

Научная статья

УДК 581.526.323(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-822-851

EDN: DYQMYG



ХАРАКТЕРИСТИКА СУБЛИТОРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ НА ОСНОВАНИИ КОНЦЕПЦИИ АДАПТИВНОЙ ЗОНЫ

А.А. Дуленин*

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

Аннотация. На материалах водолазной съемки 2020 г., с использованием данных, полученных с 2003 по 2022 г. в северо-западной части Охотского моря, описана и классифицирована сублиторальная растительность. Выделены 5 ассоциаций (*Saccharinetum latissimae*, *Pseudolessonetum laminarioidae*, *Alarietum esculentae*, *Sargassetum miyabeae*, *Zosteretum marinae*) и одна группа сообществ красных водорослей, отнесенных к пяти союзам, трем порядкам и трем классам. Все ассоциации водорослей в районе формируются повсеместно, на большей части обследованного диапазона глубин, имеют статистически равномерный характер распределения и формируют 88 % площади растительного покрова. Ценофлоры ассоциаций бедны: в них отмечено до 5–6 видов или многовидовых групп. Показано, что в качестве методологической основы для описания морских сублиторальных растительных сообществ умеренного пояса оптимальна концепция адаптивной зоны. Выявлено, что ассоциации сублиторали района исследований представляют собой элементарные петерсеновские сообщества, в которых в среднем $\frac{3}{4}$ покрытия дна и биомассы формируются главным доминантом. Выделенные ассоциации и высшие синтаксоны могут быть встроены в наиболее распространенную флористическую систему синтаксономической классификации. Использование концепции адаптивной зоны позволяет решить проблему авторского субъективизма при выделении синтаксонов, приближает синтаксономию к естественной классификации и придает ей экологический смысл. Доказана применимость концепции адаптивной зоны для оценки ресурсов района исследования, их объем определен в 200 тыс. т на площади 64 км².

Ключевые слова: северо-западная часть Охотского моря, сублитораль, ассоциации растительности, концепция адаптивной зоны

Для цитирования: Дуленин А.А. Характеристика сублиторальной растительности северо-западной части Охотского моря на основании концепции адаптивной зоны // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 822–851. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-822-851. EDN: DYQMYG.

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

© Дуленин А.А., 2023

Characteristics of sublittoral vegetation in the northwestern Okhotsk Sea based on the concept of adaptive zone

Alexander A. Dulenin

Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

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

Abstract. Sublittoral vegetation in the northwestern Okhotsk Sea is described on the data of diving survey in 2020 and some additional data obtained from 2003 to 2022. Five macroalgae associations (*Saccharinetum latissimae*, *Pseudolessonetum laminarioidae*, *Alarietum esculentae*, *Sargassetum miyabae*, and *Zosteretum marinae*) and one group of red algae communities are identified and classified into 5 alliances, 3 orders and 3 classes. All these associations occur over entire area (from 56° to 59° N), within almost whole range of the surveyed depths (2–11 m), and occupy a total of 88 % of the vegetation cover, with statistically uniform distribution. Coenofloras of the associations are poor: up to 5–6 species or multispecies groups have been noted in every association. The concept of an adaptive zone is proposed as an optimal methodological basis for describing marine sublittoral plant communities in the temperate zone. The sublittoral associations in the study area are considered as elementary Petersen-type communities with on average $\frac{3}{4}$ of the bottom cover and biomass formed by the main dominant species. These associations and higher syntaxa can be built into the most common floristic system of syntaxonomic classification. The adaptive zone concept allows to solve the problem of subjectivism in selection of syntaxa, so the syntaxonomy becomes closer to natural classification with ecological meaning. Successful applicability of the adaptive zone concept for the algae resources assessment is proven; the stock in the surveyed area of 64 km² is evaluated as $200 \cdot 10^3$ t.

Keywords: northwestern Okhotsk Sea, sublittoral vegetation, algae association, adaptive zone concept

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

Введение

Ценотическая структура поселений донных морских растений определяет их хозяйственную ценность и предоставляемые ими экосистемные услуги. Сообщества морских растений выступают в качестве «экосистемных инженеров» [Teagle et al., 2017; Miller et al., 2018; Shelamof et al., 2022; и др.], определяющих структуру биотических сообществ. С ними топически и трофически связаны разнообразные промысловые организмы [Сухин, 2002; Колпаков, 2018; Дуленин, Диденко, 2021; и др.]. Кроме того, они сами формируют значительные промысловые ресурсы [Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014; Ferdouse et al., 2018; MacMonagail et al., 2018; Ресурсы..., 2020; и др.].

Между тем ценотическая структура сублиторальной растительности дальневосточных морей России изучена слабо. В частности, это касается Охотского моря. Так, И.С. Гусарова [1975] выделила 102 ассоциации сублиторали островов Большой Курильской гряды, в том числе и с охотоморской стороны, однако в автореферате ее кандидатской диссертации они не перечислены. Далее растительные ассоциации всего Охотского моря были описаны В.Б. Возжинской [1996] в диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. На литорали и в сублиторали ею выделены 83 ассоциации, а в материковой части моря — 48 фитоценозов. Этот термин, судя по тексту, она использует как синоним термина «ассоциация». Однако фитоценозы, или ассоциации, в автореферате не поименованы. Л.П. Перестенко [1996] в юго-западной части Охотского моря и у Шантарских островов выделила 44 сублиторальных фитоценоза, также ею не перечисленных. Кроме того, из ее текста неясно,

что именно она понимает под термином «фитоценоз» — единичный относительно однородный участок растительности или же группу таких участков. Работа Д.А. Галанина [1999] не содержит описаний сообществ макрофитов. Подробные качественные и количественные характеристики доминирующих видов сублиторальных водорослей северных Курильских островов, в том числе с их охотоморской стороны, дал В.С. Огородников [2002, 2003, 2007]. Однако сообщество растительности он понимал как пояс растительности целого острова. Кроме того, в качестве доминантов он среди прочих указывает ряд видов со средней биомассой 0,007–0,220 кг/м², что не имеет смысла, поскольку при таком обилии они могут формировать лишь разреженные поселения, к которым не приложимы категории доминирования. После этого Н.В. Евсеева [2007] описала фитоценозы южных Курильских островов, объединенные в соответствующие ассоциации, с указанием их основных количественных характеристик. Однако процедуры описания растительности были ею лишь кратко обозначены, без подробного описания применявшихся методик.

Таким образом, какие-либо сведения о сообществах сублиторальной растительности имеются по северной части Охотского моря, а также по Курильским и Шантарским островам. По материковой северо-западной части Охотского моря (СЗОМ) такие сведения в литературе отсутствуют, что указывает на целесообразность описания ценотической структуры сублиторальной растительности этого района.

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

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

Наиболее перспективной теоретической основой, которая позволяет описывать сообщества биоты на основании понятных принципов и воспроизводимых процедур, автор видит концепцию адаптивной зоны (АЗ) [Волвенко, 2018, 2019], в соответствии с которой в сообществе количественно преобладают наиболее приспособленные к обитанию на данном участке виды. Не вдаваясь в обсуждение теоретических основ концепции, нужно отметить, что биотические сообщества в ее рамках понимаются в петерсеновском смысле — как повторяющиеся группы видов, опознаваемые и называемые по наиболее обильным видам [Несис, 1977]. Учитывая выраженные особенности структуры донной морской растительности умеренного пояса — наличие поясов и поселений с количественным преобладанием единственного вида [Блинова, 2014], растительные сообщества целесообразно описывать как элементарные петерсеновские сообщества, выделяемые по единственному доминанту.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы дать характеристику ценотической структуре сублиторальной растительности приматериковой северо-западной части Охотского моря на основе проверяемых и воспроизводимых процедур описания и клас-

сификации растительности, для чего выделить и описать ассоциации сублиторальной растительности района, охарактеризовать пространственное распределение выделенных ассоциаций, выполнить синтаксономическую классификацию растительности района, выявить экосистемные характеристики растительных ассоциаций, оценить объем приуроченных к ним растительных ресурсов.

Материалы и методы

Материалы собраны в СЗОМ на участках от мыса Борисова на юго-западе до Ейринейской губы на северо-востоке вдоль берегов протяженностью около 800 км (рис. 1). Использованы данные водолазной съемки на нерестилищах сельди, проведенной в мае-июне 2020 г. Съемка проведена сотрудниками ХабаровскНИРО С.Д. и А.С. Пономаревыми. Во время съемки выполнены 482 водолазные станции, сопровождавшиеся количественными пробами макрофитов. Дополнительно привлечены сведения, собранные в районе с 2002 по 2023 г., в том числе при участии автора статьи.

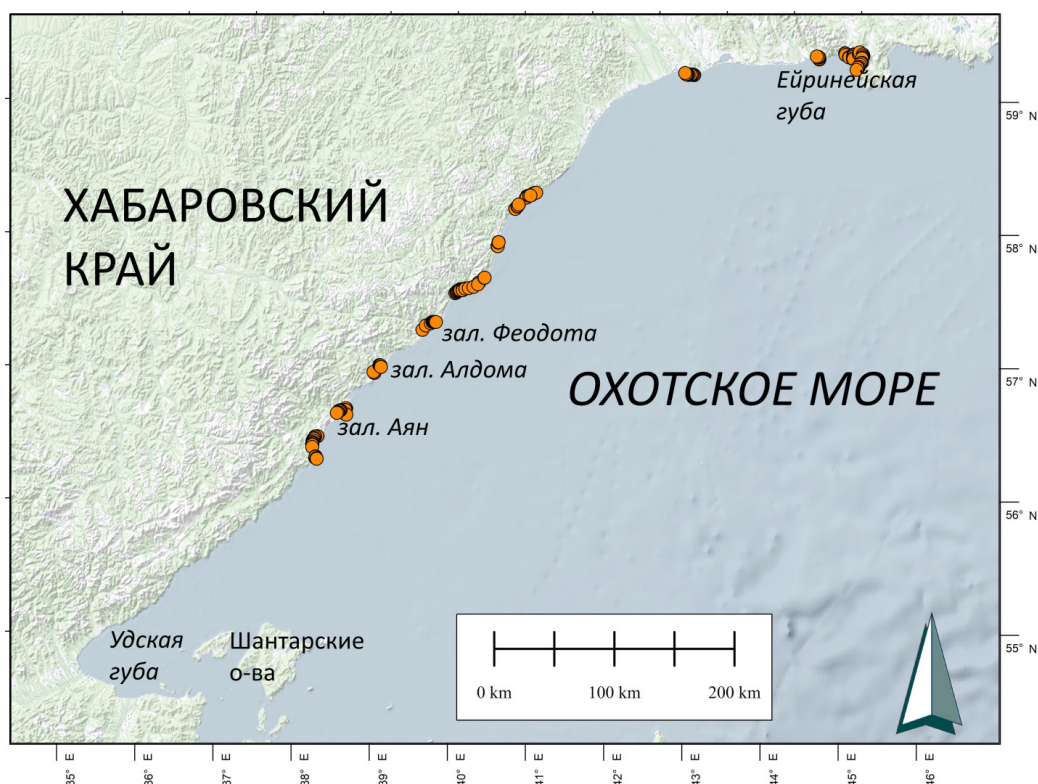


Рис. 1. Район исследований в СЗОМ, 2020 г.

