УДК 582.26.08(265.53)

А.А. Дуленин*
Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 682800, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ (В ПРЕДЕЛАХ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ)

Исследован водорослевый пояс сублиторали северо-западного побережья Охотского моря на протяжении 1100 км. Состав доминантов беден. Основу растительности района формируют бурые водоросли *Saccharina gurjanovae, Alaria marginata, Pseudolessonia laminarioides, Stephanocystis crassipes* и многовидовые группировки красных: *Neoptilota asplenioides, Odonthalia corymbifera, Tichocarpus crinitus, Chondrus platynus, Neohypophyllum middendorffii, Hymenena ruthenica*. Растительность имеет слабо выраженную ярусную структуру, качественно и количественно однородна в широтном направлении и по глубинам. Частоты встречаемости и удельные биомассы доминантов стабильны. Средняя удельная биомасса растительности по району около 2 кг/м^2. Вклад в формирование пояса водорослей наиболее велик у *Saccharina gurjanovae* (среднемноголетняя частота встречаемости 41 %) и минимален у *Pseudolessonia laminarioides* (13 %). Прочие доминанты занимают промежуточные позиции. Черты однородности структуры растительности проявляются в разных топических условиях на протяжении 900 км прибрежной зоны. Район однородной растительности ограничен участками от мыса Борисова до Удской губы на юго-западе и зал. Ушки на северо-востоке, где общий облик растительности меняется.

Ключевые слова: северо-западная часть Охотского моря, сублитораль, растительность, распределение, закономерности.

Dulenin A.A. Distribution of sublittoral vegetation at the continental coast of the Okhotsk Sea (within the limits of Khabarovsk Region) // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 180. — P. 107–127.

Spatial distribution of algae vegetation is considered for the area from the Uda Bay to the Ushki Bay (1100 km along the northwestern coast of the Okhotsk Sea) on the data of 10 surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) at the depth from 2 to 12–35 m in 2002–2013 (3043 stations, including about 300 diving stations made by the author personally). Dominant species of sublittoral vegetation are few: 4 species of brown algae (*Saccharina gurjanovae, Alaria marginata, Pseudolessonia laminarioides*, and *Stephanocystis crassipes*) and a group of red algae (*Neoptilota asplenioides, Odonthalia corymbifera, Tichocarpus crinitus, Chondrus platynus, Neohypophyllum middendorffii*, and *Hymenena ruthenica*), other species can form the vegetation cover in local areas only. The algae belt reaches the depth 8–13 m, sometimes 26–35 m. Its vegetation is qualitatively homogeneous, with feebly marked vertical zoning and tier structure; the dominant species don't change by latitude and topical conditions. Mean biomass of the sublittoral algae is about 2 kg/m^2, with the greatest contribution of *Saccharina gurjanovae* (annual mean 41 %) and the minimal one of *Pseudolessonia laminarioides* (13 %). The species composition is relatively stable in time, as well. The features of vegetation homogeneity are shown in over 900 km of the coastal zone. However, the sublittoral vegetation changes significantly southwestward and northeastward from the investigated area.

Key words: northwestern Okhotsk Sea, sublittoral zone, vegetation, distribution, spatial pattern.

* *Дуленин Александр Алексеевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: dulenin@mail.ru.*

Dulenin Alexander A., Ph.D., senior researcher, e-mail: dulenin@mail.ru.

Введение

Водорослевый пояс приматериковой части Охотского моря исследован неравномерно. Хорошо изучен видовой состав макрофитобентоса (Зинова, 1954; Петров, 1975; Виноградова, 1979; Гусарова и др., 1993; Перестенко, 1994; Клочкова, 1998; и др.). Есть ряд работ, посвященных распределению и ресурсам водорослей северной части моря (Возжинская, 1966; Блинова, 1968, 1969, 1977; Блинова, Возжинская, 1974; Белый, 2001, 2004, 2011; и др.) и Шантарских островов (Закс, 1929; Возжинская, Селицкая, 1970а; Рыбаков, 1971; Потехина, 1972, 1973; Потехина, Суховеева, 1974; Перестенко, 1996; и др.).

В то же время имеющихся в печати сведений о структуре и закономерностях распределения водорослевого пояса у западных материковых побережий Охотского моря немного. Они имеются в небольшом числе статей (Гайл, 1936; Возжинская, 1966; Суховеева, 1976; Перестенко, 1996; Дуленин и др., 2010) и кратко обсуждаются в ряде обобщающих сводок (Возжинская, Селицкая, 1970б; Блинова, Возжинская, 1971; Блинова, 1979; Кизеветтер и др., 1981; Шунтов, 1985, 2001; Гусарова и др., 1993; Суховеева, Подкорытова, 2006). Данные, изложенные в этих источниках, неполны и в значительной мере устарели.

Между тем необходимость исследования структуры пояса макрофитов района актуальна не только в связи с возможным промыслом, но прежде всего потому, что водорослевый пояс северо-западной части Охотского моря образует нерестовую часть ареала охотской популяции сельди (Фархутдинов, 2005).

Цель настоящей работы — дать общую характеристику структуры водорослевого пояса и выявить основные закономерности распределения растительного покрова у материкового побережья Охотского моря в пределах Хабаровского края.

Материалы и методы

Основной объем материалов получен во время водолазных икорных съемок на нерестилищах охотской сельди, проведенных ХфТИНРО в течение 6 лет (табл. 1) с борта ПТР «Иней» (2008 г.) и НИС «Потанино» БИФ ТИНРО-центра (2009–2013 гг.). Выбор периода, за который проанализированы материалы икорных съемок, обусловлен тем, что именно в последние годы они отличались наибольшей полнотой и охватывали максимальную протяженность прибрежной зоны. Проанализированы данные 2600 водолазных станций.

Таблица 1

Районы исследования

Table 1

Data description

Год	Судно	Район	Глубина, м	№ станций
2002	ПТР «Иней»	Зал. Аян — мыс Нонгдан	2–26	145
2003	Маломерные	Зал. Феодота — мыс Мирмолан	2–35	100
2005	ПТР «Иней»	Зал. Аян — Ейринейская губа	2–20	88
2008	ПТР «Иней»	Мыс Борисова — Ейринейская губа	2–20	286
2009	НИС «Потанино»	Мыс Борисова — зал. Ушки	2–15	395
2009	НИС «Потанино»	Мыс Манорский — зал. Ушки	2–24	200
2010	НИС «Потанино»	Мыс Борисова — Ейринейская губа	2–12	390
2011	НИС «Потанино»	Мыс Борисова — Ейринейская губа	2–13	425
2012	НИС «Потанино»	Мыс Борисова — Ейринейская губа	2–21	509
2013	НИС «Потанино»	Мыс Борисова — Ейринейская губа	2–13	592

Дополнительно использованы данные 443 станций водолазных гидробиологических съемок на разных участках прибрежья, полученные при участии автора в период с 2002 по 2005 г. и в 2009 г. (табл. 1). Автором лично выполнено не менее 300 погружений (водолазных станций).

Исследованиями была охвачена прибрежная зона Охотского моря в пределах Хабаровского края от траверса Шантарских островов (мыс Манорский) на юге до зал. Ушки на севере (рис. 1).

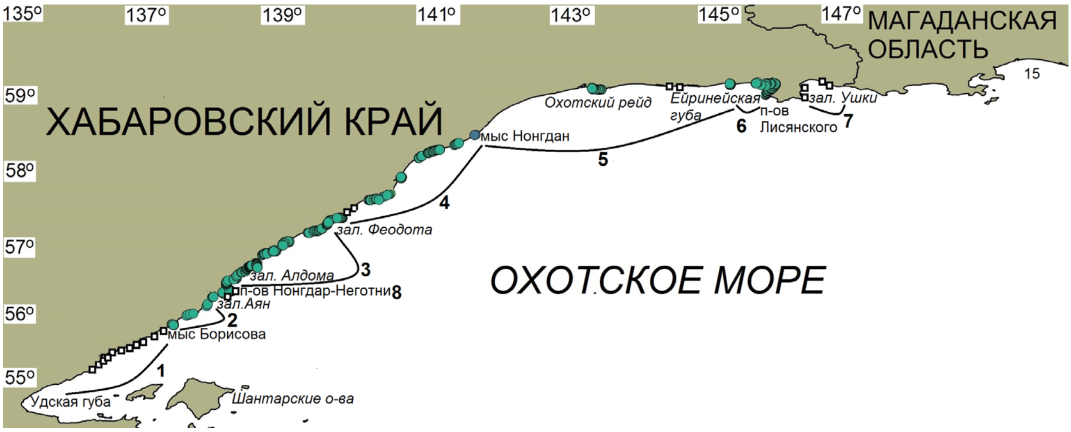

Рис. 1. Участки сбора альгологических материалов в северо-западной части Охотского моря в 2002–2013 гг. *Кружками* обозначены участки проведения икорных съемок; *квадратами* — гидробиологических; *цифрами* — номера выделенных участков

Fig. 1. Algae sampling sites in the northwestern Okhotsk Sea in 2002–2013. *Circles* — roe scuba surveys; *squares* — hydrobiological surveys; *numerals* — considered areas

Сборы проводили по стандартным методикам (Блинова и др., 2003). Выполняли гидробиологические разрезы из серий станций перпендикулярно берегу. Во время икорных съемок станции выполняли на глубинах от 2 до 12–21 м, во время гидробиологических съемок — от 2 до 24–35 м. Расстояние между станциями во время икорных съемок составляло, как правило, 50 м, во время гидробиологических съемок — от 10 до 500 м, в зависимости от уклона дна и степени однородности внешнего облика обследуемых участков растительности. Количество станций на разрезе варьировало от 2 до 10, в зависимости от уклона дна, ширины пояса растительности и ширины пояса обыкрения. Разрезы во время икорных съемок выполняли по большей части в пределах основных нерестилищ сельди, как минимум по краям и в середине каждого нерестилища. Расстояние между разрезами зависело от протяженности нерестилищ, однородности рельефа и подводной растительности, составляя от 0,4 до 4,0 км.

