦИАЦИЙ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

А.А. Дуленин*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Сообщества сублиторальной растительности дальневосточных морей России до настоящего времени изучены слабо и бессистемно. Объем сообществ (от локального фитоценоза до всего пояса растительности отдельных районов), описанных разными исследователями, различался или не был ясно определен. Общей методологической основы, которая позволяла бы систематизировать их состав, до сих пор не было предложено. Такой основой для систематизации разнородных описаний может служить концепция адаптивной зоны (АЗ). АЗ понимается как участок растительного покрова, на котором условия обитания единственного вида столь благоприятны, что он преобладает по обилию над прочими, формируя фитоценозы с собственным доминированием. Множества фитоценозов с общим главным доминантом могут быть описаны как растительные ассоциации. Проведены инвентаризация и анализ распределения понимаемых таким образом ассоциаций сублиторальной растительности. Для этого из имеющихся литературных источников выбраны сведения о тех доминантах сублиторальной растительности, для которых в районах Дальнего Востока формируются АЗ. Использованы приведенные в этих источниках количественные данные либо словесные указания на то, что каждый обсуждаемый вид преобладает по обилию на некотором множестве участков растительности. В результате выделено 67 ассоциаций, распределенных в 13 районах Дальнего Востока. Треть ассоциаций распространены узко, в единственном районе, половина — умеренно, в 3–5 районах, остальные — широко, в 7–9 районах. Высокобореальные районы ценогического бедны (5–11 ассоциаций в каждом), низкобореальные богаты (23–31 ассоциация в каждом). Максимально сходен состав растительности районов Японского моря (не менее 62 %) и северных районов Охотского моря (не менее 73 %). Выраженные термоценогический ($\alpha = 1,7 \pm 0,3$, $R^2 = 0,71$, $p = 0,0006$) и флороценогический ($\alpha = 0,14 \pm 0,06$, $R^2 = 0,56$, $p = 0,05$) градиенты показывают, что увеличение числа ассоциаций с севера на юг закономерно. Оно соответствует правилу Гумбольдта-Уоллеса и представляет собой его фитоценогический аспект. Соотношение числа сообществ разных систематических групп может характеризовать термотропность растительности больших районов и локальных участков.

Ключевые слова: адаптивная зона, ассоциации растительности, сублитораль, дальневосточные моря, инвентаризация

* Дуленин Александр Алексеевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, dulenin@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3491-6805.

© Дуленин А.А., 2025

Для цитирования: Дуленин А.А. Инвентаризация ассоциаций сублиторальной растительности дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 3. — С. 423–447. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-423-447. EDN: JIIMSW.

Original article

Inventory of sublittoral vegetation associations in the Far Eastern Seas of Russia

Alexander A. Dulenin

Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),

13a, Amursky Blvd, Khabarovsk, 680038, Russia

Ph.D., leading researcher, dulenin@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3491-6805

Abstract. Sublittoral vegetation communities in the Russian Far Eastern Seas are still poorly and unsystematically studied. Scopes of the communities described by different authors are different or unclearly defined. Any general methodological framework that would allow systematizing their composition has not yet been proposed. The concept of adaptive zone (AZ) can be such methodological basis for systematizing diverse descriptions. AZ is understood as a vegetation cover area in which the living conditions of a single species are so favorable that it dominates in abundance over others and forms communities with its own dominance. Mosaic of these communities can be described as a vegetation association. Distribution of sublittoral vegetation communities in the Far Eastern Seas is inventoried and analyzed using this approach on the base of information on dominant species of sublittoral vegetation in all available scientific literature where both quantitative data and verbal notes on species domination in certain areas are selected. In total, 67 associations are identified in 13 areas of the Far Eastern Seas. One third of the associations are narrowly distributed in a single region, a half of them are moderately distributed in 3–5 regions, the others are widespread in 7–9 regions. High-boreal areas are cenotically poor (5–11 associations in each), low-boreal areas are cenotically rich (23–31 associations in each). Within the regions, the vegetation composition is distinguished by high similarity in the Japan Sea (at least 62 %) and the northern Okhotsk Sea (at least 73 %). Significant thermo-cenotic ($\alpha = 1.7 \pm 0.3$, $R^2 = 0.71$, $p = 0.0006$) and flora-cenotic ($\alpha = 0.14 \pm 0.06$, $R^2 = 0.56$, $p = 0.05$) gradients are noted as the indices of natural increasing of the associations quantity from north to south that corresponds to the Humboldt-Wallace rule and represents its phytocenotic aspect. The ratio in the number of communities belonging to different systematic groups can characterize thermotropism of vegetation in vast or local areas.

Keywords: adaptive zone, vegetation association, sublittoral zone, Far Eastern Seas, inventory

For citation: Dulenin A.A. Inventory of sublittoral vegetation associations in the Far Eastern Seas of Russia, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 3, pp. 423–447. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-423-447. EDN: JIIMSW.

Введение

Систематическое изучение морского макрофитобентоса дальневосточных морей России начато почти век назад с организацией Тихоокеанской научно-промысловой станции (ТОНС), будущего ТИНРО [Закс, 1927, 1929; Зинова, 1928, 1929; Гайл, 1930а, б, 1931]. Тем не менее макрофитобентос региона до сих пор изучен недостаточно и неравномерно. К настоящему времени относительно полно исследован видовой состав макрофитов [Перестенко, 1980, 1994; Ключкова, 1996, 1998; Ключкова и др., 2009а, б; Семкин и др., 2010а–в; и т.д.] и обобщены сведения о ресурсах водорослей и морских трав региона [Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ресурсы..., 2020].

Однако все еще крайне слабо и несистемно изучены сообщества донной растительности. Между тем именно в их границах сосредоточены промысловые запасы макрофитов [Дуленин, 2023, 2024а]. По большей части сублиторальные растительные сообщества описывали в Приморье, в частности в зал. Петра Великого. Наиболее полный обзор имеющейся литературы по растительности этого залива дан Т.Л. Калитой и А.В. Скрипцовой [2014]. Хотя список цитируемой ими литературы превышает 3 десятка публикаций, однако растительность даже этого залива они считают недоизученной.

Сообщества сублиторальной растительности других районов описаны в относительно небольшом числе публикаций: на Курильских островах [Гусарова, 1975; Огородников, 2003, 2007; Евсеева, 2007, 2009], у берегов Сахалина [Голиков и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992], в Охотском море [Возжинская, 1996; Перестенко, 1996а]. В последние годы растительные ассоциации северо-западных частей Японского и Охотского морей подробно охарактеризованы автором настоящей статьи [Дуленин, 2023, 2024а]. Л.П. Перестенко [1996б, 1997] выделила сообщества восточной Камчатки и Командорских островов. Сведения о доминировании отдельных видов в структуре растительности и о показателях их обилия содержатся в десятках публикаций и большей частью собраны в обобщениях, описывающих макрофитобентос Дальнего Востока и его ресурсы [Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ресурсы..., 2020], имеющих компилятивный характер.

Проблема систематизации сведений о ценотической структуре растительности региона состоит не столько в неполноте имеющихся сведений, сколько в разности подходов авторов, вследствие чего их описания представлялись несводимыми к «единому знаменателю». Действительно, ряд работ не содержали количественных характеристик растительности [Блинова, 1971; Перестенко, 1980, 1997], другие содержали количественные описания только отдельных фитоценозов, т.е. единичных участков однородной растительности [Скарлато и др., 1967; Голиков и др., 1985], в третьих не ясно, что описывали авторы: отдельные фитоценозы или сложенные ими ассоциации [Возжинская, 1996; Перестенко, 1996а, б, 1997], в четвертых в качестве растительного сообщества понимали весь разнородный пояс растительности целых островов [Огородников, 2003, 2007]. Проблема сравнимости объема сообществ имеет общий характер. Например, исследователи макрофитобентоса Черного моря выделяли там от 13 до 80 сообществ, сравнение которых вряд ли возможно [Афанасьев, Рубан, 2012].

Биологически адекватное описание донной морской растительности требует общей концепции, которая объясняла бы наблюдаемый характер распределения макрофитобентоса. Для морской растительности умеренных и высоких широт обычно формирование таких сообществ, в которых структура каждого из них определяется единственным доминирующим видом, в то время как обилие прочих оказывается существенно ниже [Taniguti, 1962; Скарлато и др., 1967; Огородников, 2003; Селиванова, 2004; den Hartog, 2016; и др.]. Показано, что каждая сублиторальная растительная ассоциация двух больших районов Дальнего Востока из описанных автором [Дуленин, 2023, 2024а] также представляет собой множество однородных фитоценозов с доминированием единственного вида главного яруса. Большинство выделенных ассоциаций может быть визуально опознано по этому главному доминанту [Дуленин, 2024б]. Такая их структура соответствует концепции адаптивной зоны (АЗ) [Симпсон, 1948; Волвенко, 2018, 2019], которая и может быть методологической основой для обобщения данных о сублиторальных растительных сообществах региона. Это означает, что растительные ассоциации региона могут быть выделены и по литературным данным при условии указаний на наличие в них единственного преобладающего по обилию вида. Для этих целей пригодны любые описания растительного покрова, даже те, в которых собственно сообщества не выделены. Такие данные являются необходимыми и достаточными для первичного выделения ассоциаций. Смысл и объем ассоциаций будут одинаковыми, что решает проблему их сравнения. В то же время показано [Дуленин, 2023, 2024а], что присутствие всех остальных видов: доминантов подчиненных ярусов, субдоминантов и сопутствующих — в ассоциациях статистически случайно. Это позволяет опустить данные о составе и структуре ценофлор ассоциаций на этапе их первичного обобщения. Они могут быть получены при дальнейших исследованиях и обобщены на этапе валидации выделенных ассоциаций.

Цель настоящей работы — на основании концепции АЗ инвентаризировать имеющиеся данные о сублиторальных растительных сообществах дальневосточных морей России, охарактеризовав основные закономерности их распространения.

Материалы и методы

Имеющиеся сведения об одинаковых чертах структуры растительных сообществ региона позволяют применить концепцию АЗ для инвентаризации и сравнения сублиторальной растительности дальневосточных морей России.

АЗ в настоящей работе понимается как один или множество участков растительного покрова, где условия обитания единственного вида столь благоприятны, что он преобладает по обилию над всеми прочими, формируя один или множество фитоценозов с собственным доминированием [по: Волвенко, 2018, с изменениями].