Fig. 1. The area in the northwestern Okhotsk Sea surveyed in 2020

Во время работ применяли легководолазное снаряжение. Выполняли гидробиологические разрезы, ориентированные перпендикулярно береговой черте. Расстояние между разрезами составляло от 0,5 до 1,0 км. Участки, где не было растительности или признаков нереста сельди, не обследовали. На каждом разрезе в зависимости от рельефа дна на расстоянии от 30 до 50 м располагали от 2 до 10 станций. Регулярный отбор данных осуществляли на глубинах от 2 до 12–14 м, т.е. до нижней границы пояса растительности у большей части побережий Охотского моря. В отдельных случаях обследованы глубины до 35 м. Для рекогносцировки и получения изображений общего облика растительности использовали подводный дрон Qysea Fifish v6.

Удельную биомассу (УБМ, кг/м²) количественных проб со дна учитывали путем отбора с площадок в 0,25 м² с последующим пересчетом на 1 м². В сборах, выполнен-

ных во время икорной съемки, присутствовали растения, на которые была отложена икра сельди. Для них УБМ вычисляли как разность УБМ растений и икры. Водоросли из поднятых на борт проб (включая попавшие в пробы краснокнижные виды) после очистки от икры, определения видового состава и взвешивания возвращали в естественную среду обитания.

Проективное покрытие (ПП) определяли глазомерным способом путем осмотра 1–100 м² дна в зависимости от характера поселений и видимости. Для удобства ПП указывали в долях от единицы [Миркин и др., 1989], где 0 означал полное отсутствие растительности, а 1 — полное покрытие дна растительностью. При ПП от 0,1 до 1,0 использована равномерная шкала ПП с шагом в 0,1. При меньшем ПП его указывали с точностью до 0,01. При отсутствии видимости ПП не учитывали. В связи с относительно низкой точностью учета во время экспедиционных водолазных съемок были обработаны только пробы с УБМ не менее 0,1 кг/м² и ПП не менее 0,01.

Для характеристики условий распространения растительных ассоциаций указывали гранулометрический характер грунта (менее 0,1 мм — илы, от 0,1 до 1,0 мм — пески, от 1 до 10 мм — гравий, от 10 до 100 мм — галька, от 100 до 1000 мм — валуны, более 1000 мм — глыбы, а также скалистые грунты) и уклон дна (1–4° — незаметный, 5–19° — слабый, 20–59° — крутой, 60–90° — отвесный) [по: Арзамасцев, Преображенский, 1990].

Виды растений идентифицированы с помощью имеющихся определителей и атласов [Перестенко, 1994; Ключкова, 1996; Ключкова и др., 2009а, б]. Систематическое положение представителей родов *Saccharina* Stackhouse 1809, *Alaria* Greville 1830 уточнено канд. биол. наук А.В. Скрипцовой (НИЦБМ РАН) с использованием методов молекулярно-генетического анализа. Названия таксонов приведены в соответствии с международной альгологической базой *Algaebase* [<https://www.algaebase.org>]. В силу специфики икорных съемок выполняли количественный учет преимущественно растений I яруса (с высотой растительного покрова от 0,5 до 3,0 м). Из-за невозможности количественного видового учета обильных водорослей нижних ярусов обилие водорослей II яруса (от 0,05 до 0,50 м), преимущественно красных, указывали без разделения по видам, а данные по растительности III (от 0,01 до 0,05 м) и IV ярусов (ниже 0,01 м), т.е. преимущественно членистым известковым и корковым водорослям, не собирали. Макрофиты литорали и сублиторальной каймы (от 0 глубин до 2 м [Щапова, 1957]) исключены из рассмотрения исходя из специфики сбора материалов.

При описании растительности использовали нижеследующие основные понятия и термины.

Доминант каждого яруса растительности — наиболее обильный в этом ярусе вид при условии превышения порогов доминирования [Баканов, 2005], условно принятых ранее [Дуленин, 2020а] на уровне 0,2 по ПП и 1 кг/м² по УБМ. Главным доминантом (ГД) называли вид, наиболее обильный в сообществе. Пороги доминирования были использованы, чтобы избежать артефактов описания растительности разреженных поселений, когда в качестве доминантов могут быть указаны заведомо малообильные виды, не формирующие растительного покрова.

Субдоминант — вид, обилие которого на данной станции (в данном ярусе) меньше, чем у доминанта, однако не ниже порогового.

Сопутствующий — вид с максимальными показателями обилия на станции ниже пороговых.

Фитоценоз — в соответствии с континуалистскими воззрениями на природу растительного сообщества [Миркин, Наумова, 2012] «условно отграниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть континуума фитоценотического» [Миркин и др., 1989]. Поскольку в настоящей работе задачи установления границ отдельных фитоценозов не ставилось, то, исходя из специфики проводимых водолазных съемок, в качестве отдельных фитоценозов описывались условно однородные участки растительности, получаемые при выполнении каждого гидробиотанического описания. В отдельных случаях имеющиеся материалы позволяли рассматривать в качестве

фитоценозов большие однородные участки (выделы) растительности, на которых выполнено множество гидробиотических описаний. Фитоценозы описаны на основе концепции адаптивной зоны [Волвенко, 2018, 2019].

Адаптивная зона — это участок (акватория или территория), на котором условия для вида (таксона) столь благоприятны, что он по биомассе и/или численности преобладает над всеми прочими [Волвенко, 2018]. Учитывая специфику растительного покрова, в настоящей работе в качестве показателей обилия использовали УБМ и ПП. Адаптивными зонами видов считали фитоценозы, где рассматриваемый вид выступает в роли ГД.

Гидробиотическое описание — совокупность данных о растительности и среде ее обитания, собранных на одной водолазной станции.

Растительная ассоциация — растительные сообщества определенного флористического состава и сходного внешнего облика, встречающиеся в единообразных экологических условиях [De Wildeman, 2010, по: Терийа и др., 2022]. Здесь в качестве объединяемых в ассоциацию растительных сообществ понимаются фитоценозы с одинаковым ГД.

Сообщество — безранговая классификационная единица, используемая, когда имеющегося материала недостаточно для определения синтаксономического ранга фитоценона [Миркин и др., 1989].

При выделении ассоциаций и последующей синтаксономической классификации растительности автор руководствовался прагматическим подходом, исходя из принципа редукционизма [Миркин и др., 1989], в соответствии с которым выполнялся минимум классификационных построений, необходимый для однозначного опознания ассоциаций и синтаксонов высшего порядка.

Процедура описания ассоциаций, разработанная ранее [Дуленин, 2021], была следующей. Основой для выделения ассоциаций служили стандартизированные электронные таблицы с описаниями гидробиологических станций, содержащие сведения об отмеченных на станции видах и показателях их обилия. Все станции с одним и тем же ГД отфильтровывали из электронной таблицы. Эти станции служили для описания соответствующей ассоциации. Виды, отмеченные на станциях, отнесенных к одной ассоциации, ранжировали по убыванию средних значений обилия, начиная с верхнего яруса до нижнего, указывая сначала доминанты, потом субдоминанты и, наконец, сопутствующие виды. Внутри каждой группы виды ранжировали по частоте встречаемости. Поскольку на разных гидробиологических станциях ценотическая роль видов могла меняться, указывали максимальную ценотическую роль каждого вида в пределах ассоциации. В первую очередь виды ранжировали по ПП, во вторую — по УБМ. Для каждого вида приводили количество описаний (т.е. гидробиологических станций), на которых этот вид встречался в пределах ассоциации, а также минимальное, максимальное, среднее и медианное значения обилия отдельно для ПП и УБМ и частоту встречаемости вида в ассоциации (ЧВА). Ниже списка видов каждого яруса приводили суммарные данные по его обилию. Ниже списка всех видов ассоциации указывали суммарные показатели обилия этой ассоциации. Самостоятельные ярусы в каждой ассоциации выделяли только в том случае, если суммарное максимальное обилие его видов превышало установленные пороги доминирования.

Результаты обработки представляли в виде итоговых таблиц с характеристиками ассоциаций. Описанные ранее разреженные поселения [Дуленин, 2015], не образующие выраженного растительного покрова, где растения не формируют между собой структурных связей, а суммарное обилие не достигает порогов доминирования, не рассматривались.

Для всех ассоциаций были определены предельные глубины, широты, участки распространения, а также частота встречаемости (ЧВ) — доля от всех станций съемки, на которых были отмечены растения, в процентах. ЧВ показывала относительную долю площади каждой ассоциации от общей площади растительности. Для каждой

ассоциации указывали видовое богатство в форме $\sum, m(\text{min-max})$, где $\sum$ — видовое богатство ценофлоры ассоциации, а $m(\text{min-max})$ — среднее, минимальное и максимальное видовое богатство на отдельных гидробиологических станциях.

При синтаксономической классификации использован подход Е.И. Вейсберга [2010], совмещающего использование доминантного и флористического методов классификации. Для этого ГД ассоциаций указаны в качестве их диагностических видов. Названия ассоциаций образовывали из видового названия ГД, используя рекомендации Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры [Терийа и др., 2022].

Ассоциации с главными доминантами, принадлежащими к одному роду или семейству, объединяли в союзы. В синтаксоны ранга порядка объединяли союзы с главными доминантами своих ассоциаций, таксономически принадлежащими к одному порядку, в синтаксоны ранга класса — порядки с главными доминантами, таксономически принадлежащими к одному классу. Ранее на аналогичных принципах был составлен продромус сублиторальной растительности для северо-западной части Японского моря (СЗЯМ) [Дуленин, 2021], поэтому общие характеристики растительности района исследований сравниваются в работе с характеристиками этого региона.

Поскольку первичные гидрботанические описания являются данными для служебного пользования, представляющими коммерческую ценность, полное их опубликование в соответствии с рекомендациями Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры [Терийа и др., 2022] невозможно. В связи с этим таблицы с характеристиками ассоциаций содержат обобщенные описательные статистики вместо первичных описаний. Кроме таких таблиц, в работе приведено только по одному первичному описанию каждой ассоциации, принятому в качестве ее номенклатурного типа (*holotypus hoc loco*). В качестве таких описаний использованы фрагменты стандартных электронных таблиц с первичными данными водолазных съемок. Все фитоценологические описания выполнены автором статьи. База данных с первичными описаниями, количественными и качественными характеристиками выделенных ассоциаций (фитоценоотека) хранится в Хабаровском филиале ВНИРО.