Координаты и расстояния определяли при помощи спутникового GPS-навигатора. Картографические данные обработаны при помощи свободно распространяемого пакета Quantum GIS 1.6.0.

Удельную биомассу растений (УБМ, кг/м^2) определяли на площадках по 0,25 м^2 с последующим пересчетом на квадратный метр. Поскольку основной целью съемок был сбор данных по обыкрению на нерестилищах сельди, то в пробах по большей части присутствовали обыкренные водоросли. Икру отделяли от растительного субстрата. Удельную биомассу водорослей в каждой пробе вычисляли как разность удельных масс обыкренного субстрата и икры.

Проективное покрытие (ПП) определяли на каждой станции для каждого из доминирующих видов растительности визуально, на основе ранговых глазомерных шкал, без использования инструментальных методов (Василевич, 1969; Денисов, 1972). Поскольку к подобным данным неприменимы стандартные процедуры статистической обработки, такие как вычисление средних, стандартных ошибок, и т.п. (Резник, 2008), то обработка данных о ПП выполнена с применением непараметрических статистик. В качестве показателей, характеризующих выборки, использованы медианы, моды и максимумы.

В данной работе в качестве характеристики общего развития растительного покрова использовано не общее проективное покрытие дна растительностью (ОПП), а суммарное проективное покрытие (СПП), определяемое, как сумма ПП доминантов на каждой станции. Показатели ОПП и СПП не всегда тождественны. ОПП не может быть больше 100 %, тогда как СПП в случае хорошо выраженного покрова разных ярусов может значительно превышать эту величину. Таким образом, СПП является более информативным показателем развития растительного покрова, отражающим выраженность элементов его вертикальной структуры.

Участки с СПП до 30 % соответствуют разреженным поселениям с невыраженным растительным покровом, от 30 до 70 — среднему развитию растительного покрова, более 70 % — мощным зарослям.

Для анализа распределения и обилия макрофитов использованы данные о массовых видах (доминантах) района, одновременно удовлетворяющих следующим условиям: широко распространенных по всему району исследований, образующих средние УБМ не менее 1 кг/м^2 и максимальные ПП не менее 50 %. В силу специфики икорных съемок обилие красных водорослей (Rhodophyta) учитывали без разделения по видам.

Поскольку наибольший объем материала собран в 2013 г., то иллюстрации вертикального и горизонтального распределения УБМ приведены по данным 2013 г. Распределение показателей обилия для наибольшей наглядности показано в виде точечных диаграмм, осредненные значения УБМ показаны по линиям тренда линейной интерполяции значений.

Для сравнения удельных биомасс доминантов на разных участках и разных глубинах использован двухвыборочный тест Колмогорова-Смирнова, применимый для анализа выборок разного объема с различным характером распределения (Резник, 2008; Халафян, 2008).

Для анализа межгодовых показателей количественного обилия доминантов (ПП, встречаемости, УБМ) использован одновыборочный тест χ^2. Для этого показатели обилия были представлены в виде наблюдаемых частот, распределенных по категориям — годам наблюдений, а среднемноголетние значения — в виде ожидаемых частот (Резник, 2008; Халафян, 2008). В случае анализа УБМ для того, чтобы соблюсти условия применимости теста — избавиться от дробных значений и привести сумму накопленных частот к значению не менее 30 — при выполнении теста размерность значений УБМ была изменена путем умножения каждого значения на 10.

В задачи статьи не входит характеристика фитоценозов, поэтому частные особенности сложения растительности охарактеризованы кратко.

Современные латинские видовые названия макрофитов указаны в соответствии с международной альгологической базой данных algaebase.org. На русском языке для облегчения восприятия указаны общепринятые, хотя и устаревшие синонимические названия.

Результаты и их обсуждение

Физико-географические условия формирования пояса растительности. Район исследований отличается суровостью климатических условий. Зимой температура воды в прибрежной зоне опускается ниже 0 °С, летом, по наблюдениям во время икорных съемок (июнь), высокие температуры отмечаются в северо-восточной части района, составляя 10–12 °С. Максимальный для района прогрев вод наблюдается во внутренней мелководной части зал. Алдома — до 14–16 °С. В центральной части района температуры ниже, от 8 до 10 °С, а в юго-западной — самые низкие, от 0,5 до 8,0 °С.

Эта температурная инверсия связана с характером течений района. В прибрежной зоне господствует Северо-Охотское течение, направленное с севера на юг*. В связи с этим весной основная масса льдов концентрируется в юго-западной части моря у Шантарских островов, благодаря чему температуры прибрежных вод в первой половине лета остаются низкими.

Первый лед появляется в районе во второй половине октября в бухтах северной его части. Максимум распространения ледяного покрова наступает в первой половине марта, когда вся акватория района покрыта льдом. К середине мая ото льда очищается более половины акваторий, однако в юго-западной его части льды сохраняются в течение июня, а после суровых зим даже в августе.

---

* Лоция Охотского моря. СПб.: ГУНИО МО РФ, 1976.

Гидрохимические условия района в целом благоприятны для развития растительности. Соленость в поверхностном слое варьирует от 26,7 до 32,2 ‰. Минимальные значения наблюдаются на юге, что связано с поступлением опресненных вод из лимана Амура и близ устий рек. Насыщение кислородом летом составляет 100 %, весной наблюдается перенасыщение, которое достигает 130 %. Абсолютные значения содержания кислорода в подповерхностном слое летом — 10,0–11,5 мг/л. Значение pH составляет 8,1–8,3 в зависимости от сезона. Содержание фосфатов летом — 5,0–10,0 мкг/л, кремниевой кислоты — 50,0–800,0 мкг/л, нитритов — 0,5–1,0 мкг/л. По гидрохимическим показателям район обнаруживает сходство с другими акваториями северо-западной части Тихого океана*.

Протяженность обследованного района составляет более 1100 км прибрежной зоны. Вдоль большей части побережья проходит Джугджурский хребет с отрогами, образуя скалистые обрывистые берега, местами со свалами глубин. Значительные участки побережья занимают валунные относительно отлогие пляжи. Берега преимущественно открытые, прибойные. Топически разнообразные участки разной степени защищенности от волнового воздействия располагаются преимущественно в заливах Феодота, Алдома, Аян, Ейринейской губе.

Итак, рассмотренные физико-географические характеристики показывают наличие градиентов температуры и солености, различия в уровне гидродинамической нагрузки и в составе грунтов на разных участках района исследований, что дает основания для сравнительного анализа распределения растительности на разных участках района исследований.

Массовые виды растительности. В пределах района исследований отмечено 176 видов макрофитов, из них 35 видов зеленых (Chlorophyta), 53 вида бурых (Ochrophyta), 87 видов красных (Rhodophyta) водорослей и 1 вид морских трав (Magnoliophyta) (по: Гусарова и др., 1993). Однако массовых сублиторальных видов немного. Отвечают принятым в статье критериям доминантности для района в целом и пригодны для характеристики его пояса растительности лишь 4 вида бурых водорослей: *Saccharina gurjanovae* (ламинария Гурьяновой), *Alaria marginata* (алярия окаймленная), *Pseudolessonia laminarioides* (лессония ламинариевидная), *Stephanocystis crassipes* (цистозира толстоногая) — и многовидовые группировки красных в составе *Neoptilota asplenioides* (неоптилота аспленниевидная), *Odonthalia corymbifera* (одонталия щитконосная), *Tichocarpus crinitus* (тихокарпус косматый), *Chondrus platynus* (хондрус плоский), *Neohypophyllum middendorffii* (неогипофиллюм Миддендорфа), *Hymenena ruthenica* (гименена русская). Результаты анализа показателей обилия этих видов вдоль большей части побережья района составляют основную часть работы.

Кроме того, на топически ограниченных участках относительно небольшой протяженности в дополнение к перечисленным выше видам в роли доминантов либо субдоминантов могут выступать следующие: зеленая водоросль *Ulva fenestrata* (ульва продырявленная), бурые водоросли *Laminaria appressirhiza* (ламинария сдавленночерешковая), *Laminaria inclinatorhiza* (ламинария наклонночерешковая), красные водоросли *Sparlingia pertusa* (спарлингия продырявленная), *Velatocarpus pustulosus* (велатокарпус пупырчатый), *Kallymeniopsis lacera* (каллимениопсис рваный), морская трава *Zostera marina* (зостера морская). Такие участки с их растительностью исключены из общего анализа, их краткие характеристики даны отдельно.

Доминирующие виды на разных участках образуют моно- и полидоминантные сообщества. Местами их роль снижается до субдоминантов и сопутствующих видов.

Районирование и типизация пояса растительности. Внешние характеристики растительного покрова — его наличие либо отсутствие, ширина и глубина распространения — определяются разнообразием топических условий района. Поэтому прежде чем переходить к анализу количественных показателей пояса, целесообразно рассмо-

* Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9: Охотское море. Вып. 1: Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоиздат, 1998. 343 с.

треть характеристики его распространения в связи с топическими особенностями, выделив участки, различающиеся по развитию водорослевого пояса.

1. От Удской губы до мыса Борисова. Протяженность участка более 140 км. Берега — открытые утесы, сменяющиеся узкими галечными или валунными пляжами. В отличие от других открытых участков побережья, здесь за счет близости Шантарских островов формируются условия, присущие крупным открытым заливам со сниженной гидродинамической нагрузкой. Уклон дна в пределах пояса твердых грунтов преимущественно от сильного до вертикального. За счет сниженной гидродинамической нагрузки и усиленного накопления мягких осадочных пород у берегов нижняя граница твердых грунтов располагается на глубинах менее 10 м. Таким образом, пояс твердых грунтов, пригодных для поселения водорослей, узок, однако и он занят растительностью далеко не полностью. Вследствие истирания льдами на малых глубинах растительность нередко полностью отсутствует. Льды и частые туманы* способствуют ухудшению проникновения солнечной радиации в глубину и уменьшению прогрева вод в период вегетации, а температура воды остается самой низкой в районе исследования. Вследствие действия этих неблагоприятных факторов растительность участка бедна. Это преимущественно узкие, от 10 до 50 м, разреженные поселения, расположенные на глубинах от 3–5 до 6–10 м. Развитый растительный покров формируется редко.