Растительная ассоциация понимается как группа однородных фитоценозов с единообразной физиономией [по: Миркин и др., 1989, с изменениями]. Она всегда представляет собой множество участков АЗ единственного вида — главного доминанта группы фитоценозов, объединяемых в ассоциацию [Дуленин, 2023, 2024а].

Для инвентаризации сообществ из имеющихся литературных источников выбраны сведения о тех доминантах сублиторальной растительности, которые в разных районах Дальнего Востока формируют АЗ. Для этого использованы приведенные в этих источниках количественные и качественные данные либо словесные указания на то, что каждый обсуждаемый вид образует АЗ, т.е. количественно преобладает на отдельных участках растительности. Использованы как публикации ценологического характера, так и работы, не имеющие описаний сообществ, но содержащие необходимые данные о доминировании. Из-за отсутствия видов, надежно связанных в сообществе с главным доминантом [Дуленин, 2023, 2024а], при инвентаризации сообществ данные о доминантах подчиненных ярусов, субдоминантах и сопутствующих видах не анализировали. Обобщены сведения, содержащиеся в наиболее информативных публикациях. Проанализирована растительность глубин от 0 до 20–40 м. Сообщества, не опускающиеся ниже сублиторальной каймы (0–1 м глубины), которые не всегда могут быть четко отделены от литоральной растительности, исключены из рассмотрения.

Для анализа пространственного распределения растительности дальневосточных морей они были условно разделены на 13 районов, относительно сходных по характеру берегов и экологическим условиям (прежде всего по температурам воды) с приблизительно равной протяженностью береговой линии (порядка тысячи километров). Эти районы с указаниями доминантов АЗ, найденных в литературе и использованных для дальнейшего анализа, перечислены ниже.

1. Приморье. В качестве наиболее обильных доминантов отдельных сообществ О.А. Скарлато с соавторами [1967] для зал. Посыета были указаны *Costaria costata* (C. Agardh) De A. Saunders, *Desmarestia viridis* (O.F. Müller) J.V. Lamouroux, *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *S. latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *S. cichorioides* (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *Sargassum miyabei* Yendo, *S. pallidum* (Turner) C. Agardh, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, *Corallina officinalis* Linnaeus, *Phyllospadix iwatensis* Makino, *Zostera asiatica* Miki, *Z. marina* Linnaeus, Л.П. Перестенко [1980] для зал. Петра Великого — *Ahnfeltia fastigiata* (Endlicher) Makienko, *Antithamnion sparsum* Tokida, *Chondrus pinnulatus* (Harvey) Okamura, *Chorda asiatica* Sasaki et Kawai, *Costaria costata*, *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye, *Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh, *Desmarestia viridis*, *Odonthalia corimbifera* (S.G. Gmelin) Greville, *Phyllospadix iwatensis*, *Ptilota filicina* J. Agardh, *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville, *Rhodomela teres* (Perestenko) Masuda, *Saccharina cichorioides*, *S. latissima*, *S. japonica*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau et T. Thibaut, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, *Turnerella mertensiana* (Postels et Ruprecht) F. Schmitz, *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht, *Zostera marina*, *Z. asiatica*, Ю.А. Галышевой [2004] для зал. Восток — *Chordaria flagelliformis*, *Corallina pilulifera*, *Costaria costata*, *Saccharina japonica*, *Ulva fenestrata*, *Zostera marina*, И.С. Гы-

саровой [2008] для Амурского залива — *Campylaephora kondoi* (Yendo) Barros-Barreto et Maggs, *Saccharina cichorioides*, *Nanozostera japonica* (Ascherson et Graebner) Tomlinson et Posluszny, *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* (O.F. Müller) C. Agardh, *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*, *Phyllospadix iwatensis*, *Polysiphonia morrowii* Harvey, *Punctaria plantaginea*, *Saccharina cichorioides*, *Sargassum pallidum*, *Zostera asiatica*, *Z. marina*.

2. Северо-западная часть Японского моря. Н.Г. Ключкова [1996] отметила виды рода *Alaria* Greville, *Campylaephora kondoi*, *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Corallina pilulifera* Postels et Ruprecht, *C. officinalis*, *Hildenbrandia rubra* Nardo, *Saccharina cichorioides*, *Scytosiphon lomentaria*, *Neorhodomela larix* (Turner) Masuda, автор статьи [Дуленин, 2024а] в качестве главных доминантов ассоциаций района перечислил *Agarum clathratum* Dumortier, *Bossiella compressa* Kloczkova, *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*, *Kjellmaniella crassifolia* Miyabe, *Neorhodomela larix*, *Saccharina japonica*, *S. cichorioides*, *Sargassum miyabei*, *S. pallidum*, *Stephanocystis crassipes*, *Odonthalia corymbifera*, *Ptilota asplenoides* (Esper) Scagel et al., *Ulva fenestrata*, *Zostera marina*, *Z. asiatica*, *Phyllospadix iwatensis*, а также *Congregatocarpus kurilensis* (Ruprecht) M.J. Wynne (неопубл. данные автора статьи).

3. Западный Сахалин. Т.П. Бывалина с соавторами [1985] указали *Kjellmaniella crassifolia* и *Saccharina japonica*, К.М. Петров и В.Б. Поздеев [1992] — *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*, *Campylaephora kondoi*, *Neorhodomela larix*, Е.И. Блинова с соавторами [1999] — *Arthrothamnus kurilensis* Ruprecht, М.В. Суховеева и А.В. Подкорытова [2006] — в дополнение к перечисленным *Z. asiatica*.

4. Восточный Сахалин. В.В. Громов [1968] в лагуне Буссе зал. Анива выделил *Ahnfeltia fastigiata* и *Zostera asiatica*, Л.П. Перестенко [1996а] — *Agarum clathratum*, *Neohypophyllum middendorffii* (Ruprecht) M.J. Wynne, *Saccharina latissima*, *Zostera marina*, Е.И. Блинова [2014] — *Alaria esculenta* (Linnaeus), *Saccharina japonica*.

5. Север Охотского моря. Е.И. Блинова [1971] отметила *Alaria esculenta* Greville, *Chondrus crispus* Stackhouse, *Crossocarpus lamuticus* Ruprecht, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza* Ju.E. Petrov et Vozzhinskaya, *L. inclinatorhiza* Ju.E. Petrov et Vozzhinskaya, *Pseudolessonia laminarioides* (Postels et Ruprecht) G.Y. Cho, Kloczkova, Krupnova et Boo, *Stephanocystis crassipes*, *Tichocarpus crinitus* (S.G. Gmelin) Ruprecht, *Zostera marina*.

6. Северо-запад Охотского моря. М.В. Суховеева [1976] указала *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, Л.П. Перестенко [1996а] — *Alaria esculenta*, *Boreolithothamnion sonderi* (Hauck) P.W. Gabrielson, Maneveldt, Hughey et V. Peña, *Crossocarpus lamuticus*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, автор статьи [Дуленин, 2023] — *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes*, *Zostera marina*.

7. Шантарские острова. В.Б. Возжинская и Н.М. Селицкая [1970] выделили *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Pseudolessonia laminarioides*, О.С. Рыбаков [1971] — *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, Л.П. Перестенко [1996а] — *Laminaria appressirhiza*, *Crossocarpus lamuticus*.

8. Западная Камчатка. Е.И. Блинова [1969, 1971] указала *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes*, *Tichocarpus crinitus*, *Zostera marina*, В.Б. Возжинская и Е.И. Бли-

нова [1970] — *Alaria esculenta*, *Desmarestia aculeata* (Linnaeus) J.V. Lamouroux, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Ptilota asplenioides*, *Saccharina latissima*.

9. Восточная Камчатка. Е.И. Блинова и И.С. Гусарова [1971] выделили *Hedophyllum dentigerum* (Kjellman) Starko, S.C. Lindstrom et Martone, *Laminaria longipes* Bory, *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*, *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. Клочкова 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* Linnaeus.

10. Южные Курильские острова. 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, личное сообщение] *Clathromorphum loculosum* (Kjellman) Foslíe, В.И. 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 с соавторами [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* C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *Stephanocystis crassipes*, *Turnerella mertensiana*, *Zostera asiatica*, *Z. marina*, *Z. japonica*.

11. Северные Курильские острова. В.И. Лукин [1974, по: Блинова, 2014] указал *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria yezoensis*, *Thalassiophyllum clathrus*, В.С. Огородников [2002, 2003] — *Alaria esculenta*, *Arthrothamnus bifidus*, *Cymathaere triplicata* (Postels et Ruprecht) J. Agardh, *Eualaria fistulosa*, *Hedophyllum bongardianum*, *Laminaria longipes*, *Thalassiophyllum clathrus*.

12. Командорские острова. О.Н. Селиванова [1998, 2004] отметила *Agarum clathratum*, *Clathromorphum nereostratum* Lebednik, *Laminaria longipes*, *Hedophyllum bongardianum*, *H. dentigerum*, *Thalassiophyllum clathrus*.

13. Беринговоморское побережье Чукотки. Н.Е. Толстикова [1980, 1982] привела *Agarum clathratum*, *Alaria esculenta*, *Chorda asiatica*, *Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Saccharina latissima*.

Для того чтобы полученные данные были доступны для последователей популярного флористического подхода к классификации растительности [Миркин и др., 2001], названия ассоциаций образовывали из видовых названий их главных доминантов, используя рекомендации Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (МКСН) [Терий и др., 2022]. Названия видов указаны в соответствии с международной базой данных Algaebase (<https://www.algaebase.org>).

Полученные списки ассоциаций сведены в аналитические таблицы, показывающие распределение ассоциаций по районам и ярусам растительности (табл. 1–4). Распространение каждой ассоциации в регионе показано через соотношение количества районов ее формирования к общему числу районов и указано в качестве коэффициента относительного распространения (ОР, %). Ценоотическое богатство каждого района показано через отношение числа ассоциаций в каждом районе к общему числу ассоциаций, выделенных для Дальнего Востока, и представлено в качестве коэффициента

относительного ценотического богатства (ОЦБ, %) каждого района. Ассоциации сгруппированы по ярусам, в которых они формируются: I — крупные бурые водоросли и морские травы с высотой растительного покрова от 0,4 до 4,0 м, II — пластинчатые и кустистые водоросли высотой от 5 до 40 см, III — кустистые водоросли высотой до 5 см, IV — корковые водоросли.

