Известия ТИНРО

2020 **Том 200, вып. 3**

ХабаровскНИРО 75 лет

УДК 582.26(265.546)

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

ОПТИМАЛЬНЫЕ СПОСОБЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ДОМИНАНТОВ ПОДВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА

Выявление доминантного состава растительности на инфраценотическом уровне необходимо для того, чтобы получить представление о структуре пояса донной морской растительности больших районов в зависимости от качественных (экологические роли) и количественных (показатели обилия) характеристик основных слагающих ее видов. Из 153 видов макрофитов сублиторали северо-западной части Татарского пролива (СЗТП) в роли доминантов выделены от 19 до 25 видов. Доминанты, выделяемые всеми применяемыми способами (10 видов), предложено называть *безусловными.* Они формируют *ядро растительности*, определяющее общие свойства растительного покрова района. Прочие доминанты, выделяемые отдельными способами, названы *условными.* Все списки доминантов, выделенные разными способами, включая основанные на визуальных оценках проективного покрытия (ПП) и на субъективных описаниях физиономического облика, статистически неразличимы (p = 0,55–0,92) и, как правило, имеют высокий уровень сходства (0,80–0,95 по индексу Брея-Кёртиса и 0,65–0,87 по индексу Жаккара). Степень доминирования целесообразно оценивать параллельно по двум количественным критериям, отражающим ПП и удельные биомассы (УБМ) вида. На участках растительности ценотического и ландшафтного уровня наиболее удобно выделять доминанты по превышению порогов обилия. Пороговыми значениями в районе считали ПП 0,2 и УБМ 1 кг/м^2. Доминанты растительности регионального уровня целесообразно выделять ранжированием индекса Броцкой-Зенкевича и его модификацией для ПП.

Ключевые слова: Японское море, северо-западная часть Татарского пролива, подводная растительность, методы выделения доминантов.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-767-788.

Dulenin A.A. Optimal methods for identification of dominants for submerged aquatic vegetation on a case of the northwestern Tatar Strait // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 3. — P. 767–788.

Dominant species are identified at infracenotic level for aquatic vegetation in the sublittoral zone of the northwestern Tatar Strait (Japan Sea) on the data collected in 2010–2019. Seven different methods of the identifying are considered based both on visual qualitative and quantitative assessments and on instrumental estimations of abundance for 44 macrophyte species. Depending on applied method, 19–25 species (7–22 % of total number of species) are identified as the dominants, including 10 species identified by all methods. List of these 10 species is defined as the core of vegetation that determines its general properties and the species are determined as *unconditional* dominants, in opposite to other ones identified by at least one

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

Dulenin Alexander A., Ph.D., leading researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (Khabarovsk-NIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: dulenin@mail.ru.

method — *conditional* dominants. All macrophyte species in areas of low abundance do not meet the dominance criteria. All lists of dominants, including those based on visual estimates of projective cover and its physiognomy, are statistically indistinguishable (p = 0.55–0.92, by pairs of lists) and highly similar (Bray-Curtis index 0.80–0.95, Jacquard index 0.65–0.87), with one exception for the list identified by the method of ranking for the average projective cover (indices of similarity with other lists: 0.68–0.71 by Bray-Curtis, 0.46–0.56 by Jacquard). This visual method of projective cover assessment is combined with the procedure of species dividing to dominant and non-dominant groups. Quantitative criteria of projective cover and biomass, by species (thresholds 0.2 and 1.0 kg/m^3, respectively) are used for dividing on cenotic and landscape levels and ranking with Brotskaya-Zenkevich index and its modification for projective cover is used for dividing on regional level. Visual methods are available for verification, but the lists of dominants based on visual and instrumental assessments should be mutually verified.

Key words: Japan Sea, northwestern Tatar Strait, aquatic vegetation, dominant species.

Введение

В северных и умеренных водах морей России выражено количественное преобладание отдельных видов донной растительности. Преобладающие (доминирующие) виды формируют облик растительного сообщества, формируют его ядро. В зависимости от цели исследований выделение доминирующих видов, на основе их качественных или количественных характеристик, не всегда простая задача, учитывая существующее разнообразие подходов для ее решения. Так, из морей России лучше всего изучен донный растительный покров Черного моря. При этом результаты, полученные разными авторами, весьма различаются [Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998; Афанасьев, Рубан, 2012; и др.]: они описывают от 14 до 80 растительных ассоциаций со своими доминантами. Сравнение этих описаний представляется невозможным из-за разных методологических основ, которых придерживались авторы [Афанасьев, Рубан, 2012]. На Белом море донная растительность весьма подробно описана В.Б. Возжинской [1986]. Она указывает, что доминанты там были выделены «по численности и биомассе, занимаемой ими площади дна, их развитию в сезонах, продукции», но конкретных количественных критериев их выделения не приводит. Наиболее богат растительный пояс дальневосточных морей России [Блинова, 2014]. В ряде работ приводятся сведения о доминирующих видах макрофитов этих морей [Гусарова, 1975, 1984; Перестенко, 1980, 1994; Петров, Поздеев, 1992; Клочкова, 1996; Дальневосточный морской биосферный заповедник, 2004; Дуленин, 2008; Клочкова и др., 2009а, б; Дуленин и др., 2010; Белый, 2011; и т.д.]. Однако количественных критериев их выделения в этих работах тоже не указывается. Из текста обычно следует, что доминанты выделены умозрительно, по физиономическому облику растительности, с указанием удельной биомассы (УБМ) и иногда проективного покрытия дна (ПП). Это также вызывает вопросы о возможности сравнения данных разных авторов и о соответствии работ описательного характера основным критериям научной деятельности — принципиальной верифицируемости и фальсифицируемости результатов [Popper, 2002]. Методические основы количественных оценок доминирования ясно указаны лишь в некоторых публикациях [Калита, Скрипцова, 2014, 2018; Скрипцова и др., 2018].

Вероятно, наиболее полный обзор вопросов, связанных с оценками доминирования, дан А.И. Бакановым [1987]. Он констатирует, что имеется множество определений и классификаций доминантов, приводит примеры самых разнообразных подходов к их выделению, констатирует, что многие из них субъективны, и указывает, что любые количественные оценки доминирования недостаточны и не характеризуют в полной мере роль вида в экосистеме. Методов оценки доминирования донных морских растений А.И. Баканов не касается. Вообще, подходы к изучению живого покрова морского дна до настоящего времени недостаточно разработаны [Жирков, 2010]. Вряд ли можно найти какой-либо один способ выделения доминантов, пригодный на все случаи жизни. Лучше всего доминирование вида характеризуется его ролью в трофике и энергетике сообщества [Песенко, 1982]. Однако в полевых условиях подвижных экспедиций

трудно получить такие данные, поэтому оценки доминирования проще всего давать на основании сведений об обилии видов.

Как правило, доминанты выделяют при описании и синтаксономической классификации отдельных растительных сообществ [Калугина-Гутник, 1975; Гусарова, 1984; Возжинская, 1986; и др.]. Их выделение требуется и для изучения количественных закономерностей распределения живого покрова на участках, масштаб которых больше площади отдельных сообществ [Миркин и др., 2001; Пузаченко, 2004]. Примерами таких исследований может быть выявление локальных биотических границ, градиентов обилия, анализ распределения ценотических поясов и т.п. Для таких исследований необходим переход к рассмотрению растительности на инфраценотическом уровне [Мазинг, 1988, по: Миркин и др., 2001] на основе изучения структурных элементов, которые в наибольшей степени определяют ее свойства. Выделение доминантов в пределах обширных районов необходимо для прикладных целей (разнообразные хозяйственные характеристики, оценка промысловых ресурсов и т.п.). Пример классических обобщений такого рода — сводки Б.А. Быкова [1960, 1962, 1965, по: 1978], посвященные доминантам наземной растительности всего Советского Союза. Общие закономерности распределения растительности сублиторали северо-западной части Татарского пролива на основе такого подхода уже рассматривались автором [Дуленин, Гусарова, 2016; Дуленин, 2019]. Однако не был решен вопрос о том, какие именно способы выделения доминантов донной морской растительности будут наиболее адекватными, удобными на практике и обеспечат возможность сравнения и проверки получаемых данных.

В связи с этим, цель настоящей работы состояла в выделении доминантов пояса подводной растительности северо-западной части Татарского пролива различными способами.

Материалы и методы

Район исследования — прибрежная зона Татарского пролива между мысами Туманный (47º24’ N 139º03’ E) и Южный (51º40’ N 141º06’ E) протяженностью 600 км в широтном направлении (рис. 1). Масштабы района соответствуют региональному инфраценотическому уровню [Мазинг, 1988, по: Миркин и др., 2001], что позволяет использовать его для получения необходимых результатов.

Основной материал (описания 710 водолазных гидробиологических станций) получен в экспедиции Хабаровского филиала ТИНРО-центра (ХфТИНРО, ныне ХабаровскНИРО) в июле 2010 г. на НИС «Потанино». Кроме того, использованы сведения, собранные с 1999 по 2019 г. не менее чем на 900 станциях. Все данные получены в период гидрологического лета, с июля по сентябрь, и отражают летний аспект растительности. Материалы собраны по общепринятым методикам [Блинова и др., 2005]. Не менее 350 гидробиологических водолазных станций автор выполнил лично. Систематический отбор проб осуществляли в верхней сублиторали на глубинах от 2 до 20 м; исходя из этого растительность литорали и сублиторальной каймы не рассматривали.