2. От мыса Борисова до зал. Аян. Протяженность участка 150 км. Преобладают открытые берега, имеется ряд полузащищенных участков. Дно имеет значительный уклон, грунты галечные и скалисто-валунные. Пояс растительности почти непрерывен, шириной около 50 м, на глубинах от 0–2 до 10–15 м.

3. От зал. Аян до зал. Феодота. Протяженность — 140 км. Преобладают открытые либо полузащищенные местообитания с различным уклоном дна и скалистыми, валунными и крупногалечными грунтами. Пояс растительности прерывается в местах впадения рек. Ширина пояса от 30 м на крутых склонах до 400 м на пологих участках, на глубинах от 0–2 до 7–14 м.

На этом участке расположен топически обособленный, хорошо защищенный зал. Алдома, в кутовой части которого на песчаных грунтах с глубинами 2–4 м расположено единственное в районе исследований поселение морских трав.

4. От зал. Феодота до мыса Нонгдан. Протяженность — 220 км. Развитие растительности определяется наличием открытых валунных и крупногалечных берегов с пологим уклоном дна. Здесь развивается наиболее мощный в районе исследований, относительно однородный водорослевый пояс шириной от 300 до 600 м на глубинах от 1–2 до 8–14 м.

5. От мыса Нонгдан до Ейринейской губы. Протяженность — 300 км. Открытое побережье. Здесь в море впадают крупные реки — Охота, Кухтуй, Иня, образуя обширные участки распреснения и выноса большие массы взвешенного вещества. Грунты илистые, песчаные, гравийные, непригодные для прикрепления крупных водорослей. В связи с этим пояс растительности на участке отсутствует. Небольшие выходы твердых грунтов имеются в окрестностях пос. Охотск. К ним приурочены локальные поселения бурых водорослей шириной от 100 до 200 м, протяженностью до 3 км на глубинах от 1–2 до 6–9 м.

6. Ейринейская губа с окрестностями. Протяженность — 45 км. Имеются открытые, полузащищенные и хорошо защищенные участки со скалистыми, валунными, песчаными грунтами и различным уклоном дна. Пояс растительности прерывистый, шириной от 50 до 400 м на глубинах от 0 до 10–11 м.

7. Залив Ушки. Протяженность — 45 км. Полузащищенный участок с валунными грунтами. Уклон дна слабый. Пояс растительности относительно однородный, шириной до 200–300 м, расположен на глубинах от 1 до 7 м.

Прибойные участки вертикальных скалистых свалов небольшой протяженности: п-ов Нонгдар-Неготни (протяженность 15 км), участок к югу от зал. Феодота (протя-

* Лоция ... (1976).

женность 15 км), внешняя часть п-ова Лисянского (протяженность — 50 км) — следует выделить отдельно. Общая их протяженность — около 80 км. Благодаря максимальной гидродинамической нагрузке и большому уклону дна накопление мягких осадочных пород у таких участков затруднено. Вследствие этого пригодные для поселения водорослей скалистые склоны с глыбовыми навалами достигают наибольших глубин, сменяясь песками на глубине от 15–20 до 30–35 м. Глубина расположения растительности — от 1–2 до 15–35 м. На малых глубинах имеются участки, лишенные многолетней растительности вследствие регулярного истирания льдами. Пояс водорослей узок — от 10 до 50 м шириной. Присутствуют как разреженные поселения, так и участки с выраженным растительным покровом.

В целом присутствие и глубина распространения растительного покрова района обусловлены наличием и глубиной пояса твердых неподвижных грунтов, а ширина пояса водорослей — его уклоном. Как правило, широкие пояса растительности формируются на небольших глубинах у берегов со слабым уклоном, а узкие, местами достигающие максимальных глубин, — у вертикальных скалистых склонов. Степень защищенности побережий не влияет напрямую на формирование покрова: широкие растительные пояса с развитым покровом могут присутствовать у берегов разной степени защищенности.

В пределах района по развитию водорослевого пояса прибрежную зону следует разделить на три категории:

I. Преобладающие в районе исследования открытые прибойные и полузащищенные участки (№ 2–4, 6, 7) с твердыми грунтами и относительно небольшим уклоном дна. Общая протяженность таких участков не менее 600 км. Они характеризуются наиболее развитым растительным поясом, ширина которого составляет от 50 до 600 м. Именно к этим участкам приурочены естественные нерестилища охотской сельди (Фархутдинов, 2005).

II. Открытые участки (№ 1, 8) с сильным либо вертикальным уклоном дна общей протяженностью около 220 км. Пояс растительности на них узок — от 10 до 50 м — и нередко слаборазвит.

III. Открытые участки (№ 5, некоторые бухты, окрестности устий рек) с отлогим дном и подвижными грунтами, протяженностью более 300 км, на которых пояс растительности отсутствует.

Более подробная классификация биотопов с общепринятым для такого рода работ выделением биономических типов (Гурьянова и др., 1930а, б; Гусарова, 1975; Перестенко, 1980; Дуленин, 2008) не входит в задачи настоящей статьи, автор надеется выполнить ее в дальнейшем.

Нужно отметить, что типизацию растительности соседней с районом исследований северной части Охотского моря предложил М.Н. Белый (2011), выделив два типа поселений водорослей — прибрежно-ленточные заросли, присущие прибойным участкам вертикальных скалистых свалов, и мозаичные поля, расположенные в полузащищенных бухтах. Приведенные выше описания показывают, что растительность нашего района исследований имеет иную экотопическую структуру, не соответствующую таковой в северной части моря. Большую часть протяженности района составляют побережья с широкими поясами растительности у открытых берегов, нетипичные для северной части моря и не соответствующие разработанной для нее типизации.

Еще одно отличие состоит в том, что мозаичные поля, формирующие основную часть площади водорослевых поселений в северной части моря, у нас отсутствуют. Это связано с тем, что центральные части бухт, к которым приурочены мозаичные поля на севере, в нашем районе имеют мягкие подвижные грунты и потому почти всегда лишены водорослевого покрова.

Прибрежно-ленточному типу зарослей, формирующему большую часть протяженности водорослевых поселений на севере, у нас до некоторой степени соответствует только растительность небольших участков вертикальных скалистых свалов, которые составляют лишь около 7 % протяженности побережья района исследований. Сходство с прибрежно-ленточными поселениями северной части моря имеет растительность участка от Удской губы до мыса Борисова, однако у нас она формируется в иных условиях, чем на севере моря — исключительно на малых глубинах и в условиях сниженной гидродинамической нагрузки.

Рассмотрев топические характеристики пояса растительности, целесообразно выяснить, насколько разнообразие условий обитания сказывается на показателях количественного обилия и качественного состава растительного покрова.

Проективное покрытие. Что касается внутренней структуры пояса растительности, то первичные описательные сведения о ней легко получить посредством визуального учета ПП доминантов на станциях. Таких рекогносцировочных осмотров бывает вполне достаточно как для выделения и опознания типичных сообществ и однородных участков растительности (Фадеев, Лукин, 1982), так и для определения возможностей их промысловой эксплуатации (Дуленин, 2003, 2008).

ПП доминирующих видов изменяется от 1–5 % в разреженных поселениях до 100 % в плотных, монодоминантных. Показатели ПП весьма вариабельны. При одной УБМ вида ПП на разных участках могут различаться в несколько раз, что отмечалось и ранее (Кулепанов, Жильцова, 2004). Коэффициенты корреляции этих параметров обычно низки (табл. 2). Это касается как промысловых (ламинария Гурьяновой), так и непромысловых объектов. Большие ошибки глазомерного метода определения ПП описаны ранее (Барашков, 1965; Шмаков, Шулипенко, 1981; Морозов, 1996).

Таблица 2

Значения коэффициентов корреляции между ПП и УБМ для основных доминантов пояса растительности северо-западной части Охотского моря по данным икорных съемок 2008–2013 гг.

Table 2

Correlation coefficients between projective cover and biomass for major dominants of vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea (data of roe scuba surveys in 2008–2013)

Доминанты	2013	2012	2011	2010	2009	2008
Alaria marginata	0,64	0,60	0,53	0,53	0,37	0,35
Saccharina gurjanovae	0,69	0,66	0,55	0,64	0,39	0,51
Pseudolessonia laminarioides	0,64	0,56	0,67	0,65	0,38	0,48
Stephanocystis crassipes	0,60	0,41	0,48	0,18	0,30	0,36
Rhodophyta	0,55	0,43	0,43	0,54	0,33	0,46

Итак, необходимо отметить весьма ограниченную пригодность данных о ПП, полученных глазомерным способом, для пересчетов в биомассу растительности и других хозяйственных вычислений. Однако ПП хорошо подходит в качестве характеристики выраженности растительного покрова отдельных доминантов на конкретных станциях.

Обсуждаемые виды в половине случаев образуют самостоятельный растительный покров (медианы ПП 30–40 %, табл. 3), в остальных случаях присутствуют в виде разреженных поселений сопутствующих видов и субдоминантов в полидоминантных сообществах. Растительный покров лессонии ламинариевидной, цистозиры толстоногой и красных водорослей в отдельные годы бывает выражен относительно слабо, тогда медианы ПП составляют лишь 20 %.

Наиболее часто встречались станции со средним (моды ПП 30–40 %) или слабым (моды ПП 10–20 %) развитием растительного покрова. На участках совместной встречаемости обсуждаемые виды принимали приблизительно равное участие в формировании покрова: их моды находились в одних и тех же пределах, никогда не превышая 40–50 %.

Максимально развитый растительный покров отдельные виды формируют редко: максимумы ПП доминантов далеко не всегда достигали 100 %, для каждого учитываемого вида они отмечались лишь на единичных станциях. В качестве исключения, впрочем неполного, следует указать только ламинарию Гурьяновой, монодоминантные поселения которой, как правило, достигали 100 % ПП. Однако даже поселения этого вида в 2013 г. создавали покрытие не более 80 %.

Минимумы ПП, характеризующие состояние предельно разреженных поселений, одинаковы для всех учитываемых видов (1–5 %) и не требуют подробного рассмотрения.