Результаты и их обсуждение

Ниже приведены характеристики выделенных ассоциаций.

Акк. *Saccharinetum latissimae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (*holotypus hoc loco*) (табл. 1). Диагностический вид — *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders 2006. Количество описаний — 51. Автор — А.А. Дуленин.

Таблица 1

Номенклатурный тип ассоциации *Saccharinetum latissimae*.
Фрагмент электронной таблицы с первичным описанием

Table 1

Nomenclature type of the asotation *Saccharinetum latissimae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ станции	Широта	Долгота	Глубина, м	Грунт	Макрофиты	ПП	УБМ	Ярус
07.06.20	Ейринейская губа	467	59,326	145,906	5	Валуны	<i>Saccharina latissima</i>	0,4	1,724	1
07.06.20	То же	467	59,326	145,906	5	«	<i>Sargassum miyabei</i>	0,3	1,048	1
07.06.20	«	467	59,326	145,906	5	«	Rhodophyta	0,2	0,943	2

Ассоциация (табл. 2, рис. 2) региональная, в СЗОМ отмечена повсеместно. Формируется на твердых грунтах (от галечных до скалистых) у открытых и полузащищенных побережий при уклоне от незаметного до крутого на глубинах от 2 до 9 м. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине статистически незначим ($\alpha = 0,12 \pm 0,14, R^2 = 0,08, p = 0,39$), т.е. на разных участках

своего формирования ассоциация распределяется по глубине относительно равномерно. Монодоминантными были 64 % фитоценозов. Выявленная ЧВ ассоциации — 18 %, что значительно превышает ЧВ любых ассоциаций порядка Laminaretalia из соседней СЗЯМ [Дуленин, 2021]. Площадь, занимаемая фитоценозами ассоциации в районе исследования, оценена в 13 км², биомасса — в 54 тыс. т, биомасса ГД — в 40 тыс. т.

Таблица 2
Качественные и количественные характеристики ассоциации *Saccharinetum latissimae* в СЗОМ

Table 2
Qualitative and quantitative characteristics of the association *Saccharinetum latissimae* in the northwest Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Saccharina latissima</i> ГД	51	0,30	0,80	0,40	0,02	0,40	51	0,27	7,08	3,07	0,19	3,26	100
2	<i>Alaria esculenta</i> C1	11(8)	0,10	0,40	0,27	0,03	0,30	11	0,43	3,41	1,78	0,35	1,80	21
3	<i>Sargassum miyabe</i> C1	8(4)	0,10	0,40	0,25	0,03	0,25	8	0,66	3,77	1,70	0,37	1,41	15
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> C1	6(3)	0,01	0,30	0,19	0,05	0,20	6	0,12	2,18	0,96	0,30	0,86	11
	I ярус, Σ	51	0,05	1,00	0,53	0,03	0,60	53	0,27	7,36	3,81	0,25	3,74	100
5	Rhodophyta Д2	20(5)	0,05	0,30	0,19	0,02	0,20	20	0,11	2,43	0,91	0,12	0,95	38
6	<i>Ulva lactuca</i>	1	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	1	0,10	0,10	0,10	0,00	0,10	2
	II ярус, Σ	20(5)	0,05	0,30	0,19	0,02	0,20	20	0,11	2,43	0,91	0,12	0,95	38
	Σ	51	0,30	1,00	0,62	0,02	0,60	51	0,27	8,41	4,15	0,26	4,25	100

Примечание. Здесь и далее: N — количество станций, на которых вид отмечен в пределах данной ассоциации; Min — минимум; Max — максимум; M — среднее; SE — стандартная ошибка; Me — медиана; Д — доминант с номером своего яруса; С — субдоминант с номером своего яруса. Полу жирным выделены количественные показатели ГД и всей ассоциации. Для доминантов и субдоминантов в скобках указано количество описаний, на которых обилие вида превышало пороги доминирования.

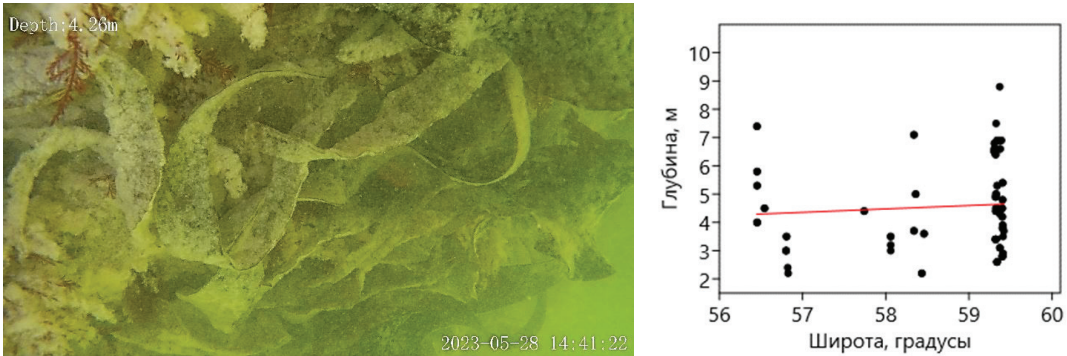


Рис. 2. Физиономический облик ассоциации *Saccharinetum latissimae* с отложенной на водорослях икрой сельди (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 2. Physiognomic appearance of the association *Saccharinetum latissimae* with herring roe laid on seaweeds (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Высота растительного покрова до 2 м. Ассоциация образована преимущественно многолетними растениями (табл. 2). Выделено 2 яруса растительности. Виды, отмеченные в обоих ярусах, выступают в роли доминантов и субдоминантов в других ассоциациях. Исключительно в роли сопутствующего вида учтена *Ulva lactuca*. В ценофлоре отмечено 6 видов против 12–30 видов в ассоциациях порядка Laminaretalia из СЗЯМ, описанных ранее [Дуленин, 2021]. В сборах встречалось от 1 до 3, в среднем 1,9 вида на каждой станции. Субдоминантами являлись 3 вида в I ярусе, доминантами

II яруса — красные водоросли. Сахарина в пределах таких фитоценозов пригодна для промыслового освоения.

Ранее *S. latissima* указывалась в литературе как *Laminaria gurjanovae* либо как *Saccharina gurjanovae*. О количественном преобладании вида в структуре растительности района исследований без описания сообществ сообщали М.В. Суховеева [1976], И.С. Гусарова с соавторами [1993], Л.П. Перестенко [1997] и автор статьи [Дуленин, 2015, 2016, 20206]. Ранее сообщества *S. latissima* были описаны в Пенжинской губе Охотского моря [Блинова, 1968], у берегов южного Сахалина [Голиков и др., 1985], в Беринговом море — в Анадырском заливе [Толстикова, 1980] и у восточной Камчатки [Перестенко, 1997], а также в зал. Петра Великого Японского моря [Перестенко, 1980]. Эти данные позволяют заключить, что ассоциация распространена по всему Охотскому морю, кроме Курильских островов, и в Беринговом море. В южном Приморье, в зал. Петра Великого, имеются условия рефугиума, где также формируются фитоценозы описанной ассоциации.

Акк. *Pseudolessonetum laminarioidae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — табл. 3. Диагностический вид — *Pseudolessonia laminarioides* (Postels et Ruprecht) G.Y. Cho, Kloczkova, Krupnova et Boo 2006. Количество описаний — 20. Автор — А.А. Дуленин.

Таблица 3

Номенклатурный тип ассоциации *Pseudolessonetum laminarioidae*.
Фрагмент базы данных с первичным описанием

Table 3

Nomenclature type of the association *Pseudolessonetum laminarioidae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ стан-ции	Ши-рота, град.	Дол-гота, град.	Глу-бина, м	Грунт	Макрофиты	ПП, доля	УБМ, кг/м ²	Ярус
02.06.2020	Близ р. Унчэ	271	58,059	140,609	5,5	Скаль-ный	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,4	1,978	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	То же	<i>Saccharina latissima</i>	0,1	1,227	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	«	<i>Alaria esculenta</i>	0,1	0,629	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	«	<i>Sargassum miyabei</i>	0,1	0,470	1
02.06.2020	«	271	58,059	140,609	5,5	«	Rhodophyta	0,1	0,743	2

Ассоциация региональная, отмечена повсеместно в районе исследования (рис. 3, табл. 4). Формируется на твердых (валунных, скальных) грунтах преимущественно у полузащищенных побережий при уклоне дна от незаметного до слабого на глубинах от 3 до 6 м. В районе исследования ассоциация распределяется по глубине относительно равномерно ($\alpha = -0,41 \pm 0,2$, $R^2 = 0,01$, $p = 0,5$). Выявленная ЧВ ассоциации — 6 %. Это наименьшая ЧВ среди прочих ассоциаций макроводорослей района, т.е. *P. laminarioides* в СЗОМ образует ассоциации реже других доминантов. Монодоминантными были 25 % фитоценозов. Площадь, занимаемая фитоценозами ассоциации в СЗОМ, оценена в 5 км², биомасса — в 22 тыс. т, биомасса ГД — в 14 тыс. т.

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

Ранее на сообщества с доминированием *P. laminarioides* у о. Большой Шантар указывали В.Б. Возжинская и Н.М. Селицкая [1970], а в районе исследования и у Шантарских островов в целом — Л.П. Перестенко [1996]. Подробные качественные и количественные описания этих сообществ в указанных районах в этих публикациях

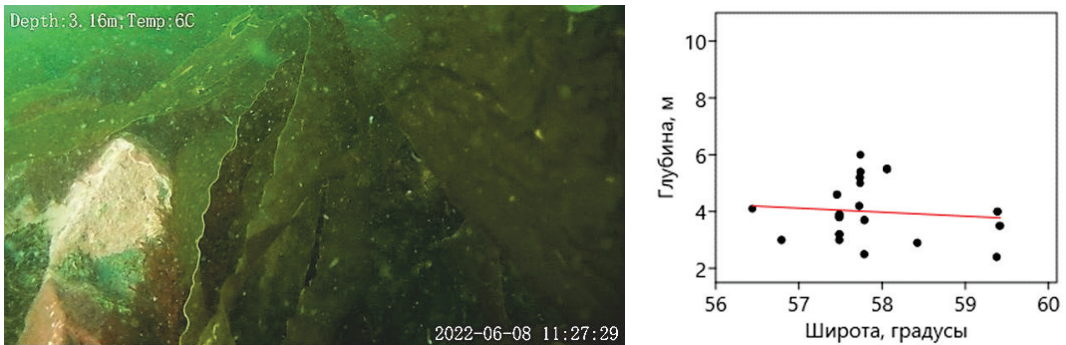


Рис. 3. Физиономический облик ассоциации *Pseudolessonetum laminarioidae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)
Fig. 3. Physiognomic appearance of the association *Pseudolessonetum laminarioidae* (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 4
Качественные и количественные характеристики ассоциации *Pseudolessonetum laminarioidae* в СЗОМ