УБМ (кг/м^2) учитывали путем отбора с площадок в 1 м^2 для относительно редко расположенных растений и в 0,25 м^2 с последующим пересчетом на 1 м^2 — для плотно расположенных. ПП (долю покрытия дна видом) определяли глазомерным способом путем осмотра 10–100 м^2 дна в зависимости от характера поселений и видимости. Использована равномерная шкала ПП [Миркин и др., 1989].

Виды идентифицированы с помощью определителей Л.П. Перестенко [1994] и Н.Г. Клочковой [1996]. Современные названия таксонов приведены по AlgaeBase [http://www.algaebase.org; searched on 10 March 2020]. Данные по корковым кораллиновым водорослям приведены без разделения по видам в связи со сложностью их отбора и определения в полевых условиях.

В качестве доминантов автор принимает «виды растений, преобладающие в растительных сообществах» [Быков, 1960, по: БСЭ, 1972, с. 472]. Роль отдельных доминантов в формировании растительного покрова может значительно отличаться, поэтому

Рис. 1. Район исследований в Татарском проливе в 1999–2019 гг.
Fig. 1. Scheme of surveyed area in the Tatar Strait

автор использует следующую их классификацию [Clements, 1936, по: Быков, 1978]: I. Климаксовые доминанты: 1) пердоминанты — главные доминанты, связывающие вместе ассоциации климакса; 2) эудоминанты — доминанты, свойственные отдельным ассоциациям; 3) кондоминанты — доминанты, совместно в них господствующие; 4) субдоминанты — доминирующие виды, подчиненные эудоминантам ... II. Сериальные доминанты. III. Доминанты микрогруппировок ... IV. Второстепенные виды. Определение степени доминирования не входит в задачи настоящей работы, поэтому здесь только кратко указана принадлежность групп видов к указанным типам. Автор принимает, что пояс сублиторальной растительности в нативном состоянии находится в стадии климакса [Миркин и др., 1989], поэтому сериальные доминанты не рассматриваются.

Автор придерживается концепции континуальности живого покрова, в соответствии с которой разграничение растительности условно и зависит от задач исследования. По соображениям, изложенным во Введении, состав доминантов анализируется на региональном инфраценотическом уровне [Миркин и др., 2001]. Отдельные сообщества растительности района описаны ранее [Дуленин, 2008] и здесь не обсуждаются.

Автор следует взглядам А.И. Баканова [1987], что способы выявления доминантов зависят от задач исследования и отражают разные аспекты структуры живого покрова. В настоящей работе доминанты выделены следующими способами:

1) визуально, по физиономии растительности без количественных оценок доминирования. Физиономия понимается как «общий внешний облик растительных сообществ» [Taniguti, 1962];

2) по превышению порогового значения УБМ. В качестве доминантов учитываются виды, у которых УБМ систематически (не менее чем на 3 участках района ис-

следований) превышает условный порог обилия, принятый на уровне 1 кг/м^2. Выбран такой порог, при превышении которого подводная растительность района исследований может образовывать выраженный растительный покров;

3) аналогично п. 2 по ПП при систематическом превышении порогового значения 0,2;

4) по ранжированию средних значений УБМ видов;

5) аналогично п. 4 по средним значениям ПП;

6) по ранжированию значений коэффициента В.А. Броцкой и Л.А. Зенкевича [1939] $\sqrt{BN}$, где B — удельная биомасса, N — частота встречаемости (ЧВ);

7) аналогично п. 6, модифицировав коэффициент $\sqrt{CN}$, где C — доля ПП [Дуленин, 2019].

Для способов 3–7 доминантами считали верхнюю половину списка с ненулевыми показателями обилия.

Здесь предложено деление доминантов на две категории в зависимости от универсальности способов выделения: *безусловные*, выделяемые любыми применяемыми способами, и *условные*, выделяемые только некоторыми либо единственным способом.

В предыдущей работе [Дуленин, 2019] автор предложил обозначить *эколого-ценотический комплекс, содержащий наиболее типичные элементы растительности, как ядро растительности*. Здесь выделено ядро растительности по составу доминантов. В качестве ядра принят список видов, доминирование которых выявляется всеми способами.

Уровень сходства состава доминантов показан через индексы Жаккара ($I_J = c/(a + b - c)$, где a — число видов в одном списке; b — число видов в другом списке; c — число видов, общих для двух списков [Миркин и др., 1989]) и Брея-Кёртиса [Bray, Curtis, 1957] ($I_{BC} = (2\sum\min(y_{ij}, y_{ik}))/(\sum(y_{ij} + y_{ik})) \cdot 100$ %, где y_{ij} — присутствие вида i в районе или диапазоне j; y_{ik} — присутствие вида i в районе или диапазоне k). Кластерный анализ степени сходства выполнен широко используемыми методами одиночной связи и парных групп. Проверка результатов кластеризации основана на предположении, что они объективны, если разные применяемые методы дают сходные результаты. Статистическую значимость различий списков доминантов выявляли, сравнивая их попарно с помощью тестов Фишера и Андерсона. Для этого доминантам присваивали порядковые номера, соответствующие их положению в систематическом списке (табл. 1). Тесты для сравнения выборок использовали с учетом условий их применимости в соответствии с характером анализируемых данных. Статистическая обработка выполнена при помощи свободно распространяемого статистического пакета PAST 3*.

Результаты и их обсуждение

Из 190 видов макрофитов северо-западной части Татарского пролива в его сублиторали отмечено 153 [Гусарова и др., 2002; Дуленин, 2008]. При этом количественные данные о частоте встречаемости и обилии получены для 44 сублиторальных видов и многовидовых групп (корковые кораллиновые водоросли) (табл. 1) по району исследований. Остальные виды имели крайне малые показатели обилия (УБМ < 0,1 кг/м^2, ПП < 0,01), либо встречались единично, либо не выявлены в пробах и, таким образом, заведомо не были доминантами пояса растительности.

Группы видов. В общей структуре растительного пояса района доминирует небольшое количество видов флоры. Чтобы избежать однобокости в оценке доминирования при использовании какого-либо одного способа выделения доминантов, сравним списки доминирования, полученные всеми примененными способами. Ядро растительности района по составу доминантов формируют 10 видов (7 % видового состава макрофитобентоса сублиторали): *Saccharina japonica, S. cichorioides, Agarum clathratum, Sargassum*

* Hammer Ø. PAST: Paleontological statistics. Version 3.25. Reference manual. Oslo: Natural History Museum. Univ. of Oslo, 1999–2019. 275 p.

Таблица 1

Доминирование видов макрофитов сублиторальной растительности северо-западной части Татарского пролива при выделении их разными способами

Table 1

Dominant macrophyte species of sublittoral vegetation in the northwestern Tatar Strait identified by different methods

№	Вид	По физио-номии	По порогу		По ран-жир. средних		По ранжир. индекса		Кол-во способов
			УБМ	ПП	УБМ	ПП	$\sqrt{BN}$	$\sqrt{CN}$	
1	*Acrosyphonia duriscula* (Ruprecht) Yendo					*			1
2	*Codium fragile* (Suringar) Hariot		*	*	*		*		4
3	*Ulva lactuca* Linnaeus		*	*			*	*	4
4	*Analipus japonicus* (Harvey) M.J.Wynne					*			1
5	*Ralfsia fungiformis* (Gunnerus) Setchell & N.L. Gardner					*			1
6	*Petalonia fascia* (O.F.Müller) Kuntze								0
7	*Desmarestia viridis* (O.F. Muller) J.V. Lamouroux	*	*	*	*		*	*	6
8	*Chorda filum* (Linnaeus) Stackhouse				*				1
9	*Chordaria flagelliformis* (O.F.Müller) C.Agardh								0
10	*Saccharina japonica* (Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders	*	*	*	*	*	*	*	7
11	*S. cichorioides* (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders	*	*	*	*	*	*	*	7
12	*S. angustata* (Kjellman) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders	*							1
13	*S. sculpera* C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders	*	*	*			*	*	5
14	*Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville	*	*	*			*		4
15	*Costaria costata* (C. Agardh) De A. Saunders		*	*	*		*	*	6
16	*Agarum clathratum* Dumortier	*	*	*	*	*	*	*	7
17	*Sargassum miyabei* Yendo	*	*	*	*	*	*	*	7
18	*S. pallidum* (Turner) C. Agardh	*	*	*	*	*	*	*	7
19	*Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau Thibant	*	*	*	*	*	*	*	7
20	*Porphyra* spp. C. Agardh								0
21	*Callophyllis rhynchocarpa* Ruprecht								0
22	*Tichocarpus crinitus* (S.G. Gmelin) Ruprecht	*	*	*	*	*	*	*	7
23	*Bossiella compressa* Kloczcova	*		*		*		*	4