Таблица 3

Значения проективного покрытия доминантов пояса растительности северо-западной части Охотского моря по данным икорных съемок 2008–2013 гг., %

Table 3

Projective cover, %, for the dominants of vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea (data of roe scuba surveys in 2008–2013)

Год	*Alaria marginata*	*Saccharina gurjanovae*	*Stephanocystis crassipes*	*Pseudolessonia laminarioides*	Rhodophyta	СПП
2013	30/30/80	30/30/80	20/20/60	30/30/50	30/30/80	70/70/101
2012	25/20/70	30/30/100	30/30/80	20/10/80	30/30/80	70/70/101
2011	40/40/100	30/30/100	30/30/90	20/20/70	40/50/90	80/100/100
2010	30/30/100	25/10/100	30/10/100	20/10/100	27,5/10/90	71/100/102
2009	40/40/100	30/10/100	30/10/100	30/20/90	20/10/100	70/70/130
2008	20/10/80	30/10/100	20/10/100	30/10/80	20/10/100	70/100/100
χ^2	10,35	0,72	4,96	6,00	10,00	1,12
P	< 0,06	< 0,98	< 0,42	< 0,30	< 0,07	< 0,95

Примечание. Через косую черту указаны медианы, моды и максимумы. Результаты одновыборочного теста χ^2 приведены для медиан.

Что касается СПП, то из данных табл. 3 и на рис. 2 видно, что растительность в целом формирует относительно развитый покров. Его медианы составляют 70–80 %, моды — 70–100 %. Максимальные показатели СПП нередко превышают 100 %, что происходит за счет некоторого совмещения растительных группировок разных ярусов при условии значительного развития их покровов. Однако степень этого совмещения, как правило, весьма незначительна — только однажды СПП достигло 130 %. Это происходит вследствие того, что растительность разных ярусов в основном располагается отдельными группировками, а станции с развитым покровом бурых водорослей и хорошо выраженным подлеском красных встречаются редко. В частности, это происходит из-за того, что на больших площадях дна нижний ярус живого покрова формируется не водорослями, а замещающими их поселениями губки *Halyhondria panicea* (морской каравай).

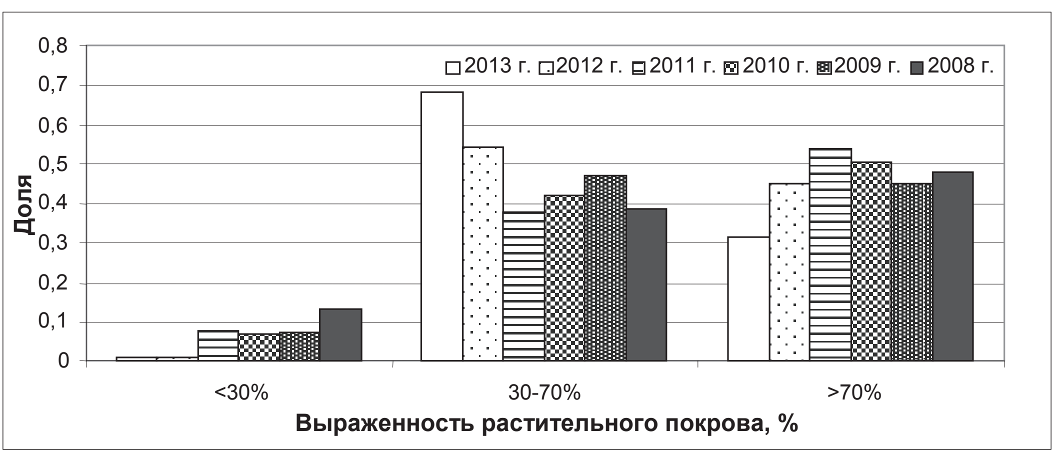

Рис. 2. Распределение суммарного проективного покрытия пояса растительности северо-западной части Охотского моря по данным икорных съемок 2008–2013 гг.

Fig. 2. Total projective cover of vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea (data of roe scuba surveys in 2008–2013)

В целом характеристики ПП растительности за период наблюдений относительно стабильны, статистически значимые межгодовые различия между ними не выявлены.

Доля станций с мощным растительным покровом в разные годы составляет 31–54 %, с поселениями средней мощности — 27–32 %. Соответственно, разреженные поселения отмечаются только на 7–13 % станций (рис. 2). Они невелики по площади и располагаются, как правило, на границе водорослевого пояса. Здесь водоросли обычно не создают группировок, располагаясь поодиночке и не образуя растительного покрова.

Преобладание поселений с выраженным растительным покровом естественно, поскольку на станциях обычно присутствуют по 2–3 доминанта (рис. 3). Доля собственно монодоминантных поселений относительно невелика — от 13 до 34 % в разные годы.

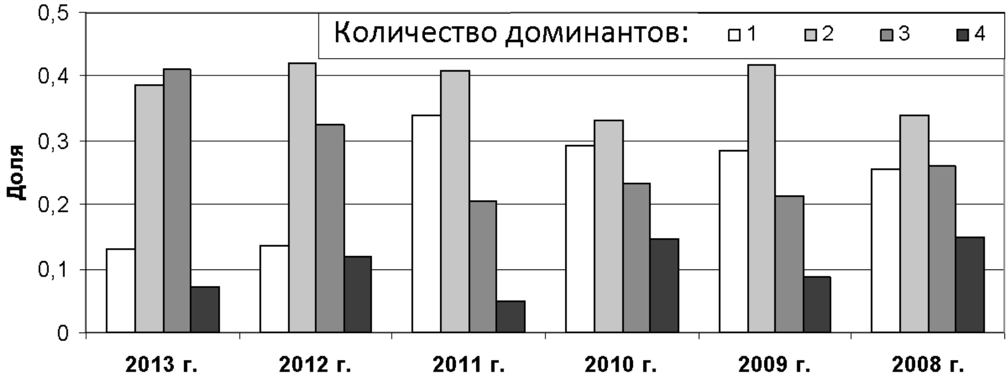

Рис. 3. Распределение количества доминирующих видов растительности на станциях в северо-западной части Охотского моря по данным икорных съемок 2008–2013 гг.

Fig. 3. Number of the dominant species in vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea (data of roe scuba surveys in 2008–2013)

Сказанное справедливо для прибрежий, отнесенных к I категории. У прибрежий II категории растительный покров, как правило, выражен слабо, преобладают разреженные поселения с СПП до 30 %. В частности, в отличие от всего остального побережья, именно такое слабое покрытие дна растительностью характерно для участка № 1, т.е. от мыса Борисова до Удской губы. Здесь СПП составляет 10–20 %, а поселения, характеризующиеся развитым покровом, отмечаются редко.

Нужно заметить, что по сравнению с рядом других районов Дальнего Востока — Камчаткой (Клочкова и др., 2009а, б), Курильскими островами (Гусарова, 1975), Татарским проливом (Бывалина и др., 1985; Петров, Поздеев, 1992; Дуленин, 2008), Приморьем (Перестенко, 1980) — количество доминантов в пределах обсуждаемого района мало, а СПП разных ярусов растительности не достигает максимальных значений, характерных для этих регионов.

Частота встречаемости. Рассмотрим показатели встречаемости доминантов. Если участие каждого доминанта в формировании ПП в конкретных точках сбора данных сопоставимо, то показатели встречаемости, характеризующие общее распространение видов в пределах района, демонстрируют несколько иные закономерности (табл. 4). Среднемноголетняя встречаемость доминантов на станциях вполне ожидаемо оказалась максимальной для ламинарии Гурьяновой (41 %) и минимальной для лессонии ламинариевидной (13 %). Что касается других обсуждаемых видов, то каждый из них отмечается приблизительно на 1/3 станций. Эти данные вполне соответствуют результатам визуальных наблюдений. Действительно, наибольший вклад в формирование пояса растительности района повсеместно вносит ламинария Гурьяновой, относительно небольшой, на отдельных участках, — лессония ламинариевидная. Прочие доминанты занимают промежуточное положение, давая приблизительно равный вклад в формирование растительного пояса района.

Весьма интересно, что год от года доля станций, на которых встречаются наиболее распространенные бурые водоросли, остается стабильной, изменяясь в узких пределах. Встречаемость ламинарии Гурьяновой и алярии окаймленной изменяется лишь на 2–3 % в большую или меньшую сторону от среднего значения. Диапазон колебаний для обоих видов составил 6 % от числа станций съемок. Несмотря на то что количество станций съемок в разные годы различается более чем двукратно, а обследованные площади — более чем на четверть, значения встречаемости наиболее массовых видов бурых водорослей остаются постоянными, независимо от масштабов и площади

Таблица 4

Частота встречаемости доминантов пояса растительности северо-западной части Охотского моря по данным икорных съемок 2008–2013 гг., %

Table 4

Frequency of occurrence for the dominant species of vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea, % of total stations number (data of roe scuba surveys in 2008–2013)

Год	*Saccharina gurjanovae*	*Alaria marginata*	*Stephanocystis crassipes*	*Pseudolessonia laminarioides*	Rhodophyta
2013	43	31	29	8	38
2012	41	27	26	16	41
2011	38	32	20	11	27
2010	40	29	29	18	34
2009	42	29	22	15	29
2008	42	33	35	11	35
Среднее	41	30	27	13	34
χ^2	0,39	0,83	5,44	5,46	4,12
p	< 0,99	< ,97	< 0,36	< 0,36	< 0,53

съемки. Межгодовые колебания частот встречаемости всех доминантов статистически незначимы. Таким образом, показанные особенности позволяют констатировать наличие устойчивых во времени черт сложения водорослевого пояса.

Показатели встречаемости выявляют картину, вполне типичную для дальневосточных морей (Клочкова, 1998): наибольшую роль в формировании пояса растительности играют несколько представителей порядка Laminariales, из которых один наиболее массовый вид рода Saccharina — *S. gurjanovae* (ламинария Гурьяновой). Кроме них в сублиторальной зоне ожидаемо велика роль единственного представителя порядка Fucales — *S. crassipes* (цистозиры толстоногой) — и нескольких представителей Rhodophyta.