Для установления градиентных закономерностей изменения количества ассоциаций в разных районах использовали процедуру регрессионного анализа. Статистическую значимость отличий углового коэффициента регрессии от нуля проверяли при помощи *t*-критерия. Для выявления уровня сходства растительности районов применяли кластерный анализ методом парных групп с использованием коэффициента Брея-Кертиса в качестве меры сходства. Статистическая обработка данных выполнена с использованием свободно распространяемого статистического пакета PAST 5.2 [Hammer, 2025].

Результаты и их обсуждение

Не претендуя на исчерпывающую полноту, можно полагать, что использованные источники хорошо отражают имеющиеся знания о географическом распространении сублиторальных растительных ассоциаций в дальневосточных морях России. На это указывает значительное совпадение списков по данным разных исследователей (например, О.А. Скарлато с соавторами [1967] и Л.П. Перестенко [1980] по Приморью, Л.П. Перестенко [1997] и Н.Г. Клочковой с соавторами [2009а, б] по восточной Камчатке, И.С. Гусаровой [1975] и Н.В. Евсеевой [2007] по южным Курильским островам и т.д.). Поскольку исследования разных ученых имели свою специфику, различались объемами и методическими подходами, невозможно ожидать полного совпадения полученных из их публикаций списков. Так, по северо-западу Японского моря списки автора статьи [Дуленин, 2021, 2024а] и списки, сделанные по монографии Н.Г. Клочковой [1996], различаются сильно. Это связано с тем, что Н.Г. Клочкова исследовала преимущественно мелководья заливов, бухт и прилегающих к ним участков, а автор статьи — почти полный диапазон глубин формирования растительного покрова у открытых побережий. В связи с этим количественное сравнение списков разных авторов вряд ли возможно. Полученная 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 АЗ и, следовательно, образующих ассоциации растительности. Аналитические табл. 1–4 создают техническую основу для инвентаризации сублиторальной растительности, анализа ее богатства и распространения ее элементов в Дальневосточном регионе. Кроме того, они сами имеют информационную ценность, поскольку представляют собой экосистемные характеристики растительности региона. Анализ пробелов в этих таблицах позволяет предполагать наличие ряда ассоциаций в районах, где они ранее не обнаружены, и, таким образом, дает возможность планировать дальнейшие ценологические исследования. Два предложенных коэффициента позволяют выполнять количественный анализ качественных показателей: распределения и ценотического богатства сублиторальной растительности в Дальневосточном регионе.

Меньше всего ассоциаций обнаружено среди зеленых водорослей: они формируются только тремя представителями рода *Ulva* (табл. 1). Их образование отмечено лишь в 4 районах из 13. Для зеленых водорослей в целом, как и для наиболее широко распространенной *Ulva fenestrata*, коэффициент ОР 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 ОР вполне соответствует имеющимся наблюдениям: общая ценотическая роль зеленых водорослей в растительном покрове сублиторали Дальнего Востока невелика, как и

Таблица 1
Распространение ассоциаций зеленых водорослей в районах Дальнего Востока России
Table 1

Distribution of green algae associations by areas of the Russian Far East

Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курил. острова	Сев. Курил. острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Ulvetum fenestratae</i> Dulenin, 2024	*						*					*	*	4	31
<i>Ulvetum linzae</i> nom. prov.					*									1	8
<i>Ulvetum clathratae</i> nom. prov.													*	1	8
Итого	1				1		1					1	2		31
ОЦБ, %	1,5				1,5		1,5					1,5	3		

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: ОР — относительное распространение, ОЦБ — относительное ценоотическое богатство.

занимаемые ими площади дна. Тем не менее возможно обнаружение ассоциаций некоторых других видов, например сформированных *Codium fragile* [Дуленин, Гусарова, 2016; Дуленин, 2019], *Acrosiphonia duriuscula* (Ruprecht) Yendo [Клочкова и др., 2009а] и т.п.

Кроме того, специализированные исследования могли бы существенно расширить имеющиеся сведения о распространении указанных в табл. 1 ассоциаций. На Дальнем Востоке отмечены ассоциации с доминированием не более чем одного вида зеленых водорослей для каждого района. Исключение составляет Приморье, где найдены 2 такие ассоциации. Во всех районах формирования АЗ зеленых водорослей их относительное ценоотическое богатство составляет лишь 1,5 % регионального ценоотического богатства и лишь для Приморья этот показатель составляет 3 %.

Бурые водоросли (класс Phaeophyceae) — систематическая группа, представители которой формируют основу сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России. Среди них выделено 34 доминанта (табл. 2), для которых в рассматриваемых районах реализованы условия АЗ и выделены ассоциации.

Картина, наблюдаемая на Дальнем Востоке России, вполне типична для умеренных и высоких широт других регионов, где бурые водоросли определяют общий облик растительности [Dayton, 1985; Coleman, Wernberg, 2017; Wernberg et al., 2019]. В отличие от зеленых, АЗ бурых водорослей обнаружены во всех рассматриваемых районах. Из всех АЗ 25 формируют I ярус растительности, а 9 — II ярус. Величина ОЦБ составляет 13 ± 2 (8–24) %. На первом месте по ценоотическому богатству стоят южные Курильские острова (ОЦБ = 24 %), далее идет Приморье (ОЦБ = 21 %), восточная Камчатка (ОЦБ = 19 %), а замыкают список наиболее ценоотически богатых регионов оба берега Татарского пролива — северо-западная часть Японского моря и восточный Сахалин (ОЦБ по 16 %). 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 ассоциаций, показатели ОР в этой группе наиболее высоки, 27 ± 3 (8–69) %. Так, для *Stephanocystisetum crassipae* ОР = 69 %. Эта ассоциация обнаружена в 9 районах из 13. *Alarietum esculentaе* отмечена в 8 районах из 13 (ОР = 62 %). Однако весьма вероятно, что при дальнейших исследованиях она может быть найдена повсеместно. Широко распространена и *Saccharinetum latissimae*, ОР которой составляет 62 % и которая также отмечена в 8 различных регионах из 13. Замыкает список

Таблица 2

Распространение ассоциаций бурых водорослей в районах Дальнего Востока России

Table 2

Distribution of brown algae associations by areas of the Russian Far East

Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курил. острова	Сев. Курил. острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Agaretum clathratae</i> Dulenin, 2024					*	*	*	*		*	*	*		7	54
<i>Alarietum esculentae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*	*			*	*	*				8	62
<i>Arthrothamnetum bifidae</i> nom. prov.					*			*	*					3	23
<i>A. kurilensae</i> nom. prov.								*			*			2	15
<i>Costarietum costatae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>Cymatheretum fibrosae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>C. triplicatae</i> nom. prov.									*					1	8
<i>Eularietum fistulosae</i> nom. prov.					*	*		*	*					4	31
<i>Hedophylletum bongardianae</i> nom. prov.					*	*		*	*					3	23
<i>H. dentigerae</i> nom. prov.					*	*		*						3	23
<i>Kjellmaniellum crassifoliae</i> Dulenin, 2024											*	*		2	15
<i>Laminarietum appressirhizae</i> nom. prov.	*	*	*	*										4	31
<i>L. inclinatorhizae</i> nom. prov.	*	*	*	*										4	31
<i>L. longipae</i> nom. prov.					*	*		*	*					4	31
<i>L. yezoensae</i> nom. prov.					*			*	*					3	23
<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*										4	31
<i>Saccharinetum angustatae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>S. cichorioidae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>S. latissimae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*	*		*			*			*	8	62
<i>S. japonicae</i> Dulenin, 2023								*		*	*	*	*	5	38
<i>S. kurilensae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>Sargassetum miyabeae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>S. pallidae</i> Dulenin, 2024											*	*	*	3	23
<i>Stephanocystetum crassipae</i> Dulenin, 2023	*	*	*	*				*	*		*	*	*	9	69
<i>Thalassiphylletum clathrae</i> nom. prov.					*	*		*	*					4	31
Всего, I ярус	6	6	5	6	10	6	2	14	9	5	8	8	7	13	100
<i>Chordetum asiaticae</i> nom. prov.					*		*				*	*	*	5	38
<i>Chordarietum flagelliformae</i> nom. prov.					*		*				*	*	*	5	38
<i>Desmarestetum aculeatae</i> nom. prov.				*										1	8
<i>D. viridae</i> Dulenin, 2024								*			*	*	*	4	31
<i>Dictyosiphonetum foeniculaceae</i> nom. prov.					*		*							2	15
<i>Ectocarpetum siliculosae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Punctarietum plantagineae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Scytosyphonetum lomentariae</i> nom. prov.					*						*	*	*	3	23
Всего, II ярус				1	4		3	1			4	4	6	7	54
Итого	6	6	5	7	14	7	4	15	7	5	11	12	13	1	100
ОЦБ, %	9	9	7	10	21	10	6	22	10	7	16	18	19		

доминантов наиболее распространенных ассоциаций *Agaretum clathratae* (ОР = 54 %), присутствующая почти во всех южных районах Дальнего Востока, кроме Приморья. Однако есть значительные шансы обнаружить ее и в этом районе. Средняя величина ОР = 27 ± 3 % более чем вдвое ниже, чем для наиболее распространенных доминантов. Близко к этому значению ОР ассоциаций, распространенных в нескольких соседних регионах, например *Laminaria appressirhiza* и *Pseudolessonia laminarioides*, формирующихся в северных районах Охотского моря. Восемь доминантов имеют минимальный ОР = 8 % и найдены только в каком-либо одном районе (например, *Symathere fibrosa*, *C. triplicata* и т.д.). Интересно, что половина из них распространена у наиболее ценотически богатых южных Курильских островов.

Второй (табл. 3) по ценотическому богатству группой являются красные водоросли (Rhodophyta). Описано 26 ассоциаций с их доминированием. Все они формируют нижние ярусы растительности — со II по IV. Наиболее многочисленна (16 доминантов) группа ассоциаций, 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 все 4 его ассоциации формируют только членистые известковые водоросли (представители порядка Corallinales). В IV ярусе выделено 6 ассоциаций. 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 формирующие АЗ виды красных водорослей широко распространены в морях Дальнего Востока [Перестенко, 1994; Клочкова, 1998], ОЦБ отдельных районов в отношении красных водорослей весьма низко: 7 ± 2 (1–18) %, т.е. в 2 раза ниже, чем для бурых водорослей. В некоторых районах — у берегов Чукотки и северных Курильских островов — АЗ красных водорослей на основе имеющихся данных вообще не удалось обнаружить, а для Шантарских и Командорских островов выделено лишь по одной ассоциации. Только у берегов Приморья состав АЗ красных водорослей богат: там формируется 12 таких ассоциаций, т.е. лишь на 2 меньше, чем среди бурых водорослей.