24	*Corallina officinalis* Linnaeus			*	*		*	*	3
25	*C. pilulifera* Postels & Ruprecht			*	*		*	*	3
26	Корковые Corallinales	*		*	*		*	*	4
27	*Palmaria stenogona* Perestenko				*				1
28	*Mazzaella laminarioides* (Bory) Fredericq								0
29	*Chondrus pinnulatus* (Harvey) Okamura	*				*			2
30	*Ch. armatus* (Harvey) Okamura								0
31	*Sparlingia pertusa* (Postels & Ruprecht) G.W. Saunders, I.M. Strachan & Kraft								0
32	*Ahnfeltia plicata* (Hudson) Fries								0
33	*Ptilota filicina* J. Agardh	*	*	*	*	*	*	*	7
34	*P. asplenioides* (Esper) C. Agardh		*	*	*	*	*		5
35	*Neohypophyllum middendorfii* (Ruprecht) M.J. Wynne						*		1
36	*Congregatocarpus kurilensis* (Ruprecht) M.J. Wynne								0
37	*Neorhodomela larix* (Turner) Masuda		*	*	*		*	*	5
38	*Laurencia nipponica* Yamada					*			1
39	*Odonthalia corymbifera* (S.G. Gmelin) Greville	*	*	*	*		*	*	6
40	*O. setacea* (Ruprecht) Perestenko								0
41	*O. ochotensis* (Ruprecht) J. Agardh				*				1
42	*Phyllospadix iwatensis* Miki	*	*	*	*	*	*	*	7
43	*Zostera asiatica* Makino	*	*	*	*	*	*	*	7
44	*Z. marina* Linnaeus	*	*	*	*	*			5
Количество доминантов, выделенных разными способами		19	21	25	21	22	21	21	

miyabei, S. pallidum, Stephanocystis crassipes, Tichocarpus crinitus, Ptilota filicina, Phyllospadix iwatensis, Zostera asiatica. Первые 8 видов выступают в роли пердоминантов, господствуя в составе ряда ассоциаций, а последние 2 — морские травы, эудоминанты, формирующие собственные ассоциации [Дуленин, 2008]. Все они, кроме *A. clathratum,* представляют промысловую ценность, хотя осваивается в небольших объемах только *S. japonica*. Реализуя жизненную стратегию виолентов, виды ядра растительности в наибольшей мере определяют общие закономерности распределения растительного покрова района [Дуленин, Гусарова, 2016; Дуленин, 2019]. Они одновременно образуют большие биомассы и занимают обширные площади дна. Таким образом, их ведущая роль в формировании растительного покрова обнаруживается независимо от способов наблюдений. Виды этой группы являются *безусловными доминантами*. На практике сокращение общего списка при выделении безусловных доминантов очень удобно. Введение такой категории

позволяет определить список видов, необходимый и достаточный для анализа при проведении большинства хозяйственных исследований.

Далее 9 видов: *Codium fragile, Ulva lactuca, Saccharina sculpera, Desmarestia viridis, Ptilota asplenioides, Neorhodomela larix, Odonthalia corymbifera, Zostera marina* и корковые кораллиновые водоросли — определяются в качестве доминантов большинством способов (от 4 до 6). Всего *условных доминантов* насчитывается 24 вида (16 % видового состава макрофитов сублиторали). Они играют различные роли в формировании растительности: например, *Z. marina* — эудоминант, а остальные виды могут выступать в качестве как кон- и субдоминантов, так и доминантов микрогруппировок. Они выявляются при фокусировании исследования на отдельных аспектах структуры растительности. Например, корковые известковые водоросли занимают относительно большие площади дна, а *Z. marina,* несмотря на небольшие площади поселений в районе исследований, создает высокие биомассы. В некоторых случаях исследование таких видов может иметь практическое значение. Суммарное количество видов, которые так или иначе могут быть выделены в качестве доминантов (условных и безусловных), составило 34 (22 % видового состава макрофитов сублиторали).

Ни одним способом в качестве доминантов не выделяются 10 видов из списка (табл. 1), редких в районе исследований (*Petalonia fascia, Ahnfeltia plicata, Mazzaella laminarioides, Callophyllis rhynchocarpa, Odonthalia setacea*) либо имеющих малые показатели обилия в сублиторали района *(Chordaria flagelliformis, Porphyra* spp.*, Chondrus armatus)*. Эти виды следует охарактеризовать в качестве второстепенных. Они, как и остальные макрофиты, входящие в видовой список растительности района, не имеют практического значения и могут быть предметом только флористических исследований.

Отдельно следует остановиться на *Sparlingia pertusa* и *Congregatocarpus kurilensis,* которые образуют обширные самостоятельные поселения и на максимальных обследованных глубинах занимают площади, превышающие площадь собственно пояса растительности. Визуально они не формируют выраженного покрова, а показатели их обилия низки (ПП до 0,01–0,20, УБМ 0,1–0,5 кг/м^2 и менее), что не позволяет выделить их в качестве доминантов. Растения в таких поселениях располагаются одиночно, на значительном удалении друг от друга. Помимо участков развитого растительного покрова, где выражено доминирование, в дальневосточных морях России повсеместно отмечаются обширные площади, на которых растения расположены разреженно [Паймеева, Гусарова, 1993; Белый, 2011; Дуленин, 2019; и др.] и не формируют между собой структурных связей, обусловленных ярусностью, затенением, конкуренцией за субстрат и т.п. Они встречаются и в пределах выраженного пояса растительности под пологом крупных водорослей, однако не образуют самостоятельных ярусов: их роль, как правило, второстепенна. В отличие от доминантов с жизненными стратегиями виолентов либо эксплерентов, виды разреженных поселений реализуют стратегию патиентов [Миркин и др., 1989], преимущественно обитая в наиболее неблагоприятных условиях фитали.

Длина списков. Наименьшее количество доминантов выделено по физиономическому облику растительности (19 видов, 12 % видового состава макрофитов сублиторали), наибольшее — по превышению порога ПП (25 видов и 16 %). Среднее количество доминантов (по 21 виду и 14 %) выделено по превышению порога УБМ и ранжированию ее средних значений, а также по обоим коэффициентам доминирования (рис. 2, А, В, Г; табл. 2).

Минимальное количество доминантов, выделяемое по физиономии, естественно, поскольку в этом случае описывается общий внешний облик растительности, который определяется прежде всего крупными бурыми водорослями (Laminariales, Fucales) и морскими травами (Zosteracea), образующими ее верхние ярусы. Закономерно, что водоросли меньших размеров, формирующие средний ярус (например, представители Codiales, Ulvales, Chordariales, Cryptonemiales, Ceramiales), а также корковые водорос-