Существенное отличие района от других, более тепловодных регионов, заключается в том, что в структуре растительного пояса отсутствуют морские травы (Magnoliophyta). *Z. marina*, образующая растительный покров в тепловодном рефугиуме зал. Алдома, — исключение, только подтверждающее общее правило.

Удельные биомассы. Закономерности пространственного распределения растительности целесообразно рассмотреть на основании показателей УБМ, наиболее точно отражающих обилие макрофитов.

Средние значения УБМ для водорослей порядка Laminariales довольно близки, как правило, около 2 кг/м^2 (табл. 5), что, очевидно, обусловлено относительным сходством их морфологии и экологии (Клочкова, 1998; Клочкова, Березовская, 2008). Год от года средние УБМ доминантов также относительно стабильны и изменяются не более чем в 1,5 раза. Близость средних значений УБМ крупных бурых водорослей, как и относительное постоянство УБМ доминантов в разные годы, очевидно, характеризует еще один элемент стабильности водорослевого пояса района.

Наименьшие средние значения УБМ — 0,8–1,4 кг/м^2 — присущи красным водорослям.

Максимальные УБМ образуют ламинария Гурьяновой — 16,7 кг/м^2 — и цистозира толстоногая — 19,1 кг/м^2. Необходимо отметить, что эти виды далеко не достигают тех УБМ, что указывались для них ранее (Гусарова и др., 1993) — соответственно 42 и 30 кг/м^2. В прежние годы, как и в настоящее время, сведения о водорослевом поясе района собирали преимущественно во время икорных съемок (Суховеева, 1976), т.е. в конце мая — июне, когда водоросли еще не создают максимальной биомассы. В связи с этим нельзя говорить, что сведения, указанные И.С. Гусаровой с соавторами (1993), характеризуют УБМ в период максимального развития водорослевого покрова. Вероятно, указанные ими значения УБМ связаны с артефактами сбора материала водолазным способом.

Характеристики УБМ растительности района отличаются от таковых как в сопредельных водах северной части Охотского моря, так и в более удаленных районах

Таблица 5

Удельная биомасса (УБМ) доминантов пояса растительности северо-западной части Охотского моря, кг/м^2

Table 5

The dominant species biomass in vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea, kg/m^2 (data of roe scuba surveys in 2008–2013). Results of one-sample χ^2 test are calculated for means, multiplied by 10 and represented in the form of observed frequencies

Показатель	2013	2012	2011	2010	2009	2008
Saccharina gurjanovae, $\chi^2 = 3{,}3$, p < 0,66						
Среднее	2,3	2,3	3,0	2,0	1,9	2,4
Ст. ошибка	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	0,2
Минимум	0,1	0,1	0,1	0,1	0,02	0,1
Максимум	12,2	9,9	14,7	11,6	14,4	16,7
N проб	254	211	161	155	165	121
Alaria marginata, $\chi^2 = 4{,}9$, p < 0,43						
Среднее	2,3	1,8	2,7	1,7	1,9	1,5
Ст. ошибка	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,2
Минимум	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Максимум	7,6	5,5	10,9	5,5	12,0	9,3
N проб	184	137	134	113	115	95
Pseudolessonia laminarioides, $\chi^2 = 2{,}3$, p < 0,8						
Среднее	2,1	1,6	2,3	1,6	2,0	2,2
Ст. ошибка	0,2	0,1	0,3	0,2	0,2	0,4
Минимум	0,1	0,3	0,1	0,0	0,03	0,1
Максимум	6,0	5,2	7,2	10,0	8,0	11,6
N проб	46	80	45	70	58	31
Stephanocystis crassipes, $\chi^2 = 5{,}3$, p < 0,38						
Среднее	2,0	2,7	3,4	3,3	2,6	2,4
Ст. ошибка	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	0,3
Минимум	0,1	0,3	0,1	0,02	0,1	0,1
Максимум	8,8	15,3	10,7	15,8	19,1	15,8
N проб	170	134	87	113	86	101
Rhodophyta, $\chi^2 = 2{,}9$, p < 0,71						
Среднее	1,4	1,3	1,4	0,8	0,9	1,1
Ст. ошибка	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Минимум	0,1	0,2	0,03	0,1	0,01	0,04
Максимум	4,2	4,5	4,1	5,3	4,3	4,7
N проб	227	211	114	134	113	101
Общая УБМ, $\chi^2 = 2{,}2$, p < 0,82						
Среднее	2,0	1,9	2,5	1,8	1,7	1,8
Ст. ошибка	0,04	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Минимум	0,1	0,1	0,1	0,1	0,01	0,04
Максимум	12,2	15,3	14,7	15,8	19,1	16,7
N проб	881	773	541	585	537	449

Дальнего Востока. По сравнению с соседними северными районами Охотского моря район исследований характеризуется мощным поясом растительности. Несмотря на то что в северной части моря УБМ в период максимального развития растительности в августе могут достигать 40 кг/м^2, средние их показатели составляют, за некоторыми исключениями, лишь сотни граммов на квадратный метр (Белый, 2011, табл. 5.3.2), т.е. на порядок ниже, чем в нашем районе исследований. В то же время УБМ доминантов нашего района низки по сравнению с другими районами Дальнего Востока. Они, как правило, в 2–4 раза ниже, чем у более южных морских побережий Татарского пролива (Дуленин, 2008), и на порядок ниже, чем в регионах Дальнего Востока, характеризующихся наибольшим развитием водорослевого пояса, таких как Курильские острова (Гусарова, 1975), Сахалин (Петров, Поздеев, 1992), северное Приморье (Паймеева, Гусарова, 1993).

Что касается учета общей УБМ, необходимо заметить следующее. Размер одной стандартной пробной площадки (0,25 м^2) сопоставим лишь с площадью отдельных микрогруппировок красных водорослей, отдельных растений цистозиры толстоногой и лессонии ламинариевидной, а также куртин ламинарии Гурьяновой и аларии окаймленной. В связи с этим попытки суммирования УБМ доминантов в пределах полидоминантных поселений в большинстве случаев приводят к кратному завышению общей УБМ. Кроме того, благодаря показанным выше чертам организации пояса растительности района исследований — раздельно-групповому, мозаичному горизонтальному сложению при слабой выраженности вертикальной ярусной структуры — объективно преобладает «однослойное», относительно равномерное распределение фитомассы на дне. Участки распределения фитомассы в несколько слоев формируются только в относительно немногочисленных случаях хорошего развития ярусов. Обычно же разреженный подлесок красных водорослей в поселениях бурых не дает большого прироста общей УБМ на станциях. В связи с этим наиболее адекватные значения общей УБМ на станциях получаются путем осреднения УБМ доминантов. Закономерно, что средние значения общей УБМ изменяются в довольно узких пределах — от 1,7 до 2,5 кг/м^2, сохраняя относительное постоянство в течение рассматриваемого периода. Межгодовые колебания УБМ, как и прочих показателей обилия, статистически незначимы.

Характер распределения растительности по глубине. Глубина является комплексным градиентом (Вальтер, 1982; Миркин и др., 2001), определяющим распределение растительности. Ведущий фактор этого градиента — свет (Lerving, 1966, цит. по: Перестенко, 1980; Звалинский, 1986). На рис. 4 видно, что подавляющее большинство проб собрано на глубине от 1 до 8–9 м, что хорошо иллюстрирует вертикальные границы расположения растительного покрова. Максимальные глубины сбора 4 из 5 доминантов почти одинаковы (11–13 м), только лессония ламинариевидная не встречается глубже 8 м. В отличие от четко выраженной поясности, присущей растительности большинства районов Дальнего Востока (Гусарова, 1975; Перестенко, 1980; Бывалина и др., 1985; Гусарова и др., 1993; Дальневосточный морской биосферный заповедник, 2004; Дуленин, 2008; и др.), в районе исследований благодаря узкому диапазону глубин расположения растительности доминанты распространены от верхних до нижних границ растительного покрова, что демонстрирует однородность его структуры. Ниже 8–9 м количество собранных проб всех доминантов весьма невелико, поскольку здесь располагаются только немногочисленные разреженные поселения.

У всех доминантов на мелководьях (до 5 м глубины) отмечаются максимальные УБМ. Результаты сравнения УБМ доминантов на разных глубинах приведены в табл. 6. Средние УБМ ламинарии Гурьяновой (2,3–2,2 кг/м^2), лессонии ламинариевидной (2,2–1,8 кг/м^2) и красных водорослей (1,4 кг/м^2) по вертикали значимо не меняются. Тот факт, что количественные показатели ряда доминантов остаются постоянными на разных глубинах, следует считать еще одним элементом стабильности структуры растительного покрова района исследований.

Средние УБМ аларии окаймленной и цистозиры толстоногой статистически значимо снижаются с ростом глубины (соответственно 2,4–2,0 кг/м^2 и 2,3–1,3 кг/м^2), отражая приуроченность этих видов к мелководьям. Вследствие этого и средние УБМ в пределах водорослевого пояса в целом также значимо снижаются (2,1–1,8 кг/м^2) с глубиной, впрочем, на весьма небольшую величину — 0,3 кг/м^2.

У побережий II категории характер вертикального распределения растительности во многом другой. Так, в южной части района исследований, от Удской губы до мыса Борисова (участок 1), пояс водорослей зажат между зоной истирания льдами и поясом мягких грунтов. Общая УБМ, как правило, составляет 0,2–1,0 кг/м^2, местами достигая 5,0 кг/м^2. В составе растительности помимо видов, доминирующих у прибрежий I категории, присутствует ламинария наклонночерешковая. Она часто преобладает в разреженных поселениях, образуя УБМ 0,2–0,6 кг/м^2.