Table 4
Qualitative and quantitative characteristics of the association *Pseudolessonetum laminarioidae* in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> ГД	20	0,30	0,70	0,35	0,02	0,30	20	1,57	5,17	3,08	0,21	2,96	100
2	<i>Alaria esculenta</i> CI	8(1)	0,01	0,30	0,15	0,03	0,15	8	0,23	3,04	1,38	0,32	1,23	40
3	<i>Saccharina latissima</i> CI	7(1)	0,01	0,30	0,13	0,04	0,10	7	0,25	3,42	1,63	0,44	1,41	35
4	<i>Sargasum miyabei</i> CI	2(1)	0,10	0,30	0,20	0,10	0,20	2	0,47	1,88	1,17	0,70	1,17	10
	I ярус, Σ	20	0,20	0,80	0,48	0,04	0,45	20	2,01	6,78	4,31	0,32	4,21	100
5	Rhodophyta Д2	8(3)	0,10	0,40	0,21	0,04	0,20	8	0,74	1,81	1,17	0,14	1,08	40
	II ярус, Σ	8(3)	0,10	0,40	0,21	0,04	0,20	8	0,74	1,81	1,17	0,14	1,08	40
	Σ	20	0,20	0,81	0,56	0,04	0,55	20	2,01	7,68	4,78	0,34	4,98	100

отсутствуют. И.С. Гусарова с соавторами [1993] и автор статьи [Дуленин, 2015, 2016, 2020в] приводили характеристики *P. laminarioides* — ГД ассоциации в районе исследования — без описания сообществ. На то, что псевдолессония образует собственные поселения в северной и восточной частях моря (у побережий западной Камчатки), указывала Е.И. Блинова [1968, 1971]. Вполне очевидно, что фитоценозы, формируемые такими поселениями, следует отнести к описанной выше ассоциации. Следует заключить, что ассоциация *Pseudolessonetum laminarioidae* распространена в северной части Охотского моря, т.е. от Шантарских островов до западной Камчатки.

Acc. *Alarietum esculentae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — табл. 5. Диагностический вид — *Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville 1830. Количество описаний — 90. Автор — А.А. Дуленин.

Ассоциация (рис. 4, табл. 6) региональная, распространена в СЗОМ повсеместно. Формируется на твердых грунтах преимущественно у открытых прибойных побережий при уклоне дна от незаметного до крутого. Отмечена на глубинах от 2 до 11 м, т.е. ее расположение почти полностью охватывает глубины формирования пояса растительности СЗОМ. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине (рис. 4, справа) близок к статистически значимому ($\alpha = 0,27 \pm 0,14$, $R^2 = 0,02$, $p = 0,052$) и показывает некоторый рост глубин ее расположения с юга на север. Монодоминантными были 19 % фитоценозов. Выявленная ЧВ ассоциации — 29 %, наивысшая из ассоциаций района. Таким

Таблица 5

Номенклатурный тип ассоциации *Alarietum esculentae*.
Фрагмент базы данных с первичным описанием

Table 5

Nomenclature type of the assotiation *Alarietum esculentae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ стан-ции	Ши-рота, град.	Дол-гота, град.	Глу-бина, м	Грунт	Макрофиты	ПП, доля	УБМ, кг/м ²	Ярус
31.05.2020	Зал. Феодота	130	57,093	138,918	4,1	Глыбы	<i>Alaria esculenta</i>	0,50	3,228	I
31.05.2020	То же	130	57,093	138,918	4,1	«	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,01	0,394	I
31.05.2020	«	130	57,093	138,918	4,1	«	<i>Saccharina latissima</i>	0,01	0,242	I
31.05.2020	«	130	57,093	138,918	4,1	«	Rhodophyta	0,01	2,564	II

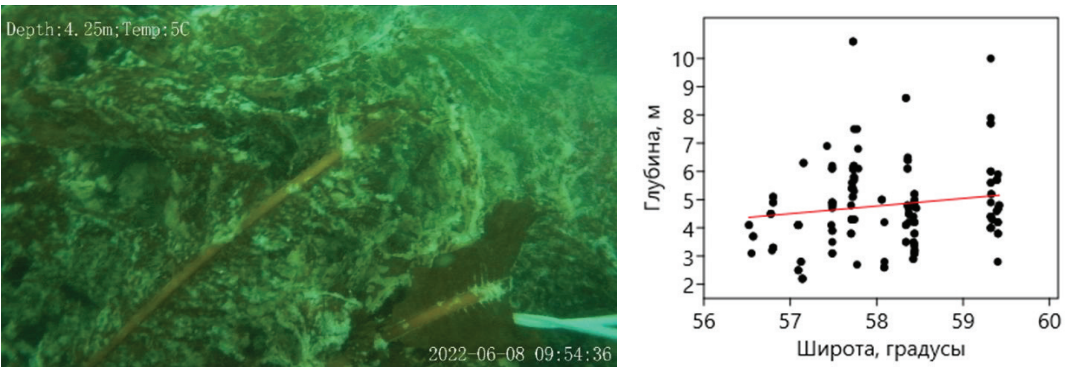


Рис. 4. Физиономический облик ассоциации *Alarietum esculentae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 4. Physiognomic appearance of the *Alarietum esculentae* association (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 6

Качественные и количественные характеристики ассоциации *Alarietum esculentae* СЗОМ

Table 6

Qualitative and quantitative characteristics of the association *Alarietum esculentae* in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Alaria esculenta</i> ГД	90	0,30	0,90	0,40	0,01	0,40	90	0,69	14,47	2,98	0,16	2,70	100
2	<i>Saccharina latissima</i> C1	22(8)	0,01	0,40	0,18	0,03	0,15	22	0,09	3,18	1,49	0,22	1,27	24
3	<i>Sargassum miyabei</i> C1	7(4)	0,10	0,35	0,24	0,04	0,30	7	0,55	3,32	1,73	0,37	1,57	8
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> C1	7(1)	0,01	0,30	0,16	0,04	0,20	7	0,24	1,98	1,11	0,23	1,22	8
	I ярус, Σ	90	0,10	1,00	0,50	0,02	0,50	90	0,69	15,69	3,54	0,19	3,36	101
5	Rhodophyta Д2	40(8)	0,01	0,60	0,17	0,02	0,10	40	0,04	2,88	0,78	0,09	0,69	44
	II ярус, Σ	40(8)	0,01	0,60	0,17	0,02	0,10	40	0,04	2,88	0,78	0,09	0,69	44
	Σ	90	0,10	1,00	0,58	0,02	0,55	91	0,69	15,69	3,88	0,19	3,72	101

образом, для ее ГД в СЗОМ имеются условия, обеспечивающие наивысший среди макрофитов района успех в борьбе за субстрат, а АЗ занимают почти треть площади растительного покрова района. Площадь фитоценозов ассоциации оценена в 22 км², биомасса — в 86 тыс. т, биомасса ГД — в 66 тыс. т.

Высота растительного покрова до 3 м. Ассоциация образована преимущественно многолетними растениями (табл. 6). Выделено 2 яруса растительности. Виды обоих ярусов выступают в роли доминантов и субдоминантов. Исключительно сопутствующих видов не выявлено. В ценофлоре отмечено 5 видов. В сборах отмечали от 1 до 3, в среднем 1,8 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса — красные водоросли.

Результаты молекулярно-генетического анализа образцов *Alaria* из района исследования показали, что они являются представителями *A. esculenta* (А.В. Скрипцова, неопубликованные данные). Н.Г. Клочкова с соавторами [2009a] считают внутривидовую систематику рода *Alaria* весьма запутанной, А.В. Климова [2018] констатирует чрезвычайную морфологическую изменчивость его представителей, а И.С. Гусарова (устное сообщение) говорит о сильном перекрывании морфологических признаков у экземпляров, отнесенных к разным видам. Е.И. Блинова [1971] не определяла *Alaria* до вида, указывая на преобладание *Alaria* sp. в северной части Охотского моря. Доминирование *Alaria marginata* Postels & Ruprecht 1840 (без описания сообществ) отмечено у берегов Курильских и Шантарских островов [Гусарова и др., 1993], а за пределами Охотского моря — у берегов восточной Камчатки [Перестенко, 1997]. В.С. Огородников [2007] сообщает о доминировании у северных Курильских островов *Alaria angusta* Kjellman 1889. Судя по приведенным характеристикам поселений *Alaria ochotensis* Yendo 1919 [Клочкова, 1996], сообщества с ее доминированием формируются у обоих берегов Татарского пролива. Из сказанного следует, что сообщества с доминированием видов рода *Alaria* распространены по всему Охотскому морю, в западной части Берингова моря и в Татарском проливе. Если видовая принадлежность главного доминанта надежно установлена, сообщества алярий следует рассматривать в ранге ассоциаций, если нет — в ранге союза.

Акк. *Sargassetum miyabeae* ass. nov. hoc loco; номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — табл. 7. Диагностический вид *Sargassum miyabei* Yendo 1907. Количество описаний 64. Автор — А.А. Дуленин.

Таблица 7

Номенклатурный тип ассоциации *Sargassetum miyabeae*.
Фрагмент базы данных с первичным описанием

Table 7

Nomenclature type of the association *Sargassetum miyabeae*.
Fragment of the spreadsheet with primary description

Дата	Участок	№ стан-ции	Ши-рота, град.	Дол-гота, град.	Глу-бина, м	Грунт	Макрофиты	ПП, доля	УБМ, кг/м²	Ярус
28.05.2020	Зал. Алдома	34	56,806	138,473	3,1	Скаль-ный	<i>Sargassum miyabei</i>	0,6	2,728	I
28.05.2020	То же	34	56,806	138,473	3,1	То же	<i>Alaria esculenta</i>	0,2	1,365	I
28.05.2020	«	34	56,806	138,473	3,1	«	<i>Saccharina latissima</i>	0,1	1,966	I
28.05.2020	«	34	56,806	138,473	3,1	«	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	0,1	0,870	I

Ассоциация (рис. 5, табл. 8) региональная, распространена в СЗОМ повсеместно. Формируется на твердых грунтах преимущественно в полузащищенных бухтах и заливах. Отмечена на глубинах от 3 до 10 м. Тренд распределения участков формирования ассоциации в районе по глубине статистически незначим ($\alpha = 0,06 \pm 0,08$, $R^2 = 0,04$, $p = 0,46$), что показывает равномерный характер ее распространения в районе на разных глубинах.