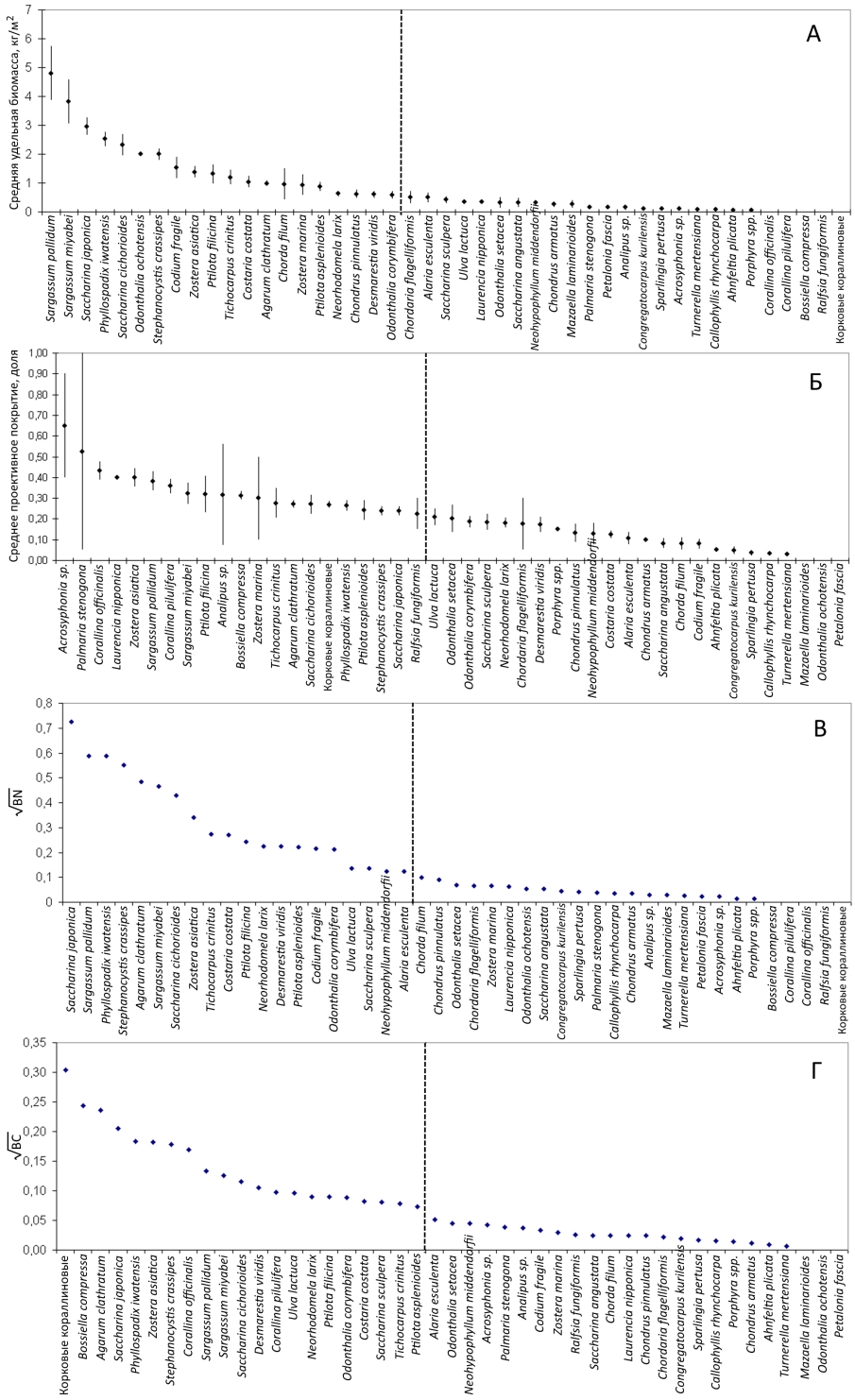

Рис. 2. Кривые доминирования с использованием различных показателей обилия в сублиторали северо-западной части Татарского пролива по данным водолазной съемки 2010 г. Доминанты — левее пунктирных вертикальных линий. Сплошные вертикальные линии — стандартные ошибки УБМ и ПП

Fig. 2. Curves of macrophyte species dominance in sublittoral vegetation in the northwestern Tatar Strait in 2010 based on various indices of abundance. Dominants are shown to the left of vertical dotted line. Standard errors for average projective cover and biomass are shown by vetrtical lines

Таблица 2

Уровни статистических различий списков доминантов сублиторальной растительности северо-западной части Татарского пролива, выделенных различными способами

Table 2

Levels of statistical difference between the lists of sublittoral vegetation dominants in the northwestern Tatar Strait identified by different methods

Способ выделения доминантов (№)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
По физиономии (1)	*	0,67	0,95	0,77	0,62	0,82	0,93
По порогу УБМ (2)	1,0	*	0,67	0,89	0,95	0,84	0,61
По порогу ПП (3)	1,0	0,95	*	0,78	0,61	0,83	0,91
По ранжированию средней УБМ (4)	0,87	0,80	0,85	*	0,84	0,95	0,70
По ранжированию среднего ПП (5)	0,75	0,81	0,93	0,69	*	0,79	0,55
По ранжированию среднего $\sqrt{BN}$ (6)	1,0	1,0	1,0	0,97	0,83	*	0,75
По ранжированию среднего $\sqrt{CN}$ (7)	1,0	0,95	1,0	0,91	0,96	0,96	*

Примечание. Выше диагонали — вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы p по критерию Фишера, ниже — по критерию Андерсона.

ли (Corallinales, Ralfsiales, Hildenbrandiales), образующие нижний ярус, при развитом растительном покрове могут ускользать от наблюдения. Это касается даже крупных растений. Например, *Costaria costata*, несмотря на значительные показатели обилия, часто бывает замаскирована, произрастая среди сахарин.

Максимальное количество доминантов, выделенное по превышению порога ПП, тоже легко объяснимо, поскольку при целенаправленном сборе данных о ПП отдельных видов наблюдениями охватываются представители растительности всех ее ярусов. В частности, это касается корковых и кустистых известковых водорослей, занимающих большие площади дна. Определение УБМ этих водорослей возможно и целесообразно при стационарных исследованиях [Дальневосточный морской биосферный заповедник, 2004; Афанасьев и др., 2017], однако затруднено в экспедиционных условиях. Для таких водорослей ПП оказывается единственным показателем обилия, который может быть получен в условиях подвижной экспедиции. В то же время оценки обилия видов по УБМ заведомо приводят к тому, что обилие таких видов не учитывается, а сами они необоснованно исключаются из числа доминантов.

Среднее или близкое к среднему количество доминантов при ранжировании объясняется его способом: при пологом характере кривых доминирования (рис. 2) и небольшой длине видовых списков проще всего в качестве доминантов выделить ровно половину (левую часть) ранжированного списка с ненулевыми значениями показателей обилия, механически отбросив их нижнюю половину.

При этом списки доминантов сходны по размеру, их длина различается не более чем на четверть. Сходство количества доминантов можно рассматривать как один из признаков адекватности каждого из примененных способов их выделения.

Статистическое сравнение списков. Все списки при попарном сравнении оказались статистически неразличимы (табл. 2): по обоим использованным критериям вероятность ошибочного отклонения нулевой гипотезы p составила от 0,55 до 1,0, в среднем 0,78 для критерия Фишера и 0,92 для критерия Андерсона. Этот факт нужно рассматривать как еще один признак адекватности каждого из примененных способов выделения доминантов.

Результаты кластерного анализа с применением двух разных алгоритмов кластеризации и двух разных коэффициентов сходства (рис. 3) в целом выявили одну общую картину. Использование коэффициента Брея-Кёртиса показало высокие уровни сходства списков (от 0,69 до 0,95) — значительно выше, чем при использовании коэффициента Жаккара (0,46–0,86). Очевидно, это обусловлено спецификой коэффициентов: первый учитывает обилие видов, а второй — нет.

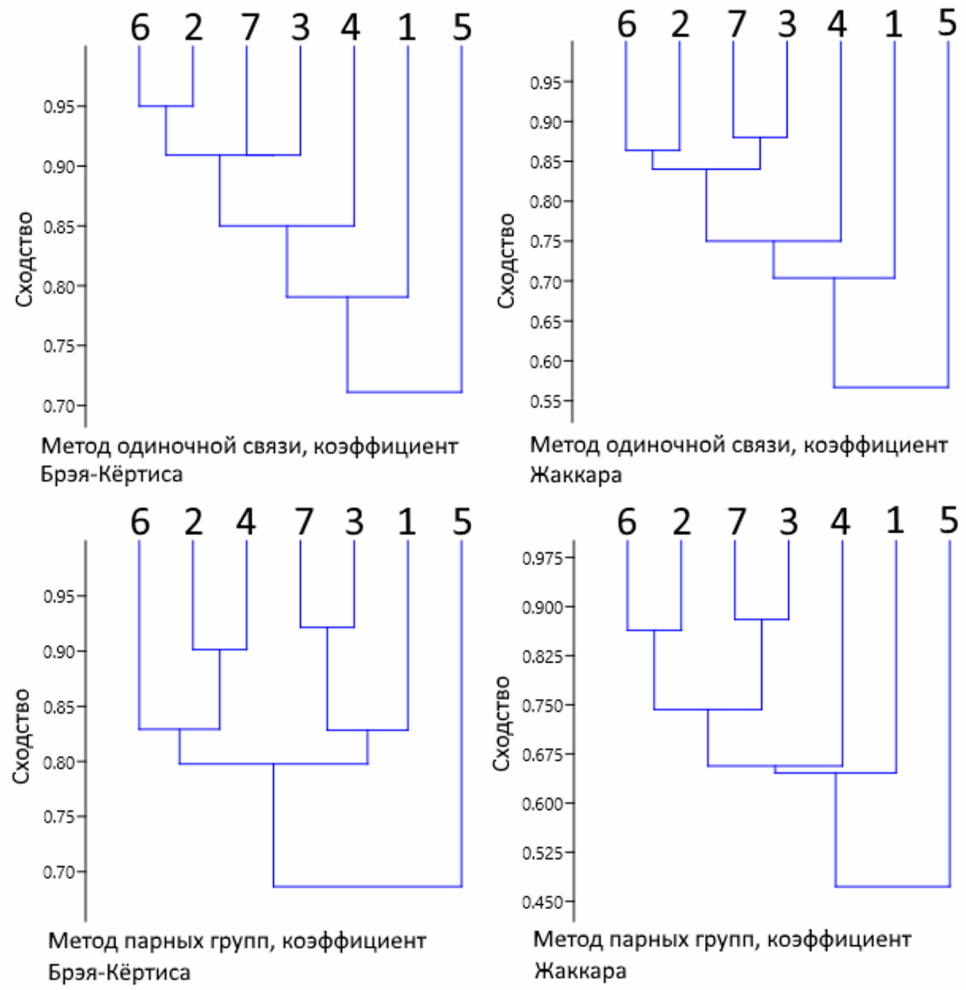

Рис. 3. Уровень сходства состава доминантов северо-западной части Татарского пролива, выделенных различными способами. Цифровые обозначения см. в табл. 2

Fig. 3. Level of similarity between the lists of sublittoral vegetation dominants in the northwestern Tatar Strait identified by different methods. See the numbers of species in Table 2

При этом использование разных алгоритмов кластеризации с одним и тем же коэффициентом сходства показало близкие результаты, различающиеся не более чем на 10 %. Тем не менее наибольший уровень сходства показан при использовании метода одиночной связи. В этом случае, например, сходство списков, выделенных по порогу УБМ и по коэффициенту Броцкой-Зенкевича (№ 2 и 6), составило 95 %. Действительно, разница между двумя списками была обусловлена только отсутствием *Z. marina* — вида с малой ЧВ в списке № 6.