Наиболее сложна вертикальная структура растительности прибойных участков вертикальных скалистых свалов (п-ов Нонгдар-Неготни, южные окрестности

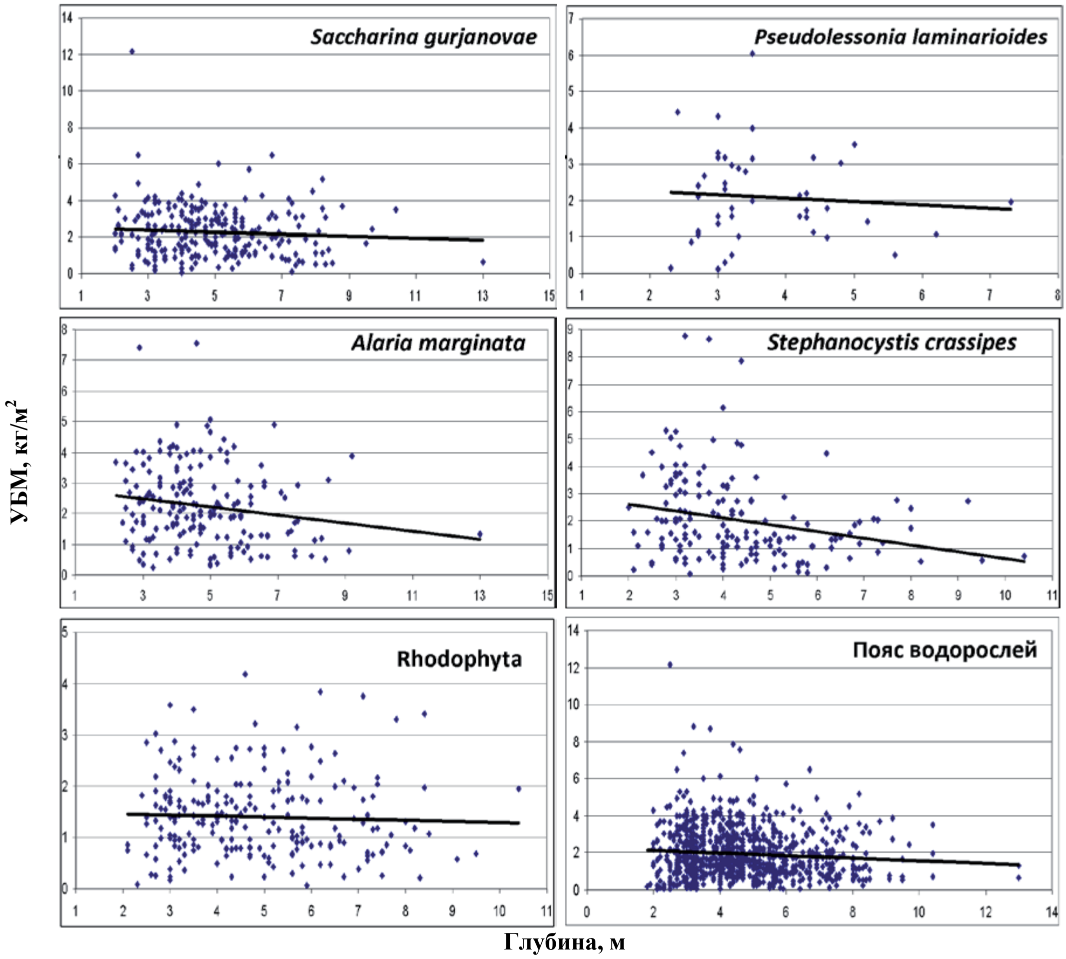

Рис. 4. Распределение удельных биомасс макрофитов по глубинам в северо-западной части Охотского моря по данным икорной съемки 2013 г., 592 станции, 1120 проб

Fig. 4. Distribution by depth for the dominant species biomass in vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea (data of roe scuba survey in 2013: 592 stations, 1,120 samples)

Таблица 6

Сравнение удельных биомасс (УБМ) доминантов пояса растительности северо-западной части Охотского моря на глубинах менее и более 5 м по данным икорной съемки 2013 г., 592 станции, 899 проб. Результаты теста Колмогорова-Смирнова. Различия значимы при $p < 0,05$

Table 6

Comparison of the dominant species biomass in vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea at the depth above and below 5 m (data of roe scuba survey in 2013: 592 stations, 899 samples) according to results of Kolmogorov-Smirnov test. Differences are significant at $p < 0.05$

Доминант	Макс. отриц. разность	Макс. полож. разность	p-уровень	Средняя, < 5 м, г/м²	Средняя, ≥ 5 м, г/м²	N, < 5 м	N, ≥ 5 м
Saccharina gurjanovae	0,0	0,1	p > 0,10	2,3	2,2	142	112
Pseudolessonia laminarioides	–0,1	0,3	p > 0,10	2,2	1,8	30	16
Alaria marginata	0,0	0,2	**p < 0,01**	2,4	2,0	109	75
Stephanocystis crassipes	0,0	0,3	**p < 0,001**	2,3	1,3	123	47
Rhodophyta	–0,1	0,2	p < 0,10	1,4	1,4	132	95
Пояс водорослей	0,0	0,1	**p < 0,005**	2,1	1,8	563	336

зал. Феодота, внешняя часть п-ова Лисянского). Здесь на глубинах от 1–2 до 5–6 м преобладают поселения алярии окаймленной с УБМ 1–2 кг/м². На глубинах от 5–6 до 10–15 м ценотическую самостоятельность приобретают дигитатные формы ламинарий — наклонночерешковая и сдавленночерешковая. Они выступают в роли как доминантов с УБМ от 1 до 6 кг/м^2, так и субдоминантов в сообществах ламинарии Гурьяновой. Нижний ярус в поселениях бурых водорослей образуют красные с УБМ 0,2–1,2 кг/м^2. Их состав аналогичен поселениям красных водорослей у побережий I категории. Глубже, от 10–15 до 20–25 м, ламинариевые исчезают, растительный покров формируется только поселениями красных водорослей. Наконец, на максимальных обследованных глубинах от 20–25 до 30–35 м выраженный растительный покров отсутствует. Здесь имеются только разреженные поселения красных водорослей спарлингии продырявленной, велатокарпуса пупырчатого, каллимениопсиса рваного с общей УБМ 0,1–0,3 кг/м^2.

Вертикальная стратификация растительности (выделение ее горизонтов и этажей) для района исследований не проводилась. В других регионах Дальнего Востока такая работа выполнена в соответствии с биономией, разработанной французской гидробиологической школой и основанной на фотическом принципе (Perez, 1959, 1961; Molinier, 1960, цит. по: Перестенко, 1980), на основании изменения флористического состава и распределения растительных группировок с глубиной (Перестенко, 1969; Гусарова, 1975; Дуленин, 2008) по мере снижения освещенности и обеднения спектрального состава света (Петров, 1960; Lerving, 1966, цит. по: Перестенко, 1980).

Характер распределения растительности района исследования дает основания разделить зону фитали на горизонт фотофильной растительности (ГФР) и горизонт сциафильной растительности (ГСР) и провести их границу на максимальной глубине формирования выраженного растительного покрова, т.е. 20–25 м. В свою очередь внутри ГФР следует выделить 3 этажа, разделив их на глубинах 5–6 м — по границе области максимальных биомасс — и 10–15 м — по границе распространения пояса бурых водорослей (табл. 7).

Таблица 7

Границы горизонтов и этажей растительности сублиторали в разных районах морей Дальнего Востока, м

Table 7

Depth limits for layers and floors of sublittoral vegetation in different areas of the Far-Eastern Seas, m

Горизонт	Этаж	Зал. Петра Великого (Перестенко, 1969)	Курильские острова (Гусарова, 1975)	Татарский пролив (Дуленин, 2008)	Северо-западная часть Охотского моря
ГФР	I	3–5	6–8	5–6	5–6
	II	10–12	16–20	10–11	10–15
	III	30–32	40	20–21	20–25
ГСР	–	> 30–32	> 40	> 20–21	> 25

ГСР и нижний этаж ГФР вдоль большей части побережья не выражены из-за отсутствия твердых грунтов на глубинах более 10–14 м, первый этаж ГФР постоянно или временно отсутствует на участках истирания льдами. Полностью выражена вертикальная зональность растительности только на участках прибойных скалистых свалов.

Наряду с глубиной, в качестве комплексного градиента, определяющего распределение растительного покрова, рассматривается географическая широта. Его ведущим фактором является температура (Вальтер, 1982).

Распределение УБМ в широтном направлении. На рис. 5 видно, что в районе 59° с.ш. на всех графиках наблюдается большой пробел. Он связан с отсутствием водорослевого пояса на этом участке побережья, отнесенного к III категории. Наибольшее количество проб приурочено к участку 59,5° с.ш. (Ейринейская губа с окрестностями), где обследование мощного водорослевого пояса, протяженного вдоль изогнутой береговой линии, требует выполнения большого количества станций. Прочие участки сгущений и разрежений количества проб обусловлены расположением вдоль побережья нерестилищ сельди, на которых проводили отбор материала.