Экотопические условия формирования ассоциации сходны с таковыми в СЗЯМ [Дуленин, 2021]. Однако выявленная ЧВ ассоциации в обсуждаемом районе — 21 % против 3 % в СЗЯМ. Иными словами, в Охотском море эта ассоциация весьма широко

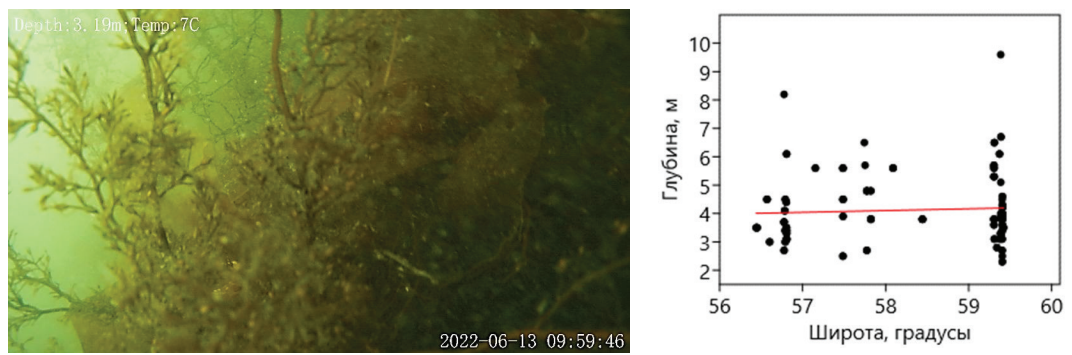


Рис. 5. Физиономический облик ассоциации *Sargassum miyabeae* (слева) и ее распространение в СЗОМ (справа)
Fig. 5. Physiognomic appearance of the *Sargassum miyabeae* (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 8
Качественные и количественные характеристики ассоциации *Sargassum miyabeae* СЗОМ
Table 8
Qualitative and quantitative characteristics of the association *Sargassum miyabeae* in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Sargassum miyabei</i> ГД	64	0,30	0,7	0,4	0,01	0,40	64	0,50	11,84	4,02	0,33	3,10	100
2	<i>Saccharina latissima</i> C1	24(7)	0,01	0,4	0,17	0,02	0,10	24	0,41	5,01	1,56	0,23	1,17	38
3	<i>Alaria esculenta</i> C2	13(5)	0,10	0,3	0,21	0,03	0,20	13	0,23	3,56	1,62	0,31	1,40	20
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> C3	6(1)	0,10	0,4	0,18	0,05	0,15	6	0,87	2,94	1,48	0,32	1,24	9
	I ярус, Σ	64	0,20	1,0	0,55	0,02	0,50	64	0,50	14,31	5,08	0,40	4,41	100
5	Rhodophyta Д1	33(21)	0,01	0,5	0,20	0,02	0,20	33	0,04	3,08	0,87	0,14	0,76	52
6	<i>Ulva lactuca</i>	3	0,01	0,1	0,04	0,03	0,01	3	0,07	0,30	0,16	0,07	0,11	5
	II ярус, Σ	33(21)	0,01	0,5	0,20	0,02	0,20	33	0,04	3,08	0,87	0,14	0,76	52
	Σ	64	0,20	1,0	0,65	0,02	0,68	64	0,72	15,48	5,53	0,42	5,19	100

распространена, формируя пятую часть растительного покрова дна. Среднее суммарное ПП в ассоциации 0,65, средняя УБМ — 5,53 кг/м² против 1,15 и 11,72 кг/м² в СЗЯМ. Монодоминантными были 14 % фитоценозов ассоциации против 60 % в обследованной части Японского моря. Вероятно, это следует объяснять меньшим видовым богатством фитоценозов, благодаря чему в условиях ослабленной конкуренции виды достигают относительно высоких уровней доминирования. Таким образом, макрофиты ассоциации *Sargassum miyabeae* в различных районах реализуют существенно различающиеся жизненные стратегии. В СЗОМ фитоценозы ассоциации захватывают большие площади дна, имея относительно низкие показатели обилия, тогда как в условиях высокой конкуренции СЗЯМ [Дуленин, 2021] они достигают значительных показателей обилия на небольших площадях. Индекс доминирования Бродской-Зенкевича, рассчитанный для ассоциации в СЗОМ, составил 1,08, тогда как в СЗЯМ — 0,59. Это позволяет говорить, что в борьбе за существование ГД ассоциации почти в 2 раза более успешен в районе исследования, чем в СЗЯМ. Площадь фитоценозов ассоциации оценена в 16 км², биомасса — в 88 тыс. т, биомасса ГД — в 64 тыс. т.

Высота растительного покрова ассоциации до 3 м. Ассоциация образована многолетними и однолетними растениями (табл. 8). В ценофлоре отмечено 6 видов против 20 видов в Японском море. В сборах от 1 до 4, в среднем 1,6 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе, в качестве доминантов II яруса — красные водоросли.

Образцы водорослей семейства Sargassaceae из района исследования являются представителями *S. miyabei*. Ранее ассоциации с доминированием *S. miyabei* выделяли в зал. Петра Великого [Скарлато и др., 1967; Перестенко, 1980]. У берегов западного Сахалина ассоциацию *S. miyabei* описали К.М. Петров и В.Б. Поздеев [1992]. Ассоциацию *Sargassetum miyabae* у западных берегов Татарского пролива впервые выделил автор статьи [Дуленин, 2021]. Описаний сообществ вида или указаний на его доминирование в Приморье севернее зал. Петра Великого автором не найдено, однако, учитывая распространение таких сообществ в соседних регионах: в зал. Петра Великого и у обоих берегов Татарского пролива, следует полагать, что указанный пробел связан не с отсутствием сообществ в северных районах Приморья, а с недостатком данных. Исходя из сказанного можно считать, что указанная ассоциация, помимо района исследований, распространена в российской части Японского моря.

Группа сообществ кустистых красных водорослей (рис. 6, табл. 9). Количество описаний 77. До появления надежных качественных и количественных данных о сообществах автор воздерживается от описания их ассоциаций.

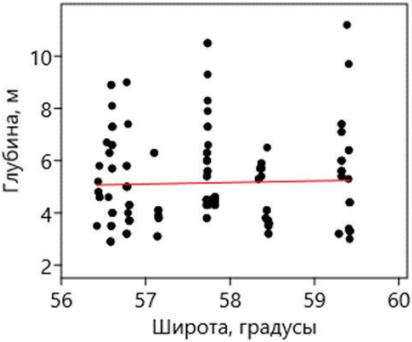


Рис. 6. Физиономический облик группы сообществ кустистых красных водорослей (слева) и их распространение в СЗОМ (справа)

Fig. 6. Physiognomic appearance of bushy red algae communities (left panel) and its distribution in the northwestern Okhotsk Sea (right panel)

Таблица 9

Качественные и количественные характеристики группы сообществ кустистых красных водорослей в СЗОМ

Table 9

Qualitative and quantitative characteristics of bushy red algae communities in the northwestern Okhotsk Sea

№	Макрофит	ПП, доля						УБМ, кг/м ²						ЧВА, %
		N	Min	Max	M	SE	Me	N	Min	Max	M	SE	Me	
1	<i>Alaria marginata</i> ДИ	33(10)	0,01	0,40	0,19	0,02	0,20	33	0,03	5,12	1,69	0,20	1,29	43
2	<i>Stephanocystis crassipes</i> ДИ	15(6)	0,01	0,40	0,21	0,03	0,20	15	0,13	8,33	1,97	0,56	1,15	19
3	<i>Saccharina gurjanovae</i> ДИ	13(2)	0,01	0,30	0,09	0,03	0,10	13	0,21	4,03	1,19	0,32	0,92	17
4	<i>Pseudolessonia laminarioides</i> CI	12(4)	0,10	0,40	0,23	0,03	0,20	12	0,79	3,59	1,66	0,24	1,51	16
	I ярус, Σ	54(27)	0,01	0,60	0,25	0,02	0,25	54	0,24	8,33	2,24	0,21	1,78	70
5	Rhodophyta ГД	77	0,30	0,80	0,49	0,02	0,50	77	0,64	4,90	2,00	0,11	1,81	100
6	<i>Ulva lactuca</i>	2	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	2	0,05	0,14	0,09	0,04	0,09	3
	II ярус, Σ	77	0,30	0,80	0,49	0,02	0,50	77	0,64	4,90	2,00	0,11	1,81	100
	Σ	77	0,30	1,00	0,66	0,02	0,61	77	0,64	10,02	3,57	0,23	3,15	100

Сообщества региональные, распространены по всему району. Фитоценозы сообществ во время съемки 2020 г., использованной для выявления их количественных

и пространственных характеристик, отмечены на твердых грунтах при уклоне дна от незаметного до отвесного у открытых и полузащищенных побережий на глубинах от 3 до 11 м. Наблюдения, выполненные в 2003 и 2009 гг., позволяют констатировать наличие таких сообществ на глубинах до 25 м. Максимальных глубин распространения сообщества красных водорослей достигают у скалистых берегов с крутым или отвесным уклоном дна, где пояс твердых грунтов уходит глубоко под воду.

Фитоценозы распределяются по глубине относительно равномерно ($\alpha = 0,06 \pm 0,14$, $R^2 = 0,001$, $p = 0,67$). Выявленная ЧВ группы — 11 %. Монодоминантными были 29 % фитоценозов. Площадь фитоценозов ассоциации оценена в 8 км², биомасса — в 30 тыс. т, биомасса ГД — в 17 тыс. т.

Высота растительного покрова до 0,4 м. В ценофлоре фитоценозов отмечено не менее 12 видов. В сборах наблюдали 1–4, в среднем 2,3 вида. В качестве субдоминантов отмечены 3 вида в I ярусе. В качестве ГД и субдоминантов отдельных фитоценозов могут выступать принадлежащие ко II ярусу растительности красные водоросли *Ptilota asplenioides* (Esper) C. Agardh 1822, *Odonthalia corymbifera* (S.G. Gmelin) Greville 1830, *Tichocarpus crinitus* (S.G. Gmelin) Ruprecht 1850, *Chondrus platynus* (C. Agardh) Ruprecht 1850, *Neohyppophyllum middendorffii* (Ruprecht) M.J. Wynne 1983, *Hymenena ruthenica* (Postels et Ruprecht) A.D. Zinova 1965, *Crossocarpus lamuticus* Ruprecht 1850.