В наименьшей степени (на 0,46–0,71) сходен с другими список доминантов по ранжированию среднего ПП (№ 5). Действительно, в нем есть ряд видов, отсутствующих в других списках: *Acrosyphonia* sp., *Palmaria stenogona, Analipus* sp., *Ralfsia fungiformis* и *Laurencia nipponica*. Это объясняется завышением уровня доминирования при выделении доминантов таким способом на значительных площадях. Несколько небольших поселений с большим ПП дадут высокий уровень доминирования вида, притом что на деле он может играть весьма малую роль в сложении растительности. Первые 3 из перечисленных видов — хорошие тому примеры, что подтверждается очень большими величинами стандартных ошибок ПП (см. рис. 2, Б). Кроме того, в этом списке нет ряда видов, имеющихся в других: *U. lactuca, C. fragile, S. sculpera, Chondrus pinnulatus,*

N. larix, O. corymbifera (см. табл. 1). Наименьшее сходство списка, выделенного по ранжированию средних ПП (№ 5), с остальными (см. рис. 3) объясняется визуальным способом оценки ПП, который накладывается на условное выделение доминирующей группы видов при пологой кривой доминирования.

Интересно, что список, выделенный по физиономическому облику (№ 1), имеет высокий уровень сходства с большинством других (№ 2–4, 6). Он сходен с другими на уровне от 0,65 до 0,80 и находится в одном кластере с другими списками (кроме № 5). Разница в сходстве со списками, входящими в гроздь следующего порядка, составляет лишь от 1 до 10 %. Ряд видов, выделяемых в качестве доминантов другими способами, отсутствуют в этом списке. Некоторые из них (*U. lactuca, Analipus* sp., *C. costata, Corallina officinalis, C. pilulifera, P. asplenioides*) могут образовывать ценотически самостоятельные группировки, в то время как другие (*C. fragile, Acrosyphonia* sp., *R. fungiformis, P. stenogona, N. larix*) выступают в роли доминантов и субдоминантов нижних ярусов растительности под пологом более крупных растений и, как указано выше, ускользают от наблюдений.

В обсуждаемом списке есть только один вид, отсутствующий в других, — *Saccharina angustata*, который образует поселения на единственном ограниченном участке, где легко описывается в качестве доминанта физиономически. Однако масштаб района не позволяет выделить его другими способами.

Итак, уровни сходства большинства списков доминантов высоки. Таким образом, адекватность оценок доминирования взаимно подтверждается различными способами выделения доминантов, основанными как на субъективных визуальных оценках, так и на инструментальном учете обилия. Поскольку оба примененных алгоритма кластеризации при использовании одного и того же коэффициента сходства дают близкие результаты, полученные данные следует считать соответствующими действительности.

Для сравнения списков предпочтительно использовать коэффициент Брея-Кертиса, поскольку он пригоден для сравнения как количественных, так качественных данных. Однако, поскольку коэффициент Жаккара широко используется в альгологических исследованиях, его можно применять при необходимости сравнения качественных данных с результатами, полученными ранее с его использованием.

Особенности оценок доминирования. В целом довольно высокие уровни сходства большинства списков, выделенных по ПП и УБМ, вполне объяснимы. Действительно, для ряда видов уровни доминирования, определяемые по ПП и УБМ, могут хорошо соответствовать друг другу. Такое возможно при высокой степени связи этих показателей (например, для *S. japonica* и *Z. asiatica* коэффициенты детерминации $R^2 \approx 0{,}8$, для представителей Sargassacea $R^2 \approx 0{,}6–0{,}7$) [Дуленин, 2016]. Такие виды одновременно создают значительные биомассы и занимают большие площади дна. В то же время, если коэффициенты детерминации низки, поиск соответствий лишен смысла. В таких случаях невозможно сопоставить данные по УБМ и ПП: ряд видов (*U. lactuca, D. viridis*, *Ralfsia* spp. и т.п.) могут покрывать значительную площадь субстрата, но иметь малую УБМ. Впрочем, таких видов меньшинство. Указанными соответствиями в уровнях доминирования и следует объяснять высокую степень сходства списков доминантов, полученных разными методами.

Известно, что визуальные оценки ПП могут иметь существенные ошибки [Барашков, 1965; Кулепанов, Жильцова, 2004]. Однако, по данным автора, выделение доминантов по ПП может способствовать более точному выявлению закономерностей пространственного распределения растительного покрова, чем при учете УБМ: например, если по УБМ статистически значимые изменения обилия с глубиной в обсуждаемом районе оказалось возможным выявить менее чем для трети доминантов, то по ПП — почти для половины [Дуленин, 2019]. Лучшие результаты, полученные с использованием этого показателя, объясняются тем, что при его визуальной оценке наблюдатель осматривает достаточно большие площади дна (см. Материалы и методы),

сопоставимые с площадью выявления фитоценозов донной растительности [Быков, 1978]. Поэтому визуально определяемое ПП пригодно для выделения ее доминантов. Кроме того, его можно использовать и для других задач: стратификации растительности, выделения диапазонов экологических оптимумов отдельных видов, учета площади растительного покрова, оценки промысловых ресурсов макрофитов [Дуленин, 2016, 2019, наст. выпуск]. Использование ПП удобно, поскольку позволяет выполнять оценки обилия «на ходу». Опыт организации учета ПП донных макрофитов с помощью технических средств (например, дистанционного зондирования) показывает, что в принципе он возможен для зарослей монодоминантной растительности (роды Saccharina, Zostera и т.п.) или общего ПП, однако, как и визуальный учет, может давать значительные ошибки и имеет существенные ограничения [Urbanski et al., 2009; Uhl et al., 2016]. В полидоминантных же сообществах (например, Laminariales, кустистых Rhodophyta и т.п.), особенно состоящих из нескольких ярусов, учет ПП отдельных видов инструментальными методами вряд ли осуществим. Кроме того, проблемы точности учета касаются не только ПП, но и УБМ. Стандартные учетные площадки (0,25–1,0 м^2) относительно малы для оценки УБМ, поскольку они много меньше площади выявления фитоценоза [Быков, 1978]. Их площадь недостаточна для корректной оценки УБМ крупных и редко расположенных водорослей (Laminariales, Fucales), что ведет к ошибкам учета [Дуленин, 2017]. Вообще, точность инструментальных оценок обилия макрофитов, даже с использованием технических средств, может снижать множество факторов — плотность и расположение растений, течения, глубина, фазы прилива и т.п. Поэтому остаются актуальными визуальные наблюдения, с помощью которых верифицируются инструментальные данные [Гаврилов, 2008].

То, что результаты выделения доминантов на основе визуальных оценок ПП и инструментальных оценок УБМ близки, позволяет считать квалифицированного наблюдателя полноценным инструментом исследования. Формально индивидуальное человеческое восприятие в соответствии с критерием Поппера [Popper, 2002] нельзя считать средством научного познания, если оно не может подвергнуться верификации и фальсификации. Однако данные одного эксперта могут быть верифицированы как данными других наблюдателей, так и инструментальными методами. Визуальные оценки ПП (№ 3, 5, 7) обеспечивают получение ранговых значений обилия, которые могут быть статистически обработаны [Резник, 2008]. Для обеспечения проверяемости результатов такие оценки должны даваться не менее чем двумя экспертами независимо друг от друга. Валидными можно считать результаты, когда данные, получаемые наблюдателями, имеют достаточно высокий коэффициент конкордации (условно не менее 0,7) без статистически значимых различий. Очевидно, что количество описаний должно быть репрезентативно. Получение согласованных экспертных оценок свидетельствует о том, что они адекватно отражают действительность [Дуленин, наст. выпуск; http://statistica.ru/local-portals/quality-control/element-5/]. Таким образом, при должной организации исследования и обработки материала даже способы выделения доминантов, основанные на субъективных визуальных наблюдениях, могут обеспечить верифицируемость результатов. Кроме того, такие описания можно считать принципиально сравнимыми при условии, что они выполнены в ходе различных исследований квалифицированными специалистами на одинаковых методологических основаниях и по сходным методикам. Сказанное дает основание считать их полноценными научными материалами, пригодными для дальнейшего анализа. Если нет возможности привлечь более одного эксперта, списки доминантов следует верифицировать на основании данных инструментального учета обилия. Взаимная верификация данных, полученных разными методами, не может быть полной, однако она, во всяком случае, позволит избежать заведомо неадекватных описаний.