Несмотря на значительную протяженность (более 900 км) побережий, обследованных во время икорных съемок, на них состав доминантов неизменен. Средние показатели УБМ пояса растительности в целом также постоянны (табл. 8) — на уровне около

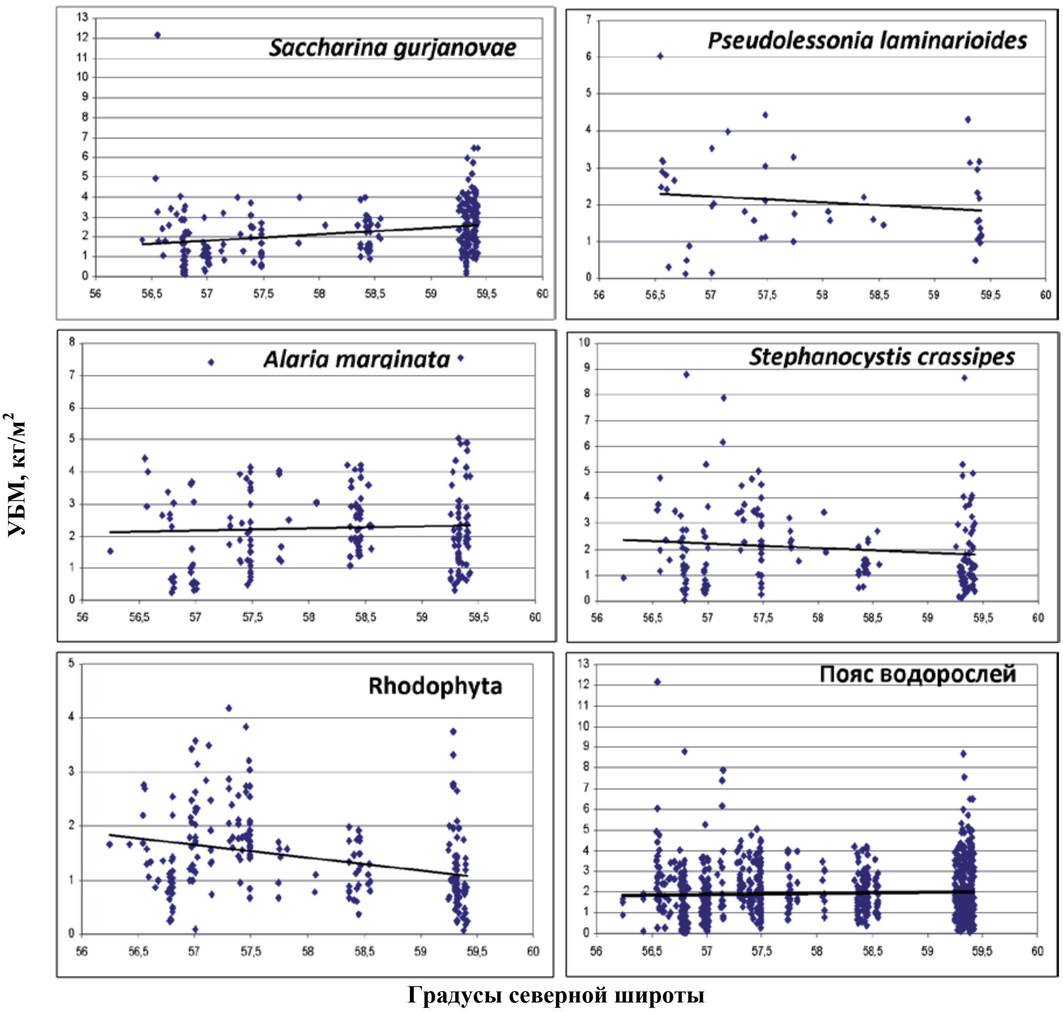

Рис. 5. Распределение удельных биомасс макрофитов в широтном направлении в северо-западной части Охотского моря по данным икорной съемки 2013 г., 592 станции, 1120 проб

Fig. 5. Distribution by latitude for the dominant species biomass in vegetation belt in the north-western Okhotsk Sea (data of roe scuba survey in 2013: 592 stations, 1,120 samples)

2 кг/м^2. Что касается УБМ отдельных доминантов, то средние показатели для аларии окаймленной и лессонии ламинариевидной с юга на север побережья также остаются стабильными. Величины изменений их средних УБМ — не более 0,3 кг/м^2 — малы и статистически незначимы. Статистически значимо изменяется обилие цистозиры толстоногой — ее средние УБМ снижаются в направлении с юга на север с 2,3 до 1,8 кг/м^2, а также красных водорослей — их средние УБМ снижаются более чем в полтора раза, с 1,7 до 1,1 кг/м^2. УБМ ламинарии Гурьяновой, наоборот, почти полуторакратно возрастает — в среднем от 1,8 кг/м^2 на юге до 2,5 кг/м^2 на севере. Однако показанные изменения носят весьма плавный, клинальный характер, по-видимому, отражая влияние абиотических градиентов (температуры, солености, ледовитости), описанных выше, и не ведут к изменению общего облика растительности.

Показательно, что растительность района проведения икорных съемок относительно однородна даже на участках, внешне различающихся топическими условиями и степенью развития водорослевого пояса. Например, состав и УБМ доминантов одинаковы и в окрестностях зал. Аян с чередованием прибойных и полузащищенных местообитаний и поясом растительности шириной 50 м, и севернее зал. Феодота с прибойными берегами и поясом растительности шириной до 600 м, и в хорошо защищенной Ейринейской губе, где ширина пояса растительности меняется от 50 до 400 м.

Таблица 8

Сравнение удельных биомасс (УБМ) доминантов пояса растительности северо-западной части Охотского моря в южной и северной частях района по данным икорной съемки 2013 г., 592 станции, 899 проб. Результаты теста Колмогорова-Смирнова. Различия значимы при $p < 0,05$

Table 8

Comparison of dominant species biomass in vegetation belt in the northwestern Okhotsk Sea for the southern and northern parts of the area of roe scuba survey conducted in 2013 (592 stations, 899 samples) according to results of Kolmogorov-Smirnov test. Differences are significant at $p < 0.05$

Доминанты	Макс. отриц. разность	Макс. полож. разность	p-уровень	Средняя, юг, г/м²	Средняя, север, г/м²	N, < 5 м	N, ≥ 5 м
Saccharina gurjanovae	–0,3	0,0	**p < 0,001**	1,8	2,5	89	165
Pseudolessonia laminarioides	–0,1	0,3	p > 0,10	2,2	1,9	27	19
Alaria marginata	–0,2	0,1	p < 0,10	2,1	2,3	67	117
Stephanocystis crassipes	0,0	0,3	**p < 0,01**	2,3	1,8	84	86
Rhodophyta	0,0	0,4	**p < 0,001**	1,7	1,1	121	106
Пояс водорослей	–0,1	0,0	p > 0,10	1,9	2,0	401	498

Кроме растительности побережий I категории вполне однообразны участки растительности у побережий II категории, расположенные у прибойных скалистых свалов. Их структура, описанная выше, в общих чертах одинакова на разных участках — от п-ова Нонгдар-Неготни на юге до п-ова Лисянского на севере.

Такое постоянство количественного и качественного состава доминантов в масштабе порядка тысячи километров протяженности прибрежной зоны нетипично для прочих морских акваторий Дальнего Востока. Так, состав массовых видов и показатели их обилия изменяются с юга на север в Татарском проливе (Бывалина и др., 1985; Паймеева, Гусарова, 1993; Клочкова, 1996; Дуленин, 2008, 2012), в Приморье (Гусарова и др., 2000), у берегов Курильских островов (Гусарова, 1975; Суховеева, Подкорытова, 2006; Огородников, 2007; Евсеева, 2009), Камчатки (Клочкова, 1998; Суховеева, Подкорытова, 2006) и т.д. Удельные биомассы и плотности доминантов в пределах этих регионов могут меняться на 1–2 порядка. На этом фоне однородность качественного состава и показателей количественного обилия доминантов района исследований следует рассматривать как черту оригинальности структуры его водорослевого пояса.

Вообще, сложение растительности большинства районов Дальнего Востока имеет выраженный дискретный характер, тогда как общая картина растительного покрова района исследований с отсутствием резких колебаний биомасс, смен доминантов и т.п. показывает признаки континуума (Миркин и др., 2001; Жирков, 2010).

Несмотря на выявленные черты однородности растительного пояса, имеются участки, характеризующиеся своеобразным сложением. Однако элементы гетерогенности растительного покрова проявляются только в масштабах, на несколько порядков меньших протяженности района, — от десятков метров до километров прибрежной зоны. Они формируют элементы комплексной структуры растительности либо являются следствием своеобразных экотопических особенностей отдельных участков. Так, в кутовой, хорошо защищенной части зал. Алдома имеется единственное поселение зостеры морской, в полузащищенных бухтах цистозира толстоногая может преобладать над прочими видами, с южной стороны некоторых мысов образуются заросли, представленные преимущественно лессонией ламинариевидной, на прибойных участках возможно преобладание аларии окаймленной, местами встречаются отдельные поселения красных водорослей и ульвы продырявленной. Подобные неоднородности растительного покрова не оказывают влияния на общие закономерности распределения растительности. Подробная их характеристика требует рассмотрения структуры фитоценозов и не входит в задачи настоящей работы.

Водорослевый пояс соседних с районом исследования акваторий (Потехина, 1972, 1973; Гусарова и др., 1993; Белый, 2011; и др.) существенно отличается от растительности района исследований. Детальный анализ этих отличий не входит в задачи настоящей работы, однако имеет смысл выделить граничные участки, на которых в районе исследований происходит смена общего облика растительности. У юго-западного края района, где формируются наиболее неблагоприятные условия для развития растительности, характер водорослевого покрова меняется между мысом Борисова и Удской губой за счет изреживания растительности и кратного снижения УБМ. На северо-востоке общий облик растительности меняется в зал. Ушки, где на протяжении десятков километров прибрежной зоны общий облик растительности иной, чем в районе проведения икорных съемок: главным доминантом становится цистозира толстоногая, тогда как роль ламинарии Гурьяновой снижается до уровня сопутствующего вида. По нашему мнению, на относительно хорошо прогреваемых мелководьях со сниженной гидродинамической нагрузкой, благоприятных для произрастания цистозиры толстоногой, складываются условия конкурентного замещения этим видом ламинарии Гурьяновой. Таким образом, район условно однородной растительности следует считать ограниченным мысом Борисова на юго-западе и п-вом Лисянского на северо-востоке. За пределами этого района факторы, формирующие комплексный градиент, прежде всего температура и ледовитость, достигают критических значений и ведут к изменениям общего характера водорослевого покрова.

Заключение

Обобщая полученные результаты, необходимо отметить, что по сравнению с другими регионами Дальнего Востока пояс растительности района исследований относительно беден в качественном отношении: основу растительности составляют 4 вида бурых водорослей: *Saccharina gurjanovae*, *Alaria marginata*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes* — и многовидовые группировки красных: *Neoptilota asplenioides*, *Odonthalia corymbifera*, *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus platynus*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Hymenena ruthenica*. Состав доминантов постоянен на разных глубинах и на протяжении 900 км прибрежной зоны, охваченной икорными съемками.

Район исследования разделен на 8 участков, различающихся мощностью и экотопическими условиями формирования водорослевого покрова. По ширине пояса растительности выделены прибрежья трех категорий: I — от 50 до 600 м, II — от 10 до 50 м, III — пояс растительности не развит.