Анализируя литературные данные о роли красных водорослей в структуре растительности дальневосточных морей России, автор считает нужным ограничиться здесь упоминанием лишь тех публикаций, которые касаются перечисленных выше видов. Е.И. Блинова [1968, 1971] указывает на доминирование в северной части Охотского моря *P. asplenioides*, *O. corymbifera*, *T. crinitus*. И.С. Гусарова с соавторами [1993] в качестве наиболее обильных называют *P. asplenioides* и *T. crinitus* — в районе нашего исследования, у Шантарских и Курильских островов, *O. corymbifera* — у Курильских островов и в районе нашего исследования, у Шантарских и Курильских островов. Л.П. Перестенко [1996] выделила фитоценозы с доминированием *C. lamuticus* у Шантарских островов, а в Беринговом море у берегов восточной Камчатки с доминированием *P. asplenioides* [Перестенко, 1997]. Были описаны ассоциации *O. corymbifera* в зал. Петра Великого [Перестенко, 1980], а позднее и у западного Сахалина [Петров, Поздеев, 1992]. Итак, сообщества красных водорослей формируются во всех дальневосточных морях России. В СЗЯМ ассоциации *Ptilotetum asplenioidae* и *Odonthalietum corymbiferae* были выделены автором статьи [Дуленин, 2021]. С высокой вероятностью нахождение фитоценозов этих ассоциаций следует предполагать и в районе исследования.

Acc. *Zosteretum marinae* (Borgesen 1905) Harmsen 1936 [<https://e-veg.net/synsystem>]. Поскольку ассоциация описана ранее, здесь не приведен фрагмент таблицы с первичными данными, послужившими для ее описания. Количество описаний, выполненных с 2002 по 2022 г., — 70. Ассоциация (табл. 10, рис. 7) локальная, в районе исследований единственный ее фитоценоз формируется на одном участке в хорошо защищенном куту зал. Алдома на песчаных и песчано-илистых грунтах на глубинах от 0 до 4 м. Из-за мелководности кутовой части залива количественные оценки распределения растительности по глубинам получить не удалось, однако по визуальным наблюдениям растительность ассоциации в пределах своих биотопов распределяется равномерно. Выявленная ЧВ ассоциации — 3 %. Ее фитоценоз в зал. Алдома во все годы наблюдений был монодоминантным. Площадь биотопа, в пределах которого располагается фитоценоз, — 15,5 км², однако площадь фитоценоза оценить не удалось из-за мелководности участка: его большую часть невозможно обследовать водолазным ботом со значительной осадкой. Что касается биомассы, необходимо понимать, что средняя УБМ в пределах ассоциации (0,5 кг/м²) сильно занижена, поскольку zostера морская — листопадное растение, которое зимует в виде корневищ и во время икорных съемок только начинает процесс накопления фитомассы. В связи с этим общая площадь формирования ассоциации и ее фитомасса не определены.

Таблица 10
Качественные и количественные характеристики ассоциации *Zosteretum marinae*
СЗОМ (по данным 2004–2020 гг.)

Table 10
Qualitative and quantitative characteristics of the association *Zosteretum marinae*
in the northwestern Okhotsk Sea (data of 2004–2020)

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

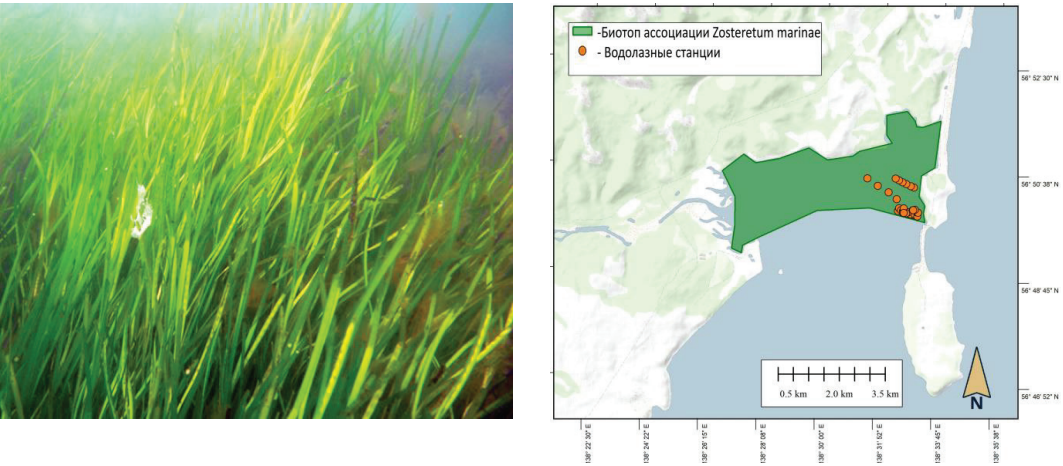


Рис. 7. Физиономический облик ассоциации *Zosteretum marinae*. Использовано фото из северо-западной части Татарского пролива, сделанное в июле, в период наибольшего развития растительного покрова (слева). Биотоп ассоциации и участки выполнения водолазных станций в зал. Алдома Охотского моря (справа)

Fig. 7. Physiognomic appearance of the association *Zosteretum marinae* (left panel, the photo was taken in the northwestern Tatar Strait in July, when the vegetation cover had the greatest development) and scheme of the association biotope with sites of diving stations in the Aldoma Bay, the Okhotsk Sea (right panel)

Ближайшие к району исследований участки формирования фитоценозов ассоциации находятся в Охотском море в кутовых частях Тугурского и Ульбанского заливов и в Тауйской губе. Широкому распространению ассоциации в районе препятствует отсутствие подходящих для ее формирования хорошо защищенных мелководных бухт с рыхлыми грунтами на прочих участках района. Вообще же поселения zostеры морской широко распространены от субтропических до субарктических вод [Short et al., 2001]. Согласно данным электронного справочника e-veg.net [https://e-veg.net/synsystem] ассоциация *Zosteretum marinae* (Borgesen 1905) Harmsen 1936 была описана у европейских атлантических берегов в 1905 г. В дальневосточных морях поселения и сообщества zostеры морской отмечены целым рядом исследователей. Т.Ф. Щапова [1957] указывала на наличие больших полей zostеры морской в заливах по всему западному побережью Японского моря — от зал. Петра Великого до зал. Чихачева. Сообщества вида в зал. Петра Великого описывали О.А. Скарлато с соавторами [1967], Л.П. Перестенко [1980], В.И. Фадеев [1985], А.В. Скрипцова с соавторами [2018]. Л.Г. Паймеева [1984] наблюдала поселения zostеры морской у побережий Приморья. У западного Сахалина ассоциации zostеры морской описали К.М. Петров и В.Б. Поздеев [1992]. Е.И. Блинова [1971] указывала на наличие поселений zostеры морской в северной части Охотского моря и у западной Камчатки, а Н.В. Евсеева [2007] — у южных Курильских островов. Л.П. Перестенко [1997] сообщала о наличии поселений zostеры морской у восточной Камчатки. Других указаний на их нахождение в российской части Берингова моря автором статьи не найдено. Тем не менее у американских берегов

Берингова моря, включая Берингов пролив и ближайшие к Командорским Алеутские острова, поселения zostеры морской отмечены на множестве участков [McRoy, 1968]. Вероятно, отсутствие в литературе данных о берингоморских поселениях вида у российских берегов связано со слабой изученностью этих районов. Судя по всему, фитоценозы ассоциации *Zosteretum marinae* распространены во всех дальневосточных морях — Японском, Охотском и Беринговом.

Продромус сублиторальной растительности СЗОМ. Первый продромус сублиторальной растительности дальневосточных морей России был составлен автором по СЗЯМ [Дуленин, 2021]. Попыток составления продромуса растительности СЗОМ до сих пор не предпринималось. В СЗОМ описано 5 ассоциаций и одна группа сообществ. Они включены в состав 5 союзов, 3 порядков и 3 классов растительности (табл. 11). В настоящее время, до совместного анализа данных, полученных в СЗОМ и СЗЯМ, и

Таблица 11
Продромус растительности и характеристики ассоциаций сублиторали СЗОМ
Table 11
Vegetation prodromus and characteristics of algae associations in the sublittoral zone
of the northwestern Okhotsk Sea

№	Синтаксон	Главный доминант/ диагностический вид	N яру- сов	Участки распростра- нения	Широта, град.	Глу- бина, м	N видов, Σ, m(min- max)	ЧВ, %
Кл. Phaeophyceata								
Пор. Laminaretalia								
Союз Saccharinion								
1	<i>Saccharinetum latissimae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Saccharina latissima</i>	2	Повсеместно	56,4–59,4	2–9	6, 1,6(1–4)	17
Союз Pseudolessonion								
2	<i>Pseudolessonietum laminarioidae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	2	«	56,4–59,4	2–6	5, 2,3(1–4)	6
Союз Alarion								
3	<i>Alarietum esculentae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Alaria esculenta</i>	2	«	56,4–59,4	2–11	5, 1,8(1–3)	29
Пор. Sargassetalia								
Союз Sargassion								
4	<i>Sargassetum miyabeae</i> ass. nov. hoc loco	<i>Sargassum miyabei</i>	2	«	56,4–59,4	2–10	6, 1,6(1–4)	21
Кл. Rhodophytoetea								
5	Группа сообществ красных водорослей с ГД II яруса	<i>Ptilota asplenioides</i> , <i>Odonthalia corymbifera</i> , <i>Tichocarpus crinitus</i> , <i>Chondrus platynus</i> , <i>Neohypophyllum middendorffii</i> , <i>Hymenena ruthenica</i> , <i>Crossocarpus lamuticus</i>	2	«	56,4–59,4	3–11	5, 2,3(1–4)	11
Кл. Zosteretea								
Пор. Zosteretalia Bèguinot 1941								
Союз Zosterion Christiansen 1934								
6	<i>Zosteretum marinae</i> (Borgesen 1905) Harmsen 1936	<i>Zostera marina</i>	1	Зал. Алдома	57,7	0–4	1(1–2)	3

литературы о растительности всего Дальнего Востока России, автор воздерживается от формулирования диагнозов высших синтаксонов растительности.

Система флористической синтаксономии весьма удобна, поэтому естественно, что идея встраивания сообществ, выделенных на основе доминантно-физиономического подхода, в эту систему не нова. В наземной растительности, по данным В.И. Василевича [2010], около 5/6 ассоциаций выделено по доминантам, которые выступают единственными характерными видами ассоциаций. Таким образом, предложенный подход распространен и вполне продуктивен, особенно учитывая популярность флористической синтаксономии. Такой опыт уже имеется для пресноводной растительности [Вейсберг, 2010].

Встраивание синтаксонов, выделенных на доминантной основе, в систему флористической синтаксономии имеет важное практическое преимущество по сравнению с выделением «флористических» синтаксонов. Из-за разнообразия толкований смысла и объема синтаксонов разными авторами Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры [Терийа и др., 2022] требует указания авторства каждого синтаксона. Субъективизм при описании растительности послужил причиной жесткой критики флористического подхода [Гиляров, 2005]. Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова [2009], отвечая на эту критику, тем не менее косвенно признают ее справедливость, констатируя, что синтаксоны устанавливаются интуитивно, на основе консенсуса мнений, объемы синтаксонов сильно различаются в разных странах и т.п. Иными словами, применение подхода не гарантирует получение проверяемых и воспроизводимых результатов. Однако они указывают, что при малом числе доминантов сообщества классифицируются хорошо и вполне однозначно [Миркин, Наумова, 2009]. Это наблюдение вполне соответствует нашим результатам: при выделении синтаксонов на основании концепции АЗ объем каждого из них однозначно определяется его ГД, что устраняет неопределенности при классификации, связанные с возможным субъективизмом авторов. Таким образом, еще одним следствием применения концепции АЗ оказывается тот факт, что исчезает объективная необходимость как в указании авторов номенклатурных комбинаций, так и в формировании консенсуса мнений исследователей по вопросу выделения каждого синтаксона. Эти обстоятельства не только радикально упрощают классификацию, но и делают ее результаты проверяемыми и воспроизводимыми.