А.И. Баканов [1987] отмечал, что изучение доминирования всегда имеет элементы субъективности, обусловленные используемыми концепциями, признаками и методами. Так, интерпретация кривых доминирования зависит от точки зрения исследователя

[Шитиков, Розенберг, 2005]. Выделение доминантов по таким кривым будет однозначным при условии резкого, статистически значимого повышения уровня доминирования для видов верхней части списка. Такая картина наблюдается в районах, где основа растительного покрова слагается малым числом видов. Например, в Охотском море зарегистрировано 299 видов макрофитов [по: Гусарова и др., 1998], однако в сублиторали северных и западных побережий Охотского моря явно доминируют лишь 5–6 видов и многовидовых групп, а обилие прочих растений мало [по: Белый, 2011; Дуленин, 2015]. Однако очевидно, что в регионах Дальнего Востока с богатой донной растительностью, таких как Курильские острова [Гусарова, 1975], Сахалин [Петров, Поздеев, 1992], Камчатка [Клочкова и др., 2009а, б], Приморье [Гусарова и др., 2000] и обсуждаемый район, при анализе больших участков растительности известной степени условности при выделении доминантов избежать не удастся. Она будет неизбежно проявляться при делении ранжированных списков на «доминантную» и «недоминантную» части. При пологом характере кривых доминирования вряд ли можно предложить строгий количественный способ выделения доминантов, который будет биологически обоснован. Более того, в рамках континуальной концепции живого покрова, когда классификации признаются условными [Миркин и др., 2001], это не имеет смысла. В таких случаях представляется уместным упрощенный подход с выделением в качестве доминантов видов, обилие которых систематически превышает некий заранее установленный порог [Баканов, 1987]. Определенная сложность заключается в назначении такого порога. Как правило, в районе исследования выраженный растительный покров развивается при УБМ отдельных доминирующих видов более 1 кг/м^2 и ПП более 0,2. Существенно более низкие показатели обилия разреженных поселений показывают, что выбранные пороги обилия для выделения доминантов приблизительно соответствуют естественному характеру распределения растительности.

Выбор оптимальных способов оценки доминирования. Прежде всего необходимо кратко остановиться на вопросе выбора методологического подхода к описанию растительности. Представляется, что в отличие от широко используемого в настоящее время флористического подхода [Миркин и др., 2001; Афанасьев, Рубан, 2012] доминантный применительно к морям России имеет ряд важных практических преимуществ. Он позволяет при анализе распределения растительного покрова руководствоваться принципом разумной достаточности. Это означает, что на практике достаточно собрать данные о видах, которые вносят существенный вклад в формирование растительности (от единиц доминантов на ценотическом до первых десятков на региональном инфраценотическом уровне), не концентрируясь на крайне трудоемком и продолжительном сборе данных о полном флористическом составе каждого изучаемого участка растительности. В самом деле, например, 16 % состава сублиторальной флоры, входящие в самый длинный список доминантов (25 видов по порогу ПП, № 3), занимают 81 % площади дна и формируют 85 % биомассы в пределах пояса растительности района исследований. Ясно, что остальными видами в большинстве практических исследований можно пренебречь.

К использованию доминантного подхода можно подготовить любого гидробиолога или инженерно-технического работника в течение считанных недель, в то время как для реализации флористического подхода необходимы навыки идентификации сотен видов, что требует многих лет подготовки и доступно только для единичных специалистов высокого класса. Исследования донной растительности наших восточных и северных морей, в частности подводные, проходят в крайне суровых условиях, при которых разумное сокращение трудозатрат диктуется прежде всего соображениями безопасности. Здесь, в практике подвижных экспедиций, когда на выполнение каждого разреза тратится не более 1–2 час, может быть реализован только доминантный подход. Использование флористического подхода у нас возможно в основном при стационарных исследованиях на локальных полигонах, когда не предполагается существенных

ограничений по времени отбора и обработки проб. Таким образом, для исследований донной растительности восточных и северных морей России на региональном уровне доминантный подход представляется безальтернативным.

Для оценок доминирования обычно используют такие показатели обилия, как относительная численность (плотность), УБМ, ПП [Баканов, 1987]. Учет плотности для оценок доминирования макрофитов не имеет смысла из-за несопоставимых размеров и веса их слоевищ. Далее, распространенные балльные шкалы обилия видов по Друде, Браун-Бланке и подобные, сочетающие субъективные данные о численности и ПП [Миркин и др., 1989], хотя и пригодны для описания сообществ, не позволяют получить однозначные количественные оценки и поэтому не могут быть рекомендованы для количественного анализа обилия макрофитов.

В экологических исследованиях для выявления количественных характеристик живого покрова широко используют биомассы [Шитиков, Розенберг, 2005]. И.В. Волвенко [2018] предлагает считать биомассы основным показателем обилия, который следует использовать для учета бентоса. Однако распределение макрофитобентоса имеет собственную специфику, которую необходимо принимать во внимание. С точки зрения исследователя, главное отличие донной растительности от большинства сообществ зообентоса заключается в том, что структура растительного покрова доступна для непосредственного наблюдения. Поскольку среди донных морских растений обострена конкуренция за субстрат [Набивайло, Титлянов, 2006], легко видимая относительная доля площади, занятая видом, показывает его успешность в освоении общего с другими видами жизненного пространства. Поэтому важнейшим показателем для анализа пространственной структуры растительного покрова оказывается ПП [Миркин и др., 1989]. Показатели покрытия широко используются при изучении поселений морских макроводорослей и являются альтернативой оценке биомасс [Juanes et al., 2008; Ar Gall, Le Duff, 2014]. Кроме того, практически для любых экономически значимых исследований донной морской растительности (подготовки рыбохозяйственных характеристик, оценок промыслового запаса, различных прогнозов) какого-либо единственного показателя доминирования недостаточно, так как для них используются показатели как биомассы, так и площади, занимаемой видами. Поэтому оценки доминирования донной морской растительности на основе УБМ и ПП целесообразно получать и использовать параллельно. При этом, поскольку оценки ПП могут давать более подробные результаты по сравнению с УБМ (см. выше), методически просты и не требуют физического отбора проб со дна, их следует считать приоритетными, а на основе УБМ — дополнительными. Ограничиваться сбором данных по какому-либо одному показателю следует только в случаях, когда невозможен сбор данных одновременно и по ПП (при плохой видимости), и по УБМ (например, из-за технической невозможности отбора проб со дна).

Для количественных оценок доминирования в сообществах макрофитов южного Приморья успешно используют преобразованную для биомасс шкалу Е.Л. Любарского [Калита, Скрипцова, 2014, 2018; Скрипцова и др., 2018]. Оценки доминирования по ПП легко получить, используя оригинальную шкалу [Любарский, 1974]. Однако для сравнительных оценок доминирования эти пятибалльные неравномерные шкалы могут быть слишком грубы. Кроме того, в оценках степени доминирования с помощью таких шкал возможны артефакты: например, в сообществах с относительно малыми показателями обилия степени доминирования могут быть завышены, а виды разреженных поселений по таким шкалам могут быть описаны как доминанты (по крайней мере в ранге «согосподствующих»).

Кроме того, возможно использование УБМ в качестве основного показателя доминирования с применением доли ПП как понижающего коэффициента. Однако такой подход не представляется оптимальным, поскольку, во-первых, ведет к занижению доминантной роли видов, образующих ограниченные по площади группировки (*Ph.*

iwatensis, разнообразные Rhodophyta), во-вторых, не позволяет оценить доминирование корковых водорослей, для которых сложно определить УБМ.

В ряде подходов доминирование выявляется по превышению заранее установленных порогов обилия либо ранжированием списков по абсолютным показателям обилия или индексов доминирования [Баканов, 1987]. Примененные здесь способы соответствуют этим подходам и разделяются на три пары оценок: по превышению порогов ПП и УБМ, по их ранжированию и по индексам доминирования, вычисленным на их основе. В каждой из пар ПП и УБМ взаимно дополняют друг друга. Очевидно, что 7 способов, рассмотренных в работе, избыточны. На практике достаточно двух, использующих количественные оценки ПП и УБМ. Их применение позволит выделить безусловные доминанты и ядро растительности, оценить различные аспекты доминирования и выполнить перекрестную верификацию списков. Необходимо выбрать одну из трех перечисленных пар способов, которые позволяют давать количественные оценки обилия. Использование пары способов с ранжированием средних УБМ и ПП (№ 4 и 5) можно отбраковать. Оно нецелесообразно из-за завышения ценотической роли доминантов микрогруппировок при ранжировании УБМ и наименьшего сходства с другими списками доминантов при ранжировании по ПП. Выделение доминантов по физиономии (№ 1) стоит особняком. В качестве основного для выделения доминантов этот способ не пригоден, так как не предусматривает количественных оценок доминирования. Однако он успешно используется во вспомогательных целях — для первичного выделения группировок растительности, ценотических поясов и их границ и т.п. [Аверинцев и др., 1982].

Предлагается следующий общий алгоритм выбора способов оценок доминирования в зависимости от масштабов и задач исследования:

1) первичную стратификацию растительности во время съемки в масштабе станции, трансекты или разреза выполняют по физиономии (№ 1);

2) если анализируются участки растительности ценотического или ландшафтного уровня [Мазинг, 1988, по: Миркин и др., 2001], доступные непосредственному осмотру, — микрогруппировки, отдельные сообщества в их естественных границах, гидроботанические профили и т.п., в качестве доминантов выделяют виды, обилие которых превышает установленные пороги ПП и УБМ (№ 2 и 3). Для сравнительной оценки степени доминирования их можно ранжировать. Такой подход позволяет непосредственно во время съемки описать доминантный состав локальных участков растительности;

3) если обрабатываются данные больших гидробиологических съемок (регионального инфраценотического уровня), доминанты выделяют ранжированием индексов доминирования (№ 6 и 7). Учет ЧВ, предусмотренный индексом Броцкой-Зенкевича и его модификацией для ПП, позволяет оценить истинный вклад каждого вида в формирование растительного покрова на участках растительности большого масштаба, не доступных для непосредственного наблюдения.