На станциях, как правило, присутствуют 2–3 доминанта. Относительно редки монодоминантные и разреженные поселения. В полидоминантных поселениях каждый доминант характеризуется, как правило, средней степенью развития растительного покрова (ПП 30–50 %), в монодоминантных ПП редко достигает 100 %. Ярусная структура растительности выражена слабо, поэтому СПП редко существенно превышает 100 %.

Вклад в формирование растительности наиболее велик у *Saccharina gurjanovae* (среднемноголетняя частота встречаемости 41 %) и минимален у *Pseudolessonia laminarioides* (13 %). Прочие доминанты занимают промежуточные позиции (*Alaria marginata* — 30 %, *Stephanocystis crassipes* — 27, Rhodophyta — 34 %). Значения встречаемости наиболее массовых видов бурых водорослей (*Saccharina gurjanovae* и *Alaria marginata*) постоянны независимо от масштабов и площади проведения съемки, что позволяет констатировать наличие устойчивых во времени черт сложения водорослевого пояса.

Средние значения УБМ большинства доминантов, как и водорослевого пояса в целом, близки (около 2 кг/м^2), их значения в течение периода наблюдений по глубинам и в широтном направлении изменяются в относительно узких пределах.

Вертикальная поясность проявляется только на коротких участках прибойных скалистых свалов. В пределах фитали выделены горизонт фотофильной растительности и горизонт сциафильной растительности с границей на максимальной глубине формирования растительного покрова, т.е. 20–25 м; внутри первого выделено 3 этажа, разделенных на глубинах 5–6 м — по границе области максимальных биомасс, и 10–15 м — по нижней границе пояса бурых водорослей.

Широтные изменения УБМ носят клинальный характер, отражая влияние абиотических градиентов, и не ведут к изменению общего облика растительности. Это позволяет констатировать относительную однородность растительности района в широтном направлении, проявляющуюся на разнообразных топически и по степени развития водорослевого пояса отрезках побережья. Его границы установлены на участках ценотических изменений от мыса Борисова до Удской губы на юго-западе и в зал. Ушки на северо-востоке.

В целом пояс растительности района относительно прост по структуре, устойчив во времени и однороден в пространстве. Внутри своих границ он имеет черты растительного континуума: изменения общих характеристик имеют клинальный, а неоднородности — локальный характер. На инфраценотическом уровне (Клочкова, Березовская, 2008) растительность района проявляет черты внутреннего единства структуры вне зависимости от разнообразия топических условий отдельных участков побережья.

Считаю необходимым выразить искреннюю признательность заведующему Охотской лабораторией ХфТИНРО С.Д. Пономареву, который руководил проведением икорных съемок, за любезно предоставленные данные.

Список литературы

Барашков Г.К. О методе количественного учета литоральных водорослей // Тр. ММБИ. — 1965. — Вып. № 8 (12) : Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. — С. 8–12.

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.

Белый М.Н. Промысловые водоросли северной части Охотского моря: видовой состав, биологическая характеристика, распределение и оценка запасов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. — Магадан : МагаданНИРО, 2001. — Вып. 1. — С. 255–262.

Белый М.Н. Ресурсы бурых водорослей прибрежной зоны Магаданской области // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. — Магадан : МагаданНИРО, 2004. — Вып. 2. — С. 435–439.

Блинова Е.И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанол. — 1968. — № 2. — С. 279–287.

Блинова Е.И. Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря // Морские подводные исследования. — М., 1969. — С. 114–120.

Блинова Е.И. Ресурсы морских водорослей и трав в океане // Биологические ресурсы Мирового океана. — М. : Наука, 1979. — С. 179–192.

Блинова Е.И. Фитобентос литорали и сублиторали северной части Охотского моря (Тауйская губа, полуострова Кони и Пьягина) // Тр. ВНИРО. — 1977. — Т. 124. — С. 12–21.

Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др. Методические рекомендации по учету запасов промысловых гидробионтов в прибрежной зоне. — М. : ВНИРО, 2003. — 80 с.

Блинова Е.И., Возжинская В.Б. Водорослевая флора и растительность залива Шелихова (Охотское море) // Тр. ВНИРО. — 1974. — Т. 99. — С. 143–153.

Блинова Е.И., Возжинская В.Б. Морские макрофиты и растительные ресурсы океана // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. — М. : Наука, 1971. — С. 137–171.

Бывалина Т.П., Клочкова Н.Г., Фадеев В.И. Макрофитобентос сублиторали западного Сахалина // Бентос и условия его существования на шельфовых зонах Сахалина. — Владивосток : ДВНЦ, 1985. — С. 42–63.

Вальтер Г. Общая геоботаника : монография. — М. : Мир, 1982. — 261 с.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике : монография. — Л. : Наука, 1969. — 240 с.

Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. — Л. : Наука, 1979. — 145 с.

Возжинская В.Б. Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // Тр. ИОАН СССР. — 1966. — Т. 8. — С. 153–175.

Возжинская В.Б., Селицкая (Вишневская) Н.М. Морская растительность прибрежья о-ва Большой Шантар (Охотское море) // Тр. ИОАН СССР. — 1970а. — Т. 88. — С. 288–297.

Возжинская В.Б., Селицкая (Вишневская) Н.М. Видовой состав, распределение и запасы фукоидов в Охотском море // Тр. ИОАН СССР. — 1970б. — Т. 88. — С. 281–286.

Гайл Г.И. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестн. ДВФАН СССР. — 1936. — № 19. — С. 3–65.

Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль западного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1930а. — Вып. 11. — С. 47–104.

Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль Кольского залива. Ч. 3. Условия существования на литорали Кольского залива // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. — 1930б. — Т. 60, вып. 2. — С. 17–107.

Гусарова И.С. Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) : автореф. дис. … канд. биол. наук. — Л., 1975. — 23 с.

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф. Водоросли-макрофиты // Гидрометеорология и гидрохимия морей. — Т. 9 : Охотское море, вып. 1 : Гидрометеорологические условия. — СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. — С. 145–154.

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Моргутова И.А. Аннотированный список водорослей-макрофитов северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 626–641.

Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2 / отв. ред. А.Н. Тюрин. — Владивосток : Дальнаука, 2004. — 848 с.

Денисов Н.Е. Некоторые вопросы методики водолазных исследований донных сообществ // Океанол. — 1972. — Т. 12, вып. 5. — С. 884–889.

Дуленин А.А. Промысловые макрофиты западной части Татарского пролива (по результатам исследований 1999 г.) // Методические аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2003. — С. 174–185.

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

Дуленин А.А., Сидяков Ю.В., Черниенко И.С. Сообщества макробентоса сублиторали северо-западной части Татарского пролива и Охотского моря (в границах Хабаровского края) // Сборник научных трудов Хабаровского филиала Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 115–137.

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

Жирков И.А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса : монография. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — 427 с.

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

Звалинский В.И. Закономерности влияния интенсивности и спектрального состава света на фотосинтез морских водорослей : автореф. дис. … д-ра биол. наук. — Минск, 1986. — 45 с.

Зинова Е.С. Водоросли Охотского моря // Тр. Бот. инст. АН СССР. — 1954. — Вып. 9. — С. 259–307.

Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова А.П. Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей : монография. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 110 с.

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

Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования : монография. — Владивосток : Дальнаука, 1996. — 292 с.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Структура биологического разнообразия флоры водорослей-макрофитов и ее изменения во времени и пространстве // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : тез. докл. Третьей междунар. науч.-практ. конф. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 79.

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

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

Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В. Динамика ресурсов *Phyllospadix iwatensis* Makino на побережье Японского моря (Приморье) // Раст. ресурсы. — 2004. — Вып. 9. — С. 29–35.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И. Современная наука о растительности : учебник. — М. : Логос, 2001. — 264 с.

Морозов Н.С. Субъективный фактор при сборе и обработке данных в экологических исследованиях. I. Геоботанические исследования // Успехи соврем. биологии. — 1996. — Т. 116, вып. 6. — С. 686–689.

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

Паймеева Л.Г., Гусарова И.С. Состояние зарослей *Laminaria japonica* f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Petr. в северном Приморье // Комаровские чтения. — 1993. — Вып. 38. —С. 20–36.

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

Перестенко Л.П. К биономии литоральной и сублиторальной зон материкового побережья Японского моря // Ботан. журн. — 1969. — Т. 54, № 10. — С. 545–557.

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

Перестенко Л.П. Растительность литорали и сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. — 1996. — Т. 81, № 8. — С. 13–22.

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

Петров Ю.Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР : автореф. дис. … д-ра биол. наук. — Л., 1975. — 53 с.

Потехина А.В. Промысловая характеристика зарослей ламинариевых у берегов Шантарских островов // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 87. — С. 139–144.

Потехина А.В. Распределение и видовой состав макрофитов сублиторали о. Большой Шантар (Охотское море) // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. — Владивосток : ТИНРО, 1972. — Вып. 7. — С. 100–108.

Потехина А.В., Суховеева М.В. Характеристика зарослей и видовой состав макрофитов у берегов Шантарских островов // Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу : тез. докл. — М. : ИОАН ; ВНИРО, 1974. — С. 110–113.

Резник А.Д. Книга для тех, кто не любит статистику, но вынужден ею пользоваться : монография. — СПб. : Речь, 2008. — 264 с.

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

Суховеева М.В. Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1976. — Т. 100. — С. 144–149.

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

Фадеев В.И., Лукин В.И. К методике подводных гидробиологических исследований верхней сублиторали в условиях подвижных морских экспедиций // Подводные гидробиологические исследования. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 21–34.

Фархутдинов Р.К. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди : дис. ... канд. биол. наук. — Хабаровск, 2005. — 220 с.

Халафян А.А. Statistica 6. Статистический анализ данных : учебник. — М. : Бином, 2008. — 512 с.

Шмаков В.М., Шулипенко Т.Ф. Определение величины проективного покрытия в зарослях воздушно-водных растений // Гидробиол. журн. — 1981. — Т. 17, № 2. — С. 103–105.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря : монография. — М. : Агропромиздат, 1985. — 224 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 426 с.

Поступила в редакцию 4.08.14 г.