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

Редукционистский подход на основе модели элементарного петерсеновского сообщества обеспечивает уверенное опознание сообществ как по результатам визуальных оценок ПП, так и по данным инструментального отбора проб. Выполненные нами наблюдения показывают, что независимые наблюдатели различной квалификации — от ученых-альгологов до водолазов — вполне однозначно относят произвольные участки растительности к своим ассоциациям, опознавая (по аналогии с наземными сообществами — дубняками, ельниками и т.п.) «алярники», «сахаринники», «зостерники» и т.д. Ранее было показано, что даже субъективные визуальные оценки обилия макрофитов, независимо выполненные разными наблюдателями по равномерным шкалам, имеют высокую степень согласованности и статистически неразличимы [Дуленин, 2020в]. Эти обстоятельства обеспечивают проверяемость и воспроизводимость гидробиотических описаний.

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

Экосистемные характеристики растительности СЗОМ. Лишь 4 ассоциации крупных бурых водорослей и одна ассоциация морских трав, выделенные в районе, свидетельствуют о бедности ценоотической структуры растительности района. Такая бедность, судя по всему, довольно типична для высоких широт. Например, в соседнем Беринговом море Н.Е. Толстикова [1980] указала в составе доминантов Анадырского залива только 6 видов бурых водорослей, О.Н. Селиванова [2004] для Командорских островов перечислила 5 доминантов — бурых водорослей — и одну группу доминантов корковых красных водорослей. Для восточной Камчатки она также указала только 6 доминантов — бурых водорослей. Единственная ассоциация морских трав в Беринговом море не определяет облик его растительности.

Ценоотическое богатство СЗОМ в 3 раза ниже, чем в СЗЯМ [Дуленин, 2021], где описано 17 ассоциаций и одна группа сообществ. Аналогичная картина и в южном Приморье [Перестенко, 1980], где в зал. Петра Великого описано 9 доминантов, образующих ассоциации бурых водорослей, 9 — красных водорослей и 3 — морских трав. Ясно, что бедность растительности СЗОМ отчасти связана с недоизученностью нижних ярусов. Однако и растительность хорошо изученного I яруса в СЗОМ гораздо беднее, чем в СЗЯМ. В СЗОМ описано 3 ассоциации порядка *Laminaretalia*, 1 — порядка *Sargassetalia* и 1 — порядка *Zosteretalia* против соответственно 6, 3 и 3 ассоциаций этих порядков в СЗЯМ. В целом в районе исследований описано 5 ассоциаций с ГД I яруса против 12 таких ассоциаций в обследованной части Татарского пролива. Такое уменьшение ценоотического богатства растительности соответствует общей биогеографической закономерности снижения видового богатства от низких к высоким широтам [Клочкова, 1998; Кафанов, Кудряшов, 2000].

В районе исследования облик растительности определяется крупными бурыми водорослями, суммарная ЧВ которых составляет 73 %. ЧВ сообществ красных водорослей значительно меньше — 11 %, а морских трав — 3 %. Такая картина вполне соответствует сведениям (см. выше) о структуре сублиторальной морской растительности высоких широт. В СЗЯМ суммарная ЧВ ассоциаций крупных бурых водорослей гораздо ниже — 43 %, ЧВ ассоциаций красных водорослей сопоставима — 12 %, однако ЧВ ассоциаций морских трав значительно выше — 15 % [Дуленин, 2021].

Ценофлоры ассоциаций водорослей района также бедны. В СЗОМ они насчитывают лишь $5,6 \pm 0,2$ (5–6) вида, тогда как в СЗЯМ $18,7 \pm 1,8$ (7–31) вида. В среднем состав ценофлоры одной ассоциации из СЗОМ в 3 раза беднее, чем в СЗЯМ.

Максимальное богатство ценофлор в СЗОМ в 5 раз беднее, чем в СЗЯМ (соответственно 6 видов против 31). Даже растительность верхнего яруса в ассоциациях СЗОМ бедна и включает $3,4 \pm 0,6$ (1–4) вида против $7,9 \pm 0,7$ (4–11) в СЗЯМ. Бедность

ценофлор, вероятно, обусловлена и суровыми условиями СЗОМ, в частности низкими температурами и истиранием водорослей льдами на мелководьях.

В господствующей ныне флористической системе классификации растительности принято использование неравномерных шкал обилия (Браун-Бланке, Друде, и т.п.), сочетающих разные его показатели в одной шкале [Миркин и др., 1989]. Однако применение таких шкал, во-первых, не дает однозначных показателей обилия, необходимых для получения экосистемных и хозяйственных характеристик растительности, и, во-вторых, затрудняет статистическую обработку количественных данных. Использование равномерных шкал обилия, по отдельности отражающих сведения о покрытии и биомассе растительности, гораздо удобнее для решения практических задач. Так, среднее суммарное ПП в ассоциациях района исследований $0,61 \pm 0,02$ (0,56–0,66), что почти в 2 раза ниже, чем в СЗЯМ, где оно равнялось $1,08 \pm 0,07$ (0,67–1,55) (собственные неопубликованные данные). Средняя суммарная УБМ в ассоциациях СЗОМ составила $4,38 \pm 0,35$ (3,57–5,53) кг/м², что также несколько ниже, чем в СЗЯМ, где она равна $5,56 \pm 0,74$ (1,32–11,72) кг/м². Это может означать сниженную конкуренцию за субстрат в районе исследования за счет обедненного по сравнению с СЗЯМ состава ценофлор. Однако весьма вероятно и другое объяснение: в СЗОМ исследования выполнялись в июне, по весеннему аспекту растительности, а в СЗЯМ — в июле, по летнему аспекту, в период ее максимального развития. Полученные экосистемные характеристики могут быть использованы для прикладных целей: при разработке рыбохозяйственных характеристик, для оценок ущерба окружающей среде от хозяйственной деятельности и т.п.

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

Ассоциации водорослей (кроме относительно мелководной *Pseudolessonietum laminarioidae*) формируются почти по всему обследованному диапазону глубин и в пределах района имеют статистически равномерный характер распределения (кроме *Alarietum esculentae*, которая увеличивает глубину своего распространения в направлении с юго-запада на северо-восток). Ассоциации водорослей формируются на твердых грунтах (от гальки до скал и глыб) по всему району исследования. В целом они повторяют пространственные закономерности распределения формирующих их доминантов, широтное и вертикальное распределение которых относительно равномерно [Дуленин, 2020б].

Рассмотрев отдельные экосистемные характеристики растительности, целесообразно перейти к более общему вопросу: насколько принятая для описания ассоциаций района исследований модель элементарного петерсеновского сообщества соответствует структуре его растительных ассоциаций?

Во-первых, суммарная ЧВ описанных ассоциаций составляет 87 %. Лишь оставшиеся 13 % описаний приходятся на разреженные поселения. Суммарная же ЧВ выделенных растительных ассоциаций в СЗЯМ — 68 % [Дуленин, 2021]. Это свидетельствует о том, что площадь пригодных для формирования растительного покрова участков грунта в СЗОМ используется более полно, чем в СЗЯМ. Такая особенность легко объяснима: подходящие для прикрепления водорослей твердые грунты в районе исследований распространены, как правило, до глубин 10–15 м, относительно благоприятных для развития растительности, и по большей части ею заняты. В СЗЯМ же обширные валунно-галечные грунты нередко простираются до глубин 20–25, местами

40 м, где растительность изрежена и обычно не формирует выраженного покрова. Однако, несмотря на региональные отличия, бо́льшая часть площади дна, где присутствует растительность, занята именно ассоциациями с единственным ГД, т.е. элементарными петерсеновскими сообществами.

Далее, описания ассоциаций макрофитов часто содержат в наименовании названия нескольких доминантов [Перестенко, 1980, 1996; Петров, Поздеев, 1992; Дуленин, 2008; и др.]. Это должно подразумевать, что в сборах регулярно повторяются сочетания видов (доминантов и субдоминантов), по которым названа ассоциация. Однако данные, представленные в табл. 2, 3, 5, 7, показывают, что в ассоциациях района исследования не выявляется ни одного из доминантов нижних ярусов или субдоминантов, которые были бы сколько-нибудь надежно (с частотой доминирования хотя бы не менее 50 %) связаны с ГД. Такую же картину автор наблюдал и при описании ассоциаций СЗЯМ [Дуленин, 2021]. По пятибалльной шкале верности видов [Миркин и др., 1989] видам описанных ассоциаций следует присвоить 2 балла («виды лишены явно выраженной связи с одним из синтаксонов»). Из сказанного следует, что избранная модель элементарного петерсеновского сообщества, где единственный ГД определяет структуру сообщества, наиболее адекватна для описания растительности района исследований.

Вероятно, это должно означать, что показатели обилия ассоциаций должны создаваться преимущественно за счет ГД. Проверим, так ли это. Действительно, в среднем $\frac{3}{4}$ площади дна в фитоценозах выделенных ассоциаций занято их ГД, что свидетельствует об их успехе в освоении субстрата. Аналогично ГД формируют и почти $\frac{3}{4}$ биомассы фитоценозов (табл. 12).

Таблица 12

Средняя доля ГД в общем обилии ассоциаций СЗОМ, %

Table 12

Mean fraction of the main dominant species in the total abundance of algae associations in the northwestern Okhotsk Sea, %

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

Таким образом, следует констатировать, что фитоценозы ассоциаций растительности СЗОМ действительно представляют собой элементарные петерсеновские сообщества, каждое из которых формируется в пределах АЗ своего ГД.

Из этого следует, что обозначенную в предисловии проблему согласования описаний сообществ, выполненных разными исследователями, и состоящую в выделении произвольного количества доминантов и субдоминантов, легко решить на основании концепции АЗ и модели элементарного петерсеновского сообщества. В этом случае необходимо сравнивать не весь флористический и не весь доминантный состав сообществ, а только их ГД. Однако проверка пригодности такого подхода для других регионов требует отдельного исследования.