Последние две пары способов следует считать оптимальными для количественной оценки доминирования морских донных макрофитов и решения сопутствующих задач. При отсутствии возможности выполнить параллельные оценки двумя способами следует ограничиться одним. Для целей описания растительности приоритет следует отдавать способу с оценкой ПП.

Предложенные подходы можно использовать для описания донной растительности морей высоких и умеренных широт, где выражено доминирование отдельных видов.

Выводы

Практически целесообразно выделять списки доминантов морской растительности инфраценотического уровня, характеризующих структуру донной растительности ландшафтов и регионов.

Списки доминантов донной растительности сублиторали северо-западной части Татарского пролива, полученные семью разными способами, статистически неразличимы и, как правило, имеют высокий уровень сходства.

Виды, руководящая роль которых выявляется всеми использованными способами, играют наибольшую роль в формировании растительного покрова. Для их обозначения предложено ввести термин ***безусловные доминанты.*** Вместе они формируют ***ядро растительности*** рассматриваемой части растительного покрова. Ядро растительности района по составу доминантов формируют 10 видов (7 % видового состава макрофитов сублиторали): *Saccharina japonica, S. cichorioides, Agarum clathratum, Sargassum miyabei, S. pallidum, Stephanocystis crassipes, Tichocarpus crinitus, Ptilota filicina, Phyllospadix iwatensis, Zostera asiatica.* Виды, руководящая роль которых выявляется отдельными способами, отражают частные аспекты структуры растительного покрова. Для их обозначения целесообразно ввести термин ***условные доминанты.*** Длина списков доминантов, выделенных разными способами, составила от 19 до 25 (12–16 % видового состава макрофитов сублиторали).

Имеющийся материал не позволяет полностью исключить элементы субъективности в выделении доминантов. Визуальные оценки обилия, основанные на субъективном восприятии исследователя, методически просты и пригодны для выделения доминантов. Оценки доминирования на основе визуальных и инструментальных данных целесообразно подвергать перекрестной верификации.

Доминанты донной растительности имеет смысл выделять параллельно по двум показателям обилия — УБМ и ПП. На участках растительности ценотического или ландшафтного уровня наиболее удобно выделять доминанты по порогам обилия УБМ и ПП. Доминанты растительности регионального уровня целесообразно выделять ранжированием индекса Броцкой-Зенкевича и его модификацией для ПП.

Благодарности

Автор благодарит И.С. Гусарову за критическое прочтение рукописи, А.Ю. Немченко, М.В. Дергачева, И.В. Занькова за участие в сборе материалов.

Финансирование работы

Работы выполнены по госзаданию в соответствии с календарным планом ХабаровскНИРО на 2020 г.

Соблюдение этических стандартов

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены.

Список литературы

Аверинцев В.Г., Голиков А.Н., Сиренко Б.И., Шереметевский А.М. Количественный водолазный метод гидробиологических исследований // Подводные гидробиологические исследования. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 48–58.

Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сеськова Д.В., Сушкова Е.Г. Сезонная динамика сообществ морских водорослей с доминированием *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae) в северо-восточной части Чёрного моря // Биол. моря. — 2017. — Т. 43, № 6. — С. 393–402.

Афанасьев Д.Ф., Рубан Д.А. Актуальные вопросы эколого-флористической классификации и происхождения макрофитобентоса Черного моря // Вопр. современной альгологии. Бюллетень. — 2012. — № 2 (2). URL: http://algology.ru/115.

Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах/Институт биологии внутренних вод АН СССР. — Борок, 1987. — 63 с. — Деп. в ВИНИТИ, № 8593-В87.

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.

Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы дальневосточных морей России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура) : моногр. — М. : ВНИРО, 2014. — 240 с.

Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др. Методические рекомендации по учету запасов промысловых гидробионтов в прибрежной зоне. — М. : ВНИРО, 2005. — 80 с.

Большая советская энциклопедия (БСЭ) / гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. — М. : Сов. энциклопедия, 1972. — Т. 8. — 592 с.

Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. — 1939. — Т. 4. — С. 5–126.

Быков Б.А. Геоботаника : моногр. — Алма-Ата : Наука, КазССР, 1978. — 288 с.

Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря : моногр. — М. : Наука, 1986. — 189 с.

Волвенко И.В. Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 1. Определения и соотношение понятий // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 195. — С. 3–27. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27.

Гаврилов Е.Н. Методические особенности мониторинга запаса ламинариевых водорослей техническими средствами // Изв. ЮФО. Техн. науки. — 2008. — Темат. вып. — С. 51–56.

Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России : автореф. дис. … д-ра биол. наук. — СПб., 1998. — 50 с.

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.

Гусарова И.С. Сублиторальная растительность и ее сезонная динамика в одной из бухт северо-западной части Японского моря // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — С. 12–27.

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Дуленин А.А. Аннотированный список водорослей-макрофитов северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 327–339.

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф. Водоросли-макрофиты // Гидрометеорология и гидрохимия морей. — Т. 9 : Охотское море. — Вып. 1 : Гидрометеорологические условия. — СПб. : Гидрометеоиздат, 1998. — 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 / ред. А.Н. Тюрин, А.Л. Дроздов. — Владивосток : Дальнаука, 2004. — Т. 2 : Биота. — 848 с.

Дуленин А.А. Некоторые методические проблемы водолазных гидробиологических учетных съемок и пути их разрешения // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 190. — С. 231–244. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-231-244.

Дуленин А.А. О применимости визуальных наблюдений для оценки обилия макрофитов на примере сахарины японской западной части Татарского пролива // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы VII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2016. — Ч. 1. — С. 80–84.

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. Результаты параллельных независимых визуальных оценок проективного покрытия дна при проведении учетной водорослевой съемки // Наст. выпуск. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766.

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.

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

Жирков А.И. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — 453 с.

Калита Т.Л., Скрипцова А.В. Современное состояние сообщества *Zostera marina* + *Stephanocystis crassipes* в проливе Босфор-Восточный Японского моря // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 26–35.

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.

Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря : моногр. — Киев : Наук. думка, 1975. — 246 с.

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

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

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

Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В. Динамика ресурсов *Phyllospadix iwatensis* Makino на побережье Японского моря (Приморье) // Раст. ресурсы. — 2004. — Т. 40, № 3. — С. 29–35.

Любарский Е.Л. К методике экспресс-квалификации и сравнения описаний фитоценозов // Количественные методы анализа растительности. — Уфа : БФАН СССР, 1974. — С. 123–125.

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 : справочное издание. — М. : Наука, 1989. — 223 с.

Набивайло Ю.В., Титлянов Э.А. Конкурентные взаимоотношения водорослей в природе и в культуре // Биол. моря. — 2006. — Т. 32, № 5. — С. 315–325.

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

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.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : моногр. — М. : Наука, 1982. — 287 с.

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 : моногр. — М. : Academia, 2004. — 409 с.

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

Скрипцова А.В., Калита Т.Л., Сабитова Л.И. Изменение структуры сублиторальных фитоценозов в градиенте концентраций биогенных элементов в бухте Сухопутная (Уссурийский залив, Японское море) // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 5. — С. 317–325.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии : сб. науч. тр., посвящ. памяти А.И. Баканова / отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. — Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. — С. 91–129.

Ar Gall E., Le Duff M. Development of a quality index to evaluate the structure of macroalgal communities // Estuar. Coast. Shelf Sci. — 2014. — Vol. 139. — P. 99–109.

Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. — 1957. — Vol. 27, № 4. — P. 325–349.

Juanes J.A., Guinda X., Puente A., Revilla J.A. Macroalgae, a suitable indicator of the ecological status of coastal rocky communities in the NE Atlantic // Ecol. Indic. — 2008. — Vol. 8. — P. 351–359.

Popper K. The logic of scientific discovery. — L. and N.Y. : Routledge, 2002. — 513 p.

Taniguti M. Phytosociological study of marine algae in Japan. — Inoue, 1962. — 129 p.

Uhl F., Bartsch I., Oppelt N. Submerged kelp detection with hyperspectral data // Remote Sens. — 2016. — № 8(487). — P. 2–20.

Urbanski J.A., Mazur A., Janas U. Object-oriented classification of Quick Bird data for mapping seagrass spatial structure : Ecosystem approach to marine spatial planning. — Polish marine areas and the Natura 2000 network. 3.1.1.9 Task report. Comparative analysis of methods applied to acquire data necessary for identifying habitates. — 2009. — 15 p.

References

Averintsev, V.G., Golikov, A.N., Sirenko, B.I., and Sheremetevsky, A.M., Quantitative diving method of hydrobiological research, in *Podvodnyye gidrobiologicheskiye issledovaniya* (Underwater hydrobiological research), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1982, pp. 48–58.