Показатели распространенности ассоциаций красных водорослей также почти в 2 раза ниже, чем сообществ бурых: ОР 15 ± 2 (8–31) %. Например, фитоценозы максимально распространенной ассоциации *Corallinetum piluliferae* обнаружены только в четырех районах. Самые банальные на Дальнем Востоке виды, такие как *Odonthalia corymbifera*, *Ptilota asplenioides*, *Tichocarpus crinitus*, формируют собственные ассоциации только в трех районах. Почти половина ассоциаций (12 из 26) 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 ранее опубликованные данные [Скарлато и др., 1967; Петров, Поздеев, 1992; Евсеева, 2007], так и результаты, полученные автором статьи [Дуленин, 2021, 2023, 2024а], показывают, что ценотическая роль красных водорослей чаще всего состоит в формировании подчиненных ярусов в сообществах бурых. Это естественно, учитывая определяющее значение бурых водорослей для формирования сублиторальной растительности всех районов Дальнего Востока. Поэтому красные водоросли образуют самостоятельные сообщества 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, в северо-западной части Японского моря и у западного Сахалина. Минимальное число сообществ (от 0 до 4 в каждом районе) обнаружено в северных районах от Шантарских островов до Чукотки. Эта черта сложения растительности соответствует известной общей закономерности распределения флористического богатства [Перестенко, 1994; Клочкова, 1998]: общая доля видов красных водорослей

Таблица 3

Распространение ассоциаций красных водорослей в сублиторали
районов Дальнего Востока России

Table 3

Distribution of red algae associations in the sublittoral zone by areas of the Russian Far East

Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курил. острова	Сев. Курил. острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Ahnfeltietum fastigiatae</i> nom. prov.								*		*			*	3	23
<i>Campilaephoretum kondoe</i> nom. prov.											*	*	*	3	23
<i>Chondretum crispae</i> nom. prov.		*												1	8
<i>C. pinnulatae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Congregatocarpum kurilensae</i> nom. prov.											*	*		2	15
<i>Crossocarpum lamuticae</i> nom. prov.	*	*	*											3	23
<i>Hideophylletum yezoensae</i> nom. prov.					*									1	8
<i>Neohypophylletum middendorfae</i> nom. prov.	*									*	*			3	23
<i>Neorhodomeletum larixae</i> nom. prov.											*	*		2	15
<i>Odonthalietum corymbiferae</i> Dulenin, 2024								*			*	*		3	23
<i>Polysiphonietum morrowae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Ptilotetum asplenioidae</i> Dulenin, 2024				*	*							*		3	23
<i>P. filicinae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Rhodomeletum teresae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Tichocarpum crinitae</i> nom. prov.		*		*	*									3	23
<i>Turnerelletum mertensianae</i> nom. prov.					*			*					*	3	23
Всего, II ярус	2	3	1	2	3			3		2	5	5	7	10	77
<i>Antithamnionetum sparsae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Bossiellum compressae</i> Dulenin, 2024											*	*		2	15
<i>Corallinetum piluliferae</i> nom. prov.					*						*	*	*	4	31
<i>C. officinaliae</i> nom. prov.											*	*	*	3	23
Всего, III ярус					1						3	3	3	4	31
<i>Boreolithotamnietum sonderae</i> nom. prov.	*													1	8
<i>Clathromorphetum loculosae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>C. nereostratae</i> nom. prov.					*									1	8
<i>Melyvonnetum erubescensae</i> nom. prov.													*	1	8
<i>Neopolyporolithetum arcticae</i> nom. prov.								*						1	8
<i>Hildenbrandietum rubrae</i> nom. prov.										*	*	*		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		

возрастает к югу. В связи с этим вполне ожидаемо, что на юге число ассоциаций красных водорослей 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 ассоциации красных водорослей не отмечены, сведения нередко ограничиваются несколькими публикациями, например 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. 4). Все 4 вида морских трав, обитающие в морях Дальнего Востока, образуют свои ассоциации. Их ОЦБ составляет лишь 1–6 %, в среднем 3 ± 1 %. Тем не менее морские травы довольно широко распространены, а их ценотическая роль в отдельных районах весьма значительна: так, в Приморье и северо-западной части Японского моря их луга занимают большие пространства дна, сравнимые по площади с сообществами бурых водорослей [Паймеева, 1984; Дуленин, 2012; Ресурсы..., 2020], а у восточного Сахалина они формируют основу подводной растительности (И.С. Гусарова, 2024, устное сообщение).

Таблица 4

Распространение ассоциаций морских трав в сублиторали районов Дальнего Востока России

Table 4

Distribution of sea grass associations in the sublittoral zone by areas of the Russian Far East

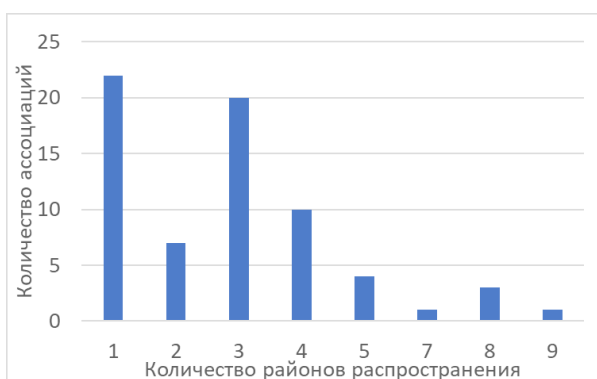
Ассоциация	Сев.-зап. Охот. моря	Сев. Охот. моря	Шантарские острова	Западная Камчатка	Восточная Камчатка	Командорские острова	Чукотка	Юж. Курильские острова	Сев. Курильские острова	Восточный Сахалин	Западный Сахалин	Сев.-зап. Яп. моря	Приморье	Всего районов	ОР, %
<i>Zosteretum asiaticae</i> Ohba et Miyata, 2007 in den Hartog, 2016								*		*	*	*	*	5	38
<i>Z. marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti, 1953	*	*		*	*			*		*	*	*	*	8	62
<i>Phyllospadisetum iwatensis</i> den Hartog, 1977 in den Hartog, 2016											*	*	*	3	23
Всего, I ярус	1	1		1	1			2		2	3	3	3	9	69
<i>Nanozosteretum japonicae</i> nom. prov.								*					*	2	15
Всего, II ярус								1						1	8
Итого	1	1		1	1			3		2	3	3	4	9	69
ОЦБ, %	1	1		1	1			4		3	4	4	6		

Наиболее широко распространена ассоциация *Zosteretum marinae* (ОР = 62 %). Имеется только 4 района из 13, 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 ассоциации во всех тепловодных районах Дальнего Востока от Приморья до южных Курильских островов. Все тепловодные районы — южные Курильские острова и Японское море — отличаются наибольшим богатством ассоциаций морских трав: в каждом районе их не менее трех, а в самом тепловодном и топически разнообразном Приморье отмечены ассоциации всех четырех видов.

Предложенный подход позволяет ранжировать все выделенные ассоциации по степени их распространенности в регионе. Просуммируем сведения о распространении ассоциаций. График их распределения по количеству районов, где они найдены (рис. 1), имеет 3 вершины и позволяет выделить 3 группы ассоциаций по степени их распространения. Почти треть из них (32 %, например *Cymatheretum triplicatae*, *Chondretum crispae*, *Hideophylletum yezoensae* и др.) узко распространены и обнаружены только в пределах какого-либо одного района.

Рис. 1. Распределение ассоциаций макрофитов дальневосточных морей России по количеству районов распространения. Столбец 1 — узко распространенные, столбцы 2–5 — умеренно распространенные, столбцы 7–9 — широко распространенные ассоциации

Fig. 1. Distribution of macrophyte associations in the Far Eastern Seas, number of areas. Column 1 — narrowly distributed, columns 2–5 — moderately distributed, columns 7–9 — widely distributed associations

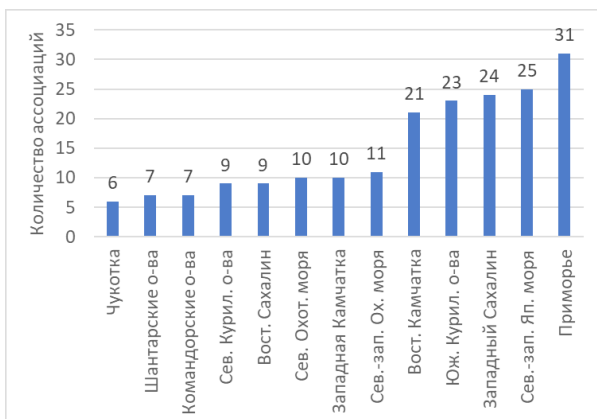


С одной стороны, это указывает на элементы ценотического своеобразие таких районов, с другой — может отражать недостаток их изученности. Около половины ассоциаций (51 %) распространены в 2–5 районах, часто соседних (например, все ассоциации морских трав районов Японского моря). Остальные максимально широко распространенные ассоциации встречаются в 7–9 районах. Они сформированы такими широко распространенными в северном полушарии Земли видами, 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.

Аналогичным образом ранжирование количества ассоциаций по районам (рис. 2) характеризует их общее ценотическое богатство и позволяет выделить две резко различающиеся группы: 8 районов с бедной растительностью, в которых обнаружено 6–11 ассоциаций, и 5 районов с богатой растительностью, где найдена 21–31 ассоциация.

Рис. 2. Распределение ценотического богатства сублиторальной растительности морей Дальнего Востока России по районам

Fig. 2. Cenotic richness of sublittoral vegetation, by areas of the Far Eastern Seas



Самые бедные районы — Чукотка, Шантарские и Командорские острова, где указано по 6–7 ассоциаций, а самый богатый район — Приморье с 31 ассоциацией. Ценотически бедные регионы как правило самые северные и холодноводные.

Богатые районы, наоборот, расположены преимущественно на юге Дальнего Востока, за исключением восточной Камчатки. Общее увеличение богатства растительности в Приморье обусловлено несколькими причинами. Это связано с 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*. Кроме того, растительность Приморья описана в наибольшем количестве

* Лоция северо-западного берега Японского моря. От реки Туманная до мыса Белкина. Л.: ГУН и О, 1984. № 1401. 319 с.

публикаций [Калита, Скрипцова, 2014]. Единственный ценотически богатый район на севере — восточная Камчатка. Причина этого, очевидно, состоит в топическом разнообразии района* и его неплохой изученности [Перестенко, 1997; Селиванова, 1998, 2004; Клочкова и др., 2009а, б].

Западная Камчатка и восточный Сахалин оказались ценотически бедны не только из-за суровости своих климатических условий, но и благодаря преобладанию у их берегов аккумулятивных грунтов, не подходящих для прикрепления водорослей. Аналогично отсутствует водорослевая растительность и на участках таких берегов в северо-западной [Дуленин, 2015] и в северной частях Охотского моря [Белый, 2011].

Отчасти разница в оценках ценотического богатства районов может объясняться их неравномерной изученностью. Однако выявленная выше закономерность уменьшения количества ассоциаций от южных к северным районам проявляется при любом объеме данных по сравниваемым районам. Например, неплохо изученная растительность восточной Камчатки в полтора раза беднее растительности Приморья. Растительность северо-западных побережий Японского и Охотского морей исследована одинаково, однако у охотоморских побережий она в 2,5 раза беднее. Западный Сахалин и западная Камчатка исследованы посредственно, однако растительность последней в 2,4 раза беднее западно-сахалинской.

Поскольку основу дальневосточной морской растительности составляют бурые водоросли, состав и распределение которых достаточно известны [Суховеева, Подковытова, 2006; Блинова, 2014], то дальнейшие ценотические исследования, касающиеся сообществ красных и зеленых водорослей, позволят существенно уменьшить разрыв между ценотически богатыми и ценотическими бедными районами, но не изменят показанный на рис. 2 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) беринговоморскую, 5) командорскую, однако не анализировала растительность прочих отделов макрофитов, а критерии выделения доминантов среди красных водорослей ею указаны не были. В связи с этим рассмотрим общую картину сходства списков ассоциаций, обнаруженных в разных районах (рис. 3). Вполне ожидаемо ценотически сходными оказались прежде всего все районы относительно тепловодной и замкнутой российской части Японского моря.

Максимально (на 90 %) сходны списки западного Сахалина и северо-западной части Японского моря, что неудивительно, учитывая сходство природных условий противоположных берегов Татарского пролива**. Состав сообществ обоих районов Татарского пролива сходен с приморским несколько меньше — на 62 %, что обусловлено значительной удаленностью (более 1000 км) наиболее ценотически богатого южного Приморья от северо-западной части моря и западного Сахалина. Далее, сходными на 73–83 % оказались все районы относительно изолированной холодноводной северной части Охотского моря. Степень сходства грозди сообществ открытых морских районов — восточной Камчатки, Командорских и Курильских остров — ожидаемо оказалась относительно небольшой: 42–51 %. Сублиторальная растительность Чукотки оказалась в отдельной ветви. Она имеет наименьшую степень сходства с другими районами, что должно быть связано с весьма суровыми климатическими условиями, удаленностью и слабой изученностью этого района.

Хотя результаты кластерного анализа, как и результаты ранжирования районов, не позволяют однозначно связать ценотические характеристики с географическим положением, однако в целом полученные результаты дают возможность выделить

* Лоция Берингова моря. СПб.: ГУН и О, 2017. Ч. 1, № 1408. 190 с.

** Лоция Татарского пролива, Амурского лимана и пролива Лаперуза. СПб.: ГУН и О, 2003. С. 10–193.

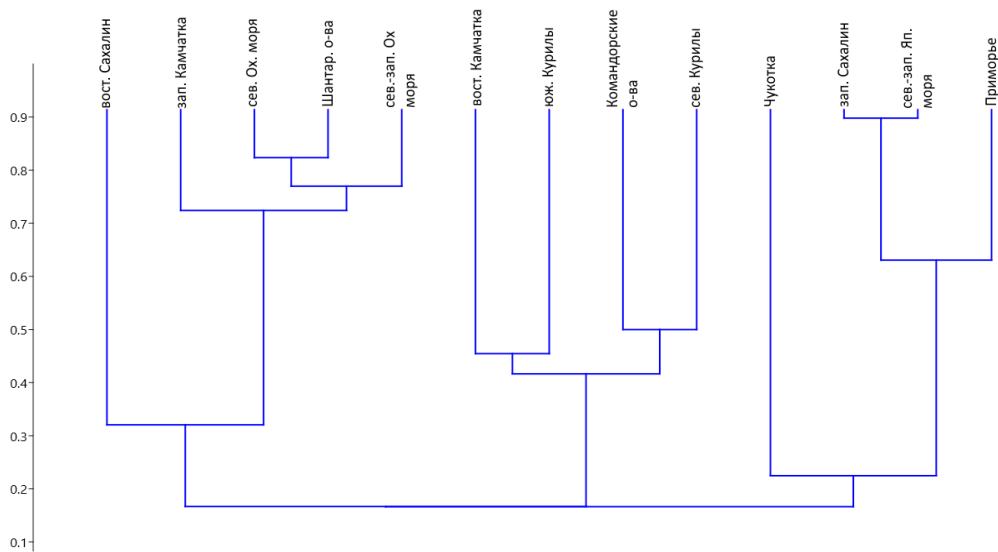


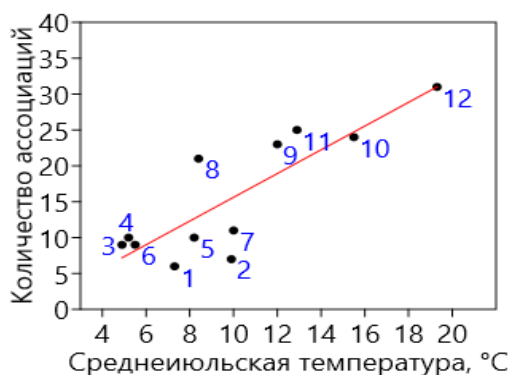
Рис. 3. Сходство состава сублиторальной морской растительности районов Дальнего Востока России (метод парных групп, коэффициент Брэя-Кертиса)

Fig. 3. Similarity of the sublittoral marine vegetation composition, by areas of the Far Eastern Seas (paired group method, Bray-Curtis coefficient)

3 группы районов: районы низкобореальной растительности (Приморье, западный Сахалин и северо-запад Японского моря), районы широкобореальной растительности (восточный Сахалин, южные и северные Курильские острова, восточная Камчатка и Командорские острова) и районы высокобореальной растительности (Шантарские острова, северо-запад Охотского моря, север Охотского моря, западная Камчатка и Чукотка). Первая группа районов наиболее ценотически богата, вторая включает богатые и бедные районы, а третья — самая бедная. Показанное деление отличается от результатов Л.П. Перестенко в силу выделения сообществ по единому критерию и анализа всех групп растительности.

Наименьшее сходство состава сообществ (20 %) двух расположенных рядом районов: северо-западных частей Японского и Охотского морей, у которых общими оказались лишь 2 ассоциации — *Stephanocystetum crassipae* и *Zosteretum marinae*, — оказалось вполне ожидаемо, поскольку эти резко различающиеся по климатическим условиям районы к тому же разделены непреодолимым для морской растительности опресненным лиманом р. Амур, который формирует между ними 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. 3). Районы, включенные в этот кластер, образуют систему дуг, протяженную почти на 3 тыс. км в широтном направлении, а изменение ценотической структуры их растительности, 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–в].

Целесообразно изучить изменение числа растительных ассоциаций в зависимости от географической широты. Однако, поскольку на распределение биоты существенное влияние оказывают местные условия, в частности температура [Жирков, 2017], более корректным будет рассмотрение зависимости количества выделенных в разных районах ассоциаций от среднеголетних июльских температур воды, когда растительный покров сублиторали достигает наибольшего развития [Кусиди, 2007] (рис. 4). Термоценотический градиент весьма хорошо выражен и статистически



прибрежная гидрометеостанция отсутствует, исключены из рассмотрения

Fig. 4. Number of sublittoral associations in dependence on mean sea surface temperature at the coastal hydrometeorological stations in July (<http://portal.esimo.ru/portal>), by areas of the Far Eastern Seas: 1 — Chukotka; 2 — Commander Islands; 3 — northern Kuril Islands; 4 — northern Okhotsk Sea; 5 — West Kamchatka; 6 — East Sakhalin; 7 — northwestern Okhotsk Sea; 8 — East Kamchatka; 9 — southern Kuril Islands; 10 — West Sakhalin; 11 — northwestern Japan Sea; 12 — Primorye; the Shantar Islands area is excluded from consideration due to the lack of a hydrometeorological station

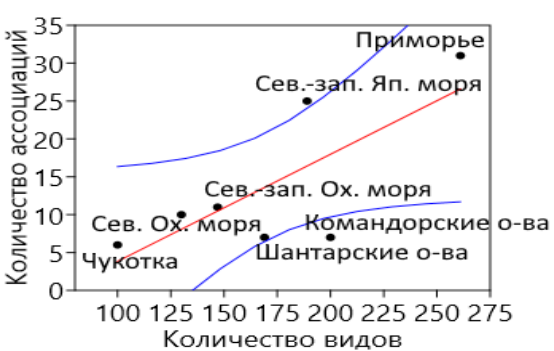
значим ($\alpha = 1,7 \pm 0,3$, $R^2 = 0,71$, $p = 0,0006$). Он означает, что рост среднеиюльских температур воды в прибрежной зоне морей Дальнего Востока на каждый градус Цельсия обуславливает увеличение ценотического богатства районов в среднем на 1,6 ассоциации. По сути дела, выявленная закономерность характеризует фитоценотический аспект закона Гумбольдта-Уоллеса, постулирующего увеличение видового богатства от высоких широт к низким [Кафанов, Кудряшов, 2000], в отношении дальневосточной сублиторальной растительности.