Afanasyev, D.F., Kamnev, A.N., Seskova, D.V., and Sushkova, E.G., The Seasonal Dynamics of *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae) — Dominated Communities in the Northeastern Black Sea, *Russ. J. Mar. Biol.,* 2017, vol. 43, pp. 425–435. doi 10.1134/S1063074017060025

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

Bakanov, A.I., Quantification of dominance in ecological communities, Available from VINITI, 1987, Borok, Institut biologii vnutrennikh vod AN SSSR, no. 8593-B87.

Barashkov, G.K., On the method for quantifying intertidal algae, *Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst.*, 1965, vol. 8, no. 12, pp. 8–12.

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, E.I., Vilkova, O.Yu., Milyutin, D.M., Pronina, O.A., and Shtrik, V.A., *Metodicheskie rekomendatsii po uchetu zapasov promyslovykh gidrobiontov v pribrezhnoi zone* (Methodological Recommendations for the Inventory of Stocks of Commercial Aquatic Species in the Coastal Zone), Moscow: VNIRO, 2005.

Bol'shaya sovetskaya entsiklopediya (Great Soviet Encyclopedia), Prokhorov, A.M., vol. 7, Moscow: Sovetskaya Entsiklopediya, 3rd ed., 1972.

Brotskaya, V.A. and Zenkevich, L.A., A quantitative survey of the fauna of the Barents Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1939, vol. 4, pp. 5–126.

Bykov, B.A., Geobotany, Alma-Ata: Nauka, KazSSR, 1978.

Vozzhinskaya, V.B., *Donnyye makrofity Belogo morya* (Bottom macrophytes of the White Sea), Moscow: Nauka, 1986.

Volvenko, I.V., Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 1. Defnitions and relations of the concepts, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 195, pp. 3-27. doi 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27

Gavrilov, E.N., Methodological features of monitoring the stock of laminaria algae by technical means, Izvestiya SFedU. Engineering sciences, 2008, topics. no., pp. 51–56.

Gromov, V.V., Bottom vegetation of the upper sections of the shelf of the southern seas of Russia, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, St. Petersburg, 1998.

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

Gusarova, I.S., Sublittoral vegetation and its seasonal dynamics in one of the bays of the northwestern part of the Sea of Japan, *Gidrobiologicheskiye issledovaniya zalivov i bukht Primor'ya* (Hydrobiological studies of the bays and bays of Primorye), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1984, pp. 12–27.

Gusarova, I.S., Sukhoveeva, M.V., and Dulenin, A.A., Annotated list of sea-weed-macrophytes of the north-western part of Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 327–339.

Gusarova, I.S., Sukhoveeva, M.V., and Zhmakin, A.F., Algae-macrophytes, in *Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei. T. 9: Okhotskoye more* (Hydrometeorology and Hydrochemistry of Seas, vol. 9: Sea of Okhotsk), St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1998, issue 1, pp. 145–154.

Gusarova, I.S., Sukhoveyeva, M.V., and Morgutova I.A. Reviewed and supplemented list of seaweed-macrophytes of northern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2000, vol. 127, pp. 626–641.

Dal'nevostochnyy morskoy biosfernyy zapovednik. Biota (Far-Eastern Marine Biospherical Reserve. Biota), Tyurin, A.N., Drozdov, A.L., eds, Vladivostok: Dal'nauka, 2004, vol. 2.

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., About application of visual observations for marine macrophyte abundace estimation by the example of Saccharina japonica in western Tartar Straihgt, in *Prirodnyye resursy, ikh sovremennoye sostoyaniye, okhrana, promyslovoye i tekhnicheskoye ispol'zovaniye, 6-y Vseros. nauchn.-prakt. konf. mezhdunar. uchastiem* (Natural resources, their current status, protection, commercial and technical use, Proc. 6th All-Russ. Sci.-Pract. Conf. Int. Participation), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatka State Technical University, 2016, part 1, pp. 80–84.

Dulenin, A.A., Some methodical problems of SCUBA hydrobiological accounting surveys and the ways of their resolution, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 190, pp. 231–244. doi 10.26428/1606-9919-2017-190-231-244

Dulenin, A.A., Depth Distribution of Dominant Species of Macrophytes in the Northwestern Partof the Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 2, pp. 97–107. doi 10.1134/S0134347519020037

Dulenin, A.A., Results of the parallel independent visual estimates of SAV projective cover during stock assessment survey, *present issue*. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766

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.

Dulenin, A.A., Sidyakov, Yu.V., and Chernienko, I.S., Macrobenthos communities of the sublittoral of the northwestern part of the Tatar Strait and the Sea of Okhotsk (within the boundaries of the Khabarovsk Territory), *Sb. nauch. tr. Khabarovskogo filiala Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo rybokhozyaystvennogo tsentra* (Coll. scientific. tr. Khabarovsk Branch of the Pacific Research Fisheries Center), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2010, pp. 115–137.

Zhirkov, A.I., *Biogeografiya i bioekologiya bentosa* (Life at the bottom. Benthos biogeography and bioecology), Moscow: KMK, 2010.

Kalita, T.L. and Skriptsova, A.V., The current state of the Zostera marina + Stephanocystis crassipes community in the Eastern Bosphorus Strait, sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.,* 2018, vol. 44, no. 1, pp. 25–35.

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

Kalugina-Gutnik, A.A., *Fitobentos Chernogo morya*(Phytobenthos of the Black Sea), Kiev: Naukova Dumka, 1975.

Klochkova, N.G., F*lora 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.

Kulepanov, V.N. and Zhiltsova, L.V., Dynamics of resources of *Phyllospadix iwatensis* Makino at the coast of the Sea of Japan (Primorje), *Rastitelnye Resursy*, 2004, vol. 40, no. 3, pp. 29–35.

Lyubarskiy, E.L., To the method of express qualification and comparison of descriptions of phytocenoses, *Kolichestvennyye metody analiza rastitel'nosti* (Quantitative methods of vegetation analysis), Ufa: Bashkirskiy filial AN SSSR, 1974, pp. 123–125.

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* (Glossary of concepts and terms of modern phytocenology), Moscow: Nauka, 1989.

Nabivailo, Yu.V. and Titlyanov, E.A., Competitive relationships in natural and artificial algal communities, *Russ. J. Mar. Biol.,* 2006, vol. 32, no. 5, pp. 315–325.

Paimeeva, L.G. and Gusarova, I.S., The status of beds of *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. in northern Primorsky Krai, *Komarovskiye Chteniya*, 1993, vol. 38, pp. 20–36.

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.

Pesenko, Yu.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies), Moscow: Nauka, 1982.

Petrov, K.M. and Pozdeev, V.B., *Podvodnyye landshafty 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.

Reznik, A.D., *Kniga dlya tekh, kto ne lyubit statistiku, no vynuzhden yeyu pol'zovat'sya* (A book for those who do not like statistics, but are forced to use it), St. Petersburg: Rech', 2008.

Skriptsova, A.V., Kalita, T.L., and Sabitova, L.I., Changes in the structure of the subtidal phytocoenosis along the gradient of the concentrations of biogenic elements in the Sukhoputnaya Bay (Ussuriisky Bay, Sea of Japan), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 5, pp. 373–382.

Shitikov, V.K. and Rozenberg, G.S., Assessment of biodiversity: an attempt at formal generalization, in *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii* (Quantitative methods of ecology and hydrobiology: collection of articles. scientific. tr., dedicated. in memory of A.I. Bakanova), Rosenberg, G.S., ed., Togliatti: Samar. Nauchn. Tsentr Ros. Akad. Nauk, 2005, pp. 91–129.

Ar Gall, E. and Le Duff, M., Development of a quality index to evaluate the structure of macroalgal communities, *Estuar. Coast. Shelf Sci.,* 2014, vol. 139, pp. 99–109.

Bray, J.R. and Curtis, J.T., An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin, *Ecol. Monogr.,* 1957, vol. 27, no. 4, pp. 325–349.

Juanes, J.A., Guinda, X., Puente, A., and Revilla, J.A., Macroalgae, a suitable indicator of the ecological status of coastal rocky communities in the NE Atlantic, *Ecol. Indic.*, 2008, vol. 8, pp. 351–359.

Popper, K., The logic of scientific discovery, L. and N.Y.: Routledge, 2002.

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

Uhl, F., Bartsch, I., and Oppelt, N., Submerged kelp detection with hyperspectral data, *Remote Sens.*, 2016, no. 8 (487), pp. 2–20.

Urbanski, J.A., Mazur, A., and Janas, U., Object-oriented classification of Quick Bird data for mapping seagrass spatial structure: Ecosystem approach to marine spatial planning, Polish marine areas and the Natura 2000 network. 3.1.1.9 Task report. Comparative analysis of methods applied to acquire data necessary for identifying habitates, 2009.

Hammer Ø. *PAST: Paleontological statistics. Version 3.25. Reference manual*, Oslo: Natural History Museum. Univ. of Oslo, 1999–2019.

Поступила в редакцию 27.05.2020 г.

После доработки 20.07.2020 г.

Принята к публикации 20.08.2020 г.