Соотнесем флористическое и ценотическое богатство районов Дальнего Востока. Наиболее полные сведения о количестве видов флоры разных районов приводят Н.Г. Клочкова [1998] и Б.И. Семкин с соавторами [2010а], используя общую схему районирования. Однако поскольку их районирование не совпадает с использованным в настоящей статье (они выделили 40 районов, значительно различающихся по протяженности), рассмотрим здесь только сопоставимые данные (рис. 5), дополнив их сведениями о флористическом богатстве северо-западной части Японского моря [Дуленин, 2008]. Хорошо видно, что ценотическое богатство районов соответствует уровню их флористического богатства: районы с самой богатой флорой, такие как Приморье, имеют и наиболее длинные списки ассоциаций, а районы с самой бедной, как Чукотка, — наиболее короткие. Эти данные позволяют статистически описать флороценотический градиент, т.е. зависимость между количеством видов флоры района и количеством формируемых в районе ассоциаций. Градиент ($\alpha = 0,14 \pm 0,06$) хорошо выражен ($R^2 = 0,56$) и статистически значим при уровне значимости 0,1 ($p = 0,05$). Градиент следует истолковывать таким образом, что в среднем по региону из каждых 14 видов флоры один формирует сообщество в сублиторали. Помимо теоретического, построенный график имеет и практическое значение. Видно, что ценотическое богатство растительности у берегов Командорских островов находится за пределами нижней 95 %-ной доверительной границы. Это указывает на недоизученность растительности этого района и позволяет планировать здесь ценологические исследования. Существование такой зависимости статистически и экологически оправдано: в самом деле, чем богаче флора района, тем для большего количества видов могут найтись участки с такими условиями, где сформируются их АЗ.

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

Рис. 5. Зависимость между количеством видов флоры и количеством ассоциаций макрофитов в сублиторали некоторых районов морей Дальнего Востока России

Fig. 5. Relationship between the number of flora species and the number of macrophyte assotiations in the sublittoral zone for some areas of the Russian Far Eastern Seas



районов Дальнего Востока. Ранее Н.Г. Клочковой для термотропной характеристики типов дальневосточной флоры был использован коэффициент Фельдмана [Фельдман, 1937, по: Клочковой, 1996], показывающий соотношение количества видов красных и бурых водорослей (R/P). Преобладание видов красных водорослей ($R/P > 1$) иллюстрировало 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. Помимо этого, как видно из данных табл. 1–4, от северных районов к южным возрастает количество ассоциаций саргассовых водорослей и морских трав. Следовательно, для термотропной характеристики растительности применимы еще два коэффициента: количество ассоциаций с доминированием водорослей сем. Sargassaceae (S) и с доминированием морских трав сем. Zosteraceae (Z). Для большей информативности последние два коэффициента можно суммировать, получив один общий коэффициент S+Z (табл. 5).

Таблица 5

Термотропные характеристики сублиторальной растительности дальневосточных морей России

Table 5

Thermotropic characteristics of sublittoral vegetation in the Russian Far Eastern Seas

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

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. Осредненная по районам величина коэффициента еще ниже и равна 0,45. Это обусловлено тем, что на два моря с холодноводной растительностью приходится только одно с умеренно тепловодной. Впрочем, количество ассоциаций красных водорослей в высокобореальных районах может быть заниженным, отражая худшую изученность сообществ растительности нижних ярусов, сложенных преимущественно красными водорослями.

Целесообразно обозначить возможности практического использования количественных термотропных характеристик растительности. Несмотря на снижение популярности биоидикации [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 северо-западной части Охотского моря зал. Алдома характеризуется наличием двух ассоциаций-индикаторов тепловодности: *Stephanocystetum*

crassipae и *Zosteretum marinae*. Следовательно, в заливе коэффициент $S + Z = 2$, т.е. достигает максимальной для этого района Охотского моря величины. Это позволяет ожидать, что воды залива хорошо прогреваются, вследствие чего он может иметь повышенное рыбохозяйственное значение. Действительно, летом на мелководьях залива вода прогревается до максимальных в северо-западной части Охотского моря температур в 14 °С. Здесь расположено крупнейшее в районе нерестилище сельди. По неопубликованным данным сотрудников 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 северо-западной части Японского моря 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 имеют значительно меньшее хозяйственное значение.

Заключение

Итак, применение концепции АЗ дало возможность на основании количественных данных и словесных описаний выделить ассоциации сублиторальной растительности всех районов Дальнего Востока России. Использование концепции позволило показать основные «горизонтальные» характеристики распределения растительности: установить систематические группы, формирующие ее основу, дать картину распределения сообществ по районам, охарактеризовать уровни ценотического богатства и сходства районов. Результаты анализа позволили выявить и статистически охарактеризовать основные градиенты растительности: термоценотический, показывающий увеличение богатства растительности с севера на юг, и флороценотический, иллюстрирующий его зависимость от флористического богатства. Количественные соотношения сообществ с доминированием разных систематических групп оказались пригодны для термотропных характеристик растительности дальневосточных морей. Кроме того, они полезны для оценки рыбохозяйственной ценности отдельных локальных акваторий.

Проделанная работа позволяет перейти к следующему этапу исследования растительности: построить ее «вертикальную» иерархическую структуру, т.е. выполнить синтаксономическую классификацию растительности и составить ее продромус.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарен к.б.н. И.С. Гусаровой за ценные консультации относительно распространения некоторых ассоциаций сублиторальной растительности.

The author thanks to Ph.D. I.S. Gusarova for valuable consultations regarding distribution of some sublittoral vegetation associations.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены. Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

All acceptable national, institutional and international ethical principles were followed. The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

- Афанасьев Д.Ф., Рубан Д.А.** Актуальные вопросы эколого-флористической классификации и происхождения макрофитобентоса Черного моря // *Вопр. современной альгологии. Бюллетень.* — 2012. — № 2(2). URL: <http://algology.ru/115>.
- Белый М.Н.** Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди : дис. ... канд. биол. наук. — Магадан : МагаданНИРО, 2011. — 175 с.
- Блинова Е.И.** Водоросли-макрофиты и травы дальневосточных морей России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура) : моногр. — М. : ВНИРО, 2014. — 240 с.
- Блинова Е.И.** Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // *Раст. ресурсы.* — 1971. — Т. 7, № 2. — С. 252–259.
- 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., Гусарова (Субботина) И.С.** Водоросли сублиторали юго-восточного побережья Камчатки // *Изв. ТИНРО.* — 1971. — Т. 76. — С. 139–155.
- Блинова Е.И., Сабурин М.Ю., Штрик В.А.** Макрофитобентос прибрежных вод юго-западного Сахалина и острова Монерон // *Прибрежные гидробиологические исследования.* — М. : ВНИРО, 1999. — С. 60–70.
- Бывалина Т.П., Ключкова Н.Г., Фадеев В.И.** Макрофитобентос сублиторали западного Сахалина // *Бентос и условия его существования на шельфовых зонах Сахалина.* — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 27–42.
- Возжинская В.Б.** Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России (растительность, экология, динамика, продукция) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1996. — 46 с.
- Возжинская В.Б., Блинова Е.И.** Материалы по распределению и составу водорослей Камчатки (Охотское море) // *Тр. ИОАН СССР.* — 1970. — Т. 88. — С. 298–307.
- Возжинская В.Б., Селицкая (Вишневская) Н.М.** Морская растительность побережья о-ва Большой Шантар (Охотское море) // *Тр. ИОАН СССР.* — 1970. — Т. 88. — С. 288–297.
- Волвенко И.В.** Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 1. Определения и соотношения 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 // *Изв. ТИНРО.* — 2019. — Т. 196. — С. 219–266. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266.
- Гайл Г.И.** К изучению йодсодержащих водорослей на Дальнем Востоке // *Рыб. хоз-во Дальнего Востока.* — 1930а. — № 7–8. — С. 47.
- Гайл Г.И.** Очерк водорослевого пояса Приморского побережья в связи с некоторыми общими вопросами его использования (отчет по поездкам вдоль Приморского побережья в 1928 и 1929 гг.) : *Изв. ТИРХ.* — 1930б. — Т. 4, вып. 2. — 48 с.
- Гайл Г.И.** Сырьевые ресурсы йодовой промышленности ДВК // *Рыб. хоз-во Дальнего Востока.* — 1931. — № 3–4. — С. 41–43.
- Галышева Ю.А.** Сообщества макробентоса сублиторали залива Восток Японского моря в условиях антропогенного воздействия // *Биол. моря.* — 2004. — Т. 30, № 6. — С. 423–431.
- 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. (Исслед. фауны морей; Т. 30(38).)
- Громов В.В.** Растительные сообщества лагуны Буссе (южный Сахалин) // *Бот. журн.* — 1968. — Т. 53, № 7. — С. 921–931.
- Гусарова И.С.** Глубоководная растительность у берегов северного Приморья // *Изв. ТИНРО.* — 2010. — Т. 160. — С. 118–127.
- Гусарова И.С.** Макрофитобентос северной части Амурского залива // *Изв. ТИНРО.* — 2008. — Т. 155. — С. 88–98.
- Гусарова И.С.** Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) : автореф. ... дис. канд. биол. наук. — Л. : БИН АН СССР, 1975. — 23 с.
- Дуленин А.А.** О выделении ассоциаций морских донных макрофитов северо-западной части Татарского пролива // *Вопр. соврем. альгологии.* — 2021. — № 3(27). — С. 1–17. DOI: 10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17.

Дуленин А.А. Распределение видов-доминантов макрофитов по глубине в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 2. — С. 97–107. DOI: 10.1134/S0134347519020037.

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. Распределение сублиторальной растительности материкового побережья Охотского моря (в пределах Хабаровского края) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 107–127.

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. Характеристика сублиторальной растительности северо-западной части Охотского моря на основании концепции адаптивной зоны // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 822–851. DOI: 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. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-509-547. EDN: PTPBAS.

Дуленин А.А. Возможности визуального опознания сообществ сублиторальной растительности в хозяйственных целях // Рыбохозяйственный комплекс России: 300 лет российской академической науке : мат-лы 2-й Междунар. науч.-практ. конф. — М. : ВНИРО, 2024б. — С. 125–130.

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. 260–267.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов // Тр. СахНИРО. — 2007. — Т. 9. — С. 125–145.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов: состав, распределение и ресурсы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2009. — 22 с.

Жирков И.А. Био-география. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2017. — 568 с.

Закс И.Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря : Изв. ТОНС. — 1929. — Т. 3, вып. 2. — 112 с.

Закс И.Г. Предварительные данные о распределении фауны и флоры в прибрежной полосе залива Петр Великий в Японском море // Производительные силы Дальнего Востока. — Хабаровск ; Владивосток : Кн. дело, 1927. — Вып. 4 : Животный мир. — С. 213–248.

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (бурые) // Изв. ТОНС. — 1929. — Т. 3, вып. 4. — С. 3–62.

Зинова Е.С. Морская капуста (*Laminaria*) и другие водоросли, имеющие промысловое значение // Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 1, вып. 1. — С. 77–142.

Иванова М.Б., Новожилов А.В., Цурпало А.П. Условия существования и некоторые особенности флоро-фаунистического состава эксплуатируемых природных полей анфельции тобучинской в проливе Старка (залив Петра Великого, Японское море) и заливе Измены (остров Кунашир, Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 113. — С. 83–99.

Калита Т.Л., Скрипцова А.В. Сублиторальные сообщества макрофитов Уссурийского и Амурского заливов (Японское море) в современных условиях // Биол. моря. — 2014. — Т. 40, № 6. — С. 427–434.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.

Ключкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России : дис. ... д-ра биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1998. — 277 с.

Ключкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1996. — 291 с.

Ключкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. — Т. 1. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009а. — 218 с.

Ключкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. — Т. 2. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009б. — 304 с.

Кусиди А.Э. Биология развития некоторых видов рода *Laminaria* в прикамчатских водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 24 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности : моногр. — 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.

Огородников В.С. Вертикальное распределение фитомассы доминирующих видов бурых водорослей в сублиторали о. Парамушир (северные Курильские острова) // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 250–258.

Огородников В.С. Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 25 с.

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.

Паймеева Л.Г. Биология *Zostera marina* L. и *Zostera asiatica* Miki Приморья : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 185 с.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 232 с.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России : моногр. — СПб. : Ольга, 1994. — 331 с.

Перестенко Л.П. Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки // Бот. журн. — 1997. — Т. 82, № 2. — С. 46–55.

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.

Петров К.М., Поздеев В.Б. Подводные ландшафты и фитобентос у берегов южного Сахалина : моногр. — Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1992. — 128 с.

Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях : учеб. пособ. для вузов. — М. : Академия, 2004. — 409 с.

Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России : моногр. / под общ. ред. В.Н. Акулина. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — 268 с.

Рыбаков О.С. Промысловые водоросли прибрежных вод Шантарских островов // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 75. — С. 160–164.

Селиванова О.Н. Макрофиты Командорских островов (видовой состав, экология, распределение) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1998. — 25 с.

Селиванова О.Н. Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2004. — 44 с.

Семкин Б.И., Ключкова 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., Ключкова 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., Ключкова 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.

Симпсон Д.Г. Темпы и формы эволюции : моногр. — М. : Госиздат, 1948. — 358 с.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет (Японское море) // Исслед. фауны морей. — 1967. — Вып. 5(13). — С. 5–61.

Суховереева 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.

Суховереева М.В., Подкорытова А.В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 243 с.

Терийа Ж.П., Вилнер В., Фернандес-Гонсалес Ф. и др. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 4-е изд. // Растительность России. — 2022. — № 44. — С. 3–60. DOI: 10.31111/vegus/2022.44.3.

Толстикова Н.Е. Бентосные макрофиты Анадырского залива Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1980. — 23 с.

Толстикова Н.Е. Доминирующие виды водорослей в Анадырском заливе Берингова моря и перспективы развития их промысла // Раст. ресурсы. — 1982. — Т. 18, № 2. — С. 265–267.

Coleman M.A., Wernberg T. Forgotten underwater forests: The key role of fucoids on Australian temperate reefs // Ecology and Evolution. — 2017. — Vol. 7, № 20. — P. 8406–8418. DOI: 10.1002/ece3.3279.

- Dayton P.K.** Ecology of kelp communities // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* — 1985. — Vol. 16. — P. 215–245.
- den Hartog C.** Sea-grass communities: structure, distribution and classification // *Phytocoenologia*. — 2016. — Vol. 46, Iss. 4. — P. 397–414.
- Hammer Ø.** PAST: Paleontological statistics. Version 5.2. Reference manual. — Oslo : Natural History Museum; Univ. of Oslo, 2025. — 321 p.
- Taniguti M.** Phytosociological study of marine algae in Japan. — Inoue, 1962. — 129 p.
- Wernberg T., Krumhansl K., Filbee-Dexter K., Pedersen M.F.** Chapter 3 — Status and Trends for the World's Kelp Forests // *World Seas: An Environmental Evaluation*. — 2019. — Vol. 3. — P. 57–78. DOI: 10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6.

References

- Afanasyev, D.F. and Ruban, D.A.,** Urgent questions of the ecological-floristic classification and origin of the Black Sea macrophytobenthos, *Issues of modern algology*, 2012, no. 2(2). URL: <http://algology.ru/115>.
- Belyj, M.N.,** Species composition, features of the distribution of macrophyte algae in the northern part of the Sea of Okhotsk and their importance as a spawning substrate in herring breeding areas, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Magadan: MagadanNIRO, 2011.
- Blinova, E.I.,** *Vodorosli-makrofity i travy dal'nevostochnykh morey Rossii (flora, rasprostraneniye, biologiya, zapasy, marikul'tura)* (Algae-macrophytes and herbs of the Far Eastern seas of Russia (flora, distribution, biology, reserves, mariculture)), Moscow: VNIRO, 2014.
- Blinova, Ye.I.,** Main algae of the northeastern part of the Sea of Okhotsk (distribution, ecology, phytomass), *Rastitelnye Resursy*, 1971, vol. 7, no. 2, pp. 252–259.
- Blinova, E.I.,** Underwater research of the waterfall belt in the north-eastern part of the Sea of Okhotsk, in *Morskiye podvodnyye issledovaniya* (Marine underwater research), Moscow: Nauka, 1969, pp. 114–120.
- Blinova, E.I. and Gusarova (Subbotina), I.S.,** The algae of sublittoral South-Eastern coast of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1971, vol. 76, pp. 139–155.
- Blinova, E.I., Saburin, M.Yu., and Shtrik, V.A.,** Macrophytobenthos of coastal waters of southwestern Sakhalin and Moneron Island, in *Pribezhrnyye gidrobiologicheskiye issledovaniya* (Coastal hydrobiological studies), Moscow: VNIRO, 1999, pp. 60–70.
- Byvalina, T.P., Klochkova, N.G., and Fadeev, V.I.,** Macrophytobenthos of the sublittoral zone of western Sakhalin, in *Bentos i usloviya yego sushchestvovaniya na shel'fovykh zonakh Sakhalina* (Benthos and the conditions of its existence on the shelf zones of Sakhalin), Vladivostok: Far Eastern Scientific Center, 1985, pp. 27–42.
- Vozzhinskaya, V.B.,** Macrophytobenthos of the high-boreal (cold-water temperate) seas of Russia (vegetation, ecology, dynamics, production), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1996.
- Vozzhinskaya, V.B. and Blinova, E.I.,** Materials on the distribution and composition of algae in Kamchatka (Sea of Okhotsk), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1970, vol. 88, pp. 298–307.
- Vozzhinskaya, V.B. and Selitskaya (Vishnevskaya), N.M.,** Marine vegetation of the coastal area of Bolshoi Shantar Island (Sea of Okhotsk), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1970, vol. 88, pp. 288–297.
- Volvenko, I.V.,** Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 1. Definitions and relations of the concepts, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 3–27. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27
- Volvenko, I.V.,** Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 2. Applied value of a new concept on the example of fauna of the Far-Eastern Seas and North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 219–266. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266
- Gayl, G.I.,** On the study of iodine-containing algae in the Far East, *Rybn. Khoz. Dal'nego Vostoka*, 1930, no. 7–8, pp. 47.
- Gayl, G.I.,** Eine uebersicht des tangguertels des kuestengebietes im zusammenhang mit einigen allgemeinen fragen seiner ausbeutung (A report on the journeys along the Primorsky Krai coast in 1928 and 1929), *Izv. Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz.*, 1930, vol. 4, no. 2.
- Gayl, G.I.,** Raw materials of the iodine industry of the Far Eastern Territory, *Rybn. Khoz. Dal'nego Vostoka*, 1931, no. 3–4, pp. 41–43.

Galysheva, Yu.A., Subtidal macrobenthos communities of Vostok Bay (Sea of Japan) under conditions of anthropogenic impact, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004, vol. 3, no. 6, pp. 363–370. doi 10.1007/s11179-005-0001-1

Golikov, A.N., Skarlato, O.A., and Tabunkov, V.D., Some biocenoses of the upper parts of the southern Sakhalin shelf and their distribution, in *Biotsoenozy i fauna shel'fa yuzhnogo Sakhalina*, Leningrad: Nauka, 1985, pp. 4–68 (Research on the fauna of the seas; vol. 30(38).)

Gromov, V.V., Plant communities of the Busse Lagoon (Southern Sakhalin), *Bot. zhurn.*, 1968, vol. 53, no. 7, pp. 921–931.

Gusarova, I.S., Deep-water vegetation of northern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 118–127.

Gusarova, I.S., Macrophytobenthos of the northern Amur Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 155, pp. 88–98.

Gusarova, I.S., Macrophytobenthos of the sublittoral zone of the islands Iturup, Urup and Simushir (Great Kuril Ridge), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Leningrad: Botanicheskiy Institut Akad. Nauk SSSR, 1975.

Dulenin, A.A., On the identification of marine bottom macrophyte associations in the north-western Tatar Strait, *Voprosy sovremennoi algologii*, 2021, no. 3(27), pp. 1–17. doi 10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17

Dulenin, A.A., The depth distribution of dominant species of macrophytes in the northwestern part of the Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 2, pp. 96–105. doi 10.1134/S1063074019020032

Dulenin, A.A., Distribution of macrophytobenthos in the sublittoral zone of the northwestern part of the Tatar Strait, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2008.

Dulenin, A.A., Distribution of sublittoral vegetation at the continental coast of the Okhotsk Sea (within the limits of Khabarovsk Region), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 180, pp. 107–127.

Dulenin, A.A., Resources and distribution of commercial macrophytes in the Western Tartar strait (Khabarovsk territory), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 17–29.

Dulenin, A.A., Characteristics of sublittoral vegetation in the northwestern Okhotsk Sea based on the concept of adaptive zone, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 822–851. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-822-851. EDN: DYQMYG.

Dulenin, A.A., Characteristics of sublittoral vegetation in the northwestern Tatar Strait based on the concept of adaptive zone, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 509–547. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-509-547. EDN: PTPBAS.

Dulenin, A.A., Possibilities of visual identification of sublittoral vegetation communities for economic purposes, in *Mat-ly 2-y Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Rybokhozyaystvennyy kompleks Rossii: 300 let rossiyskoy akademicheskoy nauke"* (Proc. 2nd Int. scientific-practical. conf. "Fishery complex of Russia: 300 years of Russian academic science"), Moscow: VNIRO, 2024, pp. 125–130.

Dulenin, A.A. and Gusarova, I.S., Latitudinal variations in the composition and structure of vegetation in the northwestern Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 4, pp. 299–307. doi 10.1134/S1063074016040040

Yevseyeva, N.V., Macrophytobenthos of the coastal zone of the southern Kuril Islands, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 9, pp. 125–145.

Yevseyeva, N.V., Macrophytobenthos of the coastal zone of the southern Kuril Islands: composition, distribution and resources, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2009.

Zhirkov, I.A., *Bio-geografiya. Obshchaya i chastnaya: sushi, more i kontinental'nyye vodoyomy* (Biogeography. General and particular: land, sea and continental water bodies), Moscow: KMK, 2017.

Zachs, I., Upon the bottom communities of the Shantar Sea (S-W Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, edited by professor A.N. Derjavin, 1929, vol. 3, no. 2.

Zaks, I.G., Preliminary data on the distribution of fauna and flora in the coastal belt of Peter the Great Bay in the Sea of Japan, in *Proizvoditel'ny'e sily Dal'nego Vostoka* (Productive forces in the Far East), Khabarovsk, Vladivostok: Knizhnoye delo, 1927, no. 4: *Zhivotny'j mir* (Animal world), pp. 213–248.

Sinova, E.S., Algae maris japonensis (Phaeophyceae), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1929, vol. 3, no. 4, pp. 3–62.

Sinova, E.S., Sea cabbage (Laminaria) and another sea weeds of industrial value, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 1, no. 1, pp. 77–142.

Ivanova, M.B., Novozhilov, A.V., and Tzurpalo, A.P., Environment and some features of flora and fauna composition of the Ahnfeltia tobuchinensis exploited natural fields at Stark strait (Peter the

Great Bay, Sea of Japan) and Ismena Bay (Kunashir Island, Kuril Islands), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1994, vol. 113, pp. 83–99.

Kalita, T.L. and Skriptsova, A.V., The current state of subtidal macrophyte communities of Ussuriysky and Amursky Bays, Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2014, vol. 40, no. 6, pp. 418–425. doi 10.1134/S1063074014060157

Kafanov, A.I. and Kudryashov, V.A., *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.

Klochkova, N.G., Macrophyte algae of the Far Eastern Seas of Russia, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 1998.

Klochkova, N.G., *Flora vodorosley-makrofitov Tatarskogo proliva i osobennosti yeye formirovaniya* (Flora of algae-macrophytes of the Tatar Strait and features of its formation), Vladivostok: Dal'nauka, 1996.

Klochkova, N.G., Koroleva, T.N., and Kushidi, A.E., *Atlas vodorosley-makrofitov prikamchatskikh vod* (Atlas of algae-macrophytes of Kamchatka waters), vol. 1, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Klochkova, N.G., Koroleva, T.N., and Kushidi, A.E., *Atlas vodorosley-makrofitov prikamchatskikh vod* (Atlas of algae-macrophytes of Kamchatka waters), vol. 2, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Kusidi, A.E., Developmental biology of some species of the genus *Laminaria* in the Kamchatka waters, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

Mirkin, B.M., Naumova, L.G., and Solomeshch, A.I., *Sovremennaya nauka o rastitel'nosti* (Modern vegetation science), Moscow: Logos, 2001.

Mirkin, B.M., Rosenberg, G.S., and Naumova, L.G., *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* (Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology), Moscow: Nauka, 1989.

Ogorodnikov, V.S., Vertical distribution of the phytomass of the dominant species of brown algae in the sublittoral of Paramushir (northern Kuril Islands), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 4, pp. 250–258.

Ogorodnikov, V.S., Macrophytic algae of the northern Kuril Islands, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

Ogorodnikov, V.S., Peculiarities of distribution and phytomass productivity of the main species of brown algae in sublittoral zone of the Northern Kuril ridge islands, *Rast. Res.*, 2003, vol. 39, no. 1, pp. 12–18.

Paymeeva, L.G., Biology of *Zostera marina* L. and *Zostera asiatica* Miki of Primorye, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 1984.

Perestenko, L.P., *Vodorosli zaliva Petra Velikogo* (Seaweeds of Peter the Great Bay), Leningrad: Nauka, 1980.

Perestenko, L.P., *Krasnyye vodorosli dal'nevostochnykh morey Rossii* (Red algae of the Russian Far Eastern seas), St. Petersburg: Ol'ga, 1994.

Perestenko, L.P., Vegetation of the littoral and sublittoral of eastern Kamchatka, *Bot. zhurn.*, 1997, vol. 82, no. 2, pp. 46–55.

Perestenko, L.P., Phytocenoses of the sublittoral of eastern Kamchatka and the Commander Islands, *Bot. zhurn.*, 1996, vol. 81, no. 2, pp. 80–96.

Perestenko, L.P., Vegetation of the littoral and sublittoral zones of the southwestern coast of the Sea of Okhotsk and the Shantar Islands, *Bot. zhurn.*, 1996, vol. 81, no. 8, pp. 13–22.

Petrov, K.M. and Pozdeev, V.B., *Podvodnyye landschafty i fitobentos u beregov yuzhnogo Sakhalina* (Underwater landscapes and phytobenthos off the coast of southern Sakhalin), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1992.

Puzachenko, Yu.G., *Matematicheskiye metody v ekologicheskikh i geograficheskikh issledovaniyakh* (Mathematical Methods in Environmental and Geographic Research), Moscow: Academia, 2004.

Resursy i ratsional'noye ispol'zovaniye morskikh vodorosley i trav dal'nevostochnykh morey Rossii (Resources and rational use of seaweeds and grasses of the Far Eastern seas of Russia), Akulin, V.N., ed., Vladivostok: TINRO, 2020.

Rybakov, O.S., Commercial seaweeds of Shantar coastal water, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1971, vol. 75, pp. 160–164.

Selivanova, O.N., Macrophytes of the Commander Islands (species composition, ecology, distribution), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1998.

Selivanova, O.N., Macrophytes of the Russian shelf of the Bering Sea, the Commander Islands and south-eastern Kamchatka, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2004.

Semkin, B.I., Klochkova, N.G., Gusarova, I.S., and Gorshkov, M.V., Discreteness and continuity of macrophyte algal floras in the Far-Eastern Seas. I. General species composition, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 57–70.

Semkin, B.I., Klochkova, N.G., Gusarova, I.S., and Gorshkov, M.V., Discreteness and continuity of macrophyte algae floras of the Far Eastern Seas. II. Green (Chlorophyta), brown (Phaeophyta), red (Rhodophyta), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 104–112.

Semkin, B.I., Klochkova, N.G., Gusarova, I.S., and Gorshkov, M.V., Discreteness and continuity of macrophyte algae floras in the Far Eastern Seas. III. Taxonomic spectra, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 217–227.

Simpson, G.G., *Tempo and Mode in Evolution*, Moscow: State Publishing House, 1948.

Skarlato, O.A., Golikov, A.N., Vasilenko, S.V., Tsvetkova, N.L., Gruzov, Ye.N., and Nesis, K.N., Composition, structure and distribution of bottom biocenoses in the coastal waters of Posyet Bay (Sea of Japan), *Issl. fauny morey*, 1967, vol. 5, no. 13, pp. 5–61.

Sukhoveeva, M.V., Species composition and distribution of large seaweeds in herring spawning grounds along North-West coast of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1976, vol. 100, pp. 144–149.

Sukhoveyeva, M.V. and Podkorytova, A.V., *Promyslovyye vodorosli i travy morey Dal'nego Vostoka: biologiya, rasprostraneniye, zapasy, tekhnologiya pererabotki* (Commercial algae and grasses of the seas of the Far East: biology, distribution, stocks, processing technology), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Theurillat, J.-P., Willner, W., Fernández-González, F., Bültmann, H., Čarni, A., Gigante, D., Mucina, L., and Weber, H.E., International Code of Phytosociological Nomenclature, 4th ed., *Applied Vegetation Science*, 2021, vol. 24, no. 1, e12491. doi 10.1111/avsc.12491

Tolstikova, N.Ye., Benthic macrophytes of the Anadyr Bay of the Bering Sea, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1980.

Tolstikova, N.Ye., Dominant species of algae in the Anadyr Gulf of the Bering Sea and prospects for the development of their fishery, *Rastitelnye Resursy*, 1982, vol. 18, no. 2, pp. 265–267.

Coleman, M.A. and Wernberg, T., Forgotten underwater forests: The key role of fucoids on Australian temperate reefs, *Ecology and Evolution*, 2017, vol. 7, no. 20, pp. 8406–8418. doi 10.1002/ece3.3279

Dayton, P.K., Ecology of kelp communities, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, vol. 16, pp. 215–245.

den Hartog, C., Sea-grass communities: structure, distribution and classification, *Phytocoenologia*, 2016, vol. 46, no. 4, pp. 397–414.

Hammer, Ø., *PAST: Paleontological statistics, version 5.2, Reference manual*, Oslo: Natural History Museum, Univ. of Oslo, 2025.

Taniguti, M., *Phytosociological study of marine algae in Japan*, Inoue, 1962.

Wernberg, T., Krumhansl, K., Filbee-Dexter, K., and Pedersen, M.F., Chapter 3 — Status and Trends for the World's Kelp Forests, *World Seas: An Environmental Evaluation*, 2019, vol. 3, pp. 57–78. doi 10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6

Guiry, M.D. and Guiry, G.M., *World-wide electronic publication*, Galway: National University of Ireland, 2025. <https://www.algaebase.org>. Cited March 10, 2025.

Lotsiya Beringova moray (Pilot of the Bering Sea), St. Petersburg: Gl. Upr. Navig. Okeanogr., 2017, no. 1408.

Lotsiya severo-zapadnogo berega Yaponskogo morya. Ot reki Tumannaya do mysa Belkina (Northwestern Sea of Japan Coast Pilot. From the Tumen River to Cape Belkin), St. Petersburg: Gl. Upr. Navig. Okeanogr. Minist. Oborony, 1996, no. 1401.

Lotsiya Tatarskogo proliva, Amurskogo limana i proliva Laperuza (Pilotage of the Tatar Strait, Amur estuary and La Perouse Strait), St. Petersburg: Gl. Upr. Navig. Okeanogr. Minist. Oborony, 2003, pp. 10–193.

ESIMO — Unified State System of Information on Financial Transactions in the World Ocean. Available through: <http://portal.esimo.ru/portal>. Cited March 15, 2025.

Поступила в редакцию 28.03.2025 г.

После доработки 8.07.2025 г.

Принята к публикации 8.09.2025 г.

The article was submitted 28.03.2025; approved after reviewing 8.07.2025;
accepted for publication 8.09.2025