Использование концепции АЗ для оценки промысловых ресурсов. Развитие фитоценологических исследований всегда было связано с решением практических задач. Например, по А.П. Шенникову [1964] цель геоботаники — познание закономерностей группирования растений, путей к управлению ими и рациональному их использованию. По Б.А. Быкову [1978] геоботаника — это наука о растительных сообществах, их рациональном использовании и т.д. В обобщениях, посвященных морской растительности, характеристики отдельных сообществ содержат данные, ис-

пользуемые для оценки промысловых ресурсов макрофитов [Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1986]. Это касается и работ по морской растительности Дальнего Востока России [Петров, Поздеев, 1992; Селиванова, 2004; Огородников, 2007; и т.д.]. Однако эти работы не содержат методик пересчета ценотических характеристик в ресурсные.

Между тем то обстоятельство, что на отдельных участках формируются АЗ отдельных видов, означает, что на таких участках показатели обилия этих видов будут максимальными. Ясно, что именно такие участки привлекательны для промысла. Описания сообществ в этом случае будут содержать промысловые характеристики видов. Нужно отметить, что И.В. Волвенко [Volvenko, 2022] полагает, что АЗ промысловых видов не могут быть напрямую использованы для оценки их запасов, однако это справедливо для подвижных пелагических видов, распределение которых он исследовал. В нашем же случае речь идет о неподвижных растениях. Предположим, что именно ГД ассоциаций будут формировать промысловые ресурсы растительности. Тогда площадь, занятая каждой ассоциацией, будет равна площади промысловых поселений вида, а биомасса ГД будет равна его запасу. Для проверки этого предположения сравним оценки запаса макрофитов СЗОМ, выполненные двумя способами — традиционно применяющимся в прогнозах рекомендуемого вылова в районе исследования расчетом по ЧВ и УБМ вида [Дуленин, 2016] и расчетом через площадь АЗ и биомассу ГД (табл. 13). Поскольку добыча макрофитов в СЗОМ в настоящее время отсутствует, все обсуждаемые виды растительности являются потенциально промысловыми, а выделение промысловой части запаса на данном этапе исследований не имеет смысла. *P. laminarioides* в настоящее время является краснокнижным видом [Красная книга..., 2008], однако включена в Красную книгу РФ без учета данных о ее промысловых ресурсах [Гусарова и др., 1993], поэтому автор не стал исключать этот вид из расчетов.

Таблица 13

Сравнение результатов расчета запаса макрофитов СЗОМ разными способами

Table 13

Comparative results of the macrophytes stock assessment in the northwestern Okhotsk Sea by different ways

Расчет по ценотическим характеристикам ассоциаций						Стандартный расчет	
Потенциально промысловые макрофиты — ГД ассоциаций	УБМ ассоциации, средн., кг/м ²	УБМ ГД средн., кг/м ²	Площадь фитоценозов ассоциации, км ²	Фитомасса ассоциации, тыс. т	Фитомасса ГД/запас, тыс. т	Площадь поселений, км ²	Запас, тыс. т
<i>Saccharina latissima</i>	4,15	3,07	13	54	40	30	68
<i>Pseudolessonia laminarioides</i>	4,78	3,08	5	22	14	8	17
<i>Alaria esculenta</i>	3,88	2,98	22	86	66	24	58
<i>Sargassum miyabei</i>	5,53	4,02	16	88	64	15	48
Rhodophyta	3,57	2	8	30	17	28	36
Сумма			64	280	201	105	227

Результаты расчетов вполне ожидаемы. Оценки запасов водорослей в целом сходны и не имеют между собой статистически значимых различий ($p = 0,75$ по критерию Манна-Уитни и $0,99$ по критерию Колмогорова-Смирнова). Существенно — в 2 раза — различаются только оценки запаса красных водорослей. Суммарная величина запаса макрофитов, оцененная двумя способами, весьма сходна (201 и 227 тыс. т). В качестве промысловой части запаса при необходимости могут быть учтены монодоминантные поселения макрофитов.

Различия оценок площади поселений макрофитов более значительны (64 и 105 км²). Однако оценка площади потенциально промысловых поселений макрофитов, полученная ранее применяемым способом, завышена, поскольку общая площадь поселений макрофитов СЗОМ в пределах Хабаровского края оценена лишь в 76 км². Такое завы-

шение связано с тем, что 2 или местами 3 потенциально промысловых вида могут обитать на одной площади и даже образовывать в пределах таких поселений значительные биомассы. Однако промысел (как правило, селективный) на таких участках неудобен. В связи с этим оценка площади потенциально промысловых видов по площади их ассоциаций является более адекватной и избавляет от существенных ошибок учета.

Общую площадь фитоценозов описанных ассоциаций водорослей (64 км²) следует считать оценкой площади, занятой потенциально промысловыми поселениями макрофитов. Общая фитомасса ассоциаций водорослей оценена в 280 тыс. т (табл. 13).

Итак, практический смысл описания сообществ донной морской растительности на основании концепции АЗ состоит в том, что эти описания могут быть напрямую использованы для оценки площади поселений и объема ресурсов макрофитов. Площадь потенциально промысловых поселений макрофитов можно считать равной площади, занимаемой их ассоциациями, а запас — равным биомассе их ГД. Оценка запасов потенциально промысловых макрофитов на основе экосистемных характеристик их ассоциаций придает ресурсным исследованиям естественный экологический смысл.

Итак, концепция АЗ позволяет описывать и классифицировать донные морские сообщества, получать хозяйственно-значимые экосистемные характеристики и оценивать ресурсы растительности, а также рационально проводить природоохранные мероприятия.

Выводы

В качестве методологической основы для описания морских сублиторальных растительных сообществ умеренного пояса удобна концепция адаптивной зоны. Ассоциации сублиторали северо-западной части Охотского моря представляют собой элементарные петерсеновские сообщества, в которых в среднем $\frac{3}{4}$ покрытия дна и биомассы формируются главным доминантом. Проанализированный материал не позволяет выявить ни одного из доминантов подчиненных ярусов или субдоминантов, которые были бы связаны с главным доминантом.

В северо-западной части Охотского моря описано 5 ассоциаций сублиторальной растительности (*Saccharinetum latissimae*, *Pseudolessonietum laminarioidae*, *Alarietum esculentae*, *Sargassetum miyabaeae*, *Zosteretum marinae*) и одна группа ассоциаций красных водорослей, отнесенных к трем классам, трем порядкам и пяти союзам. Концепция адаптивной зоны отвечает принципам редукционизма и позволяет свести к минимуму количество выделенных ассоциаций, которые однозначно опознаются по своим главным доминантам.

Все ассоциации (кроме *Zosteretum marinae*) в районе формируются повсеместно, на большей части обследованного диапазона глубин, в пределах района имеют статистически равномерный характер распределения и формируют 87 % площади растительного покрова. Ценофлоры ассоциаций водорослей бедны: в 5 из 6 из них отмечено по 5–6 видов или многовидовых групп. Помимо недоисследованности нижних ярусов, бедность ценофлорического состава растительности и ценофлор ассоциаций обусловлена суровыми условиями СЗОМ.

Выделенные ассоциации и высшие синтаксоны могут быть встроены в наиболее распространенную флористическую систему синтаксономической классификации. Использование концепции АЗ позволяет решить проблему авторского субъективизма при выделении синтаксонов.

Концепция адаптивной зоны применима для оценки ресурсов потенциально промысловых видов района исследования. Объем запасов потенциально промысловых водорослей СЗОМ оценен в 201 тыс. т на площади 64 км².

Благодарности (ACNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарит С.Д. и А.С. Пономаревых (ХабаровскНИРО) за проведение водолазных съемок в районе исследования и А.В. Скрипцову (ИНЦБМ РАН) за идентификацию водорослей с использованием молекулярно-генетических методов.

The author is thankful to S.D. and A.S. Ponomarev (KhabarovskNIRO) who conducted the diving surveys in the northwestern Okhotsk Sea and to A.V. Skriptsova (Natl. Sci. Center of Marine Biology of Russian Ac. Sci.) for identifying the algae species using molecular genetic techniques.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All acceptable national, institutional and international ethical principles were followed.

The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Арзамасцев И.С., Преображенский Б.В. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. — М. : Наука, 1990. — 224 с.

Афанасьев Д.Ф., Серeda М.М., Абдуллин Ш.Р. Опыт выделения сообществ водорослей-макрофитов прибрежного шельфа российского сектора Черного моря методом эколого-флористической классификации // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. — 2012. — № 2. — С. 61–64.

Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // 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. 37–67.

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

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

Блинова Е.И. Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // Раст. ресурсы. — 1971. — Т. 7, № 2. — С. 252–259.

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

Василевич В.И. Проблема классификации растительности // Ботан. журн. — 2010. — Т. 95, № 9. — С. 1201–1218.

Вейсберг Е.И. Синтаксономический состав сообществ водных макрофитов озер Ильменского заповедника (Челябинская область) // Мат-лы I (VII) Междунар. конф. по вод. макрофитам «Гидробиотаника 2010». — Борок, 2010. — С. 72–73.

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

Возжинская В.Б. Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России (растительность, экология, динамика, продукция) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1996. — 46 с.

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

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

Волвенко И.В. Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 2. Прикладное значение новой концепции на примере фауны дальневосточных морей и северной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196, вып. 1. — С. 219–266. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266.

Галанин Д.А. Сообщества беспозвоночных и водорослей-макрофитов прибрежной зоны Берингова и Охотского морей. Проблемы рационального использования и охраны (на примере Анадырского залива и Тауйской губы) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1999. — 20 с.

Гиляров А.М. Перестройка в экологии: от описания видимого к пониманию скрытого // Вестн. РАН. — 2005. — Т. 75, № 3. — С. 214–223.

Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа южного Сахалина и их распределение // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина. — Л. : Наука, 1985. — С. 4–68. (Исслед. фауны морей; Т. 30(38).)

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

Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф. Водоросли-макрофиты // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9 : Охотское море; вып. 2 : Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеоздат, 1993. — С. 145–154.

Дуленин А.А. О выделении ассоциаций морских донных макрофитов северо-западной части Татарского пролива // Вопр. соврем. альгологии. — 2021. — № 3(27). — С. 1–17. DOI: 10.33624/2311-0147-2021-3(27)-1-17.

Дуленин А.А. Оптимальные способы выделения доминантов подводной растительности на примере северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2020а. — Т. 200, вып. 3. — С. 767–788. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-767-788.

Дуленин А.А. Прибрежье Охотского моря // Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России / под общ. ред. В.Н. Акулина. — Владивосток: ТИНРО, 2020б. — С. 63–82.

Дуленин А.А. Результаты параллельных независимых визуальных оценок проективного покрытия дна при проведении учетной водорослевой съемки // Изв. ТИНРО. — 2020в. — Т. 200, вып. 3. — С. 747–766. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766.

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

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., Диденко Д.С. Количественные закономерности распределения обыкновения на естественных нерестилищах охотской сельди // Тр. ВНИРО. — 2021. — Т. 186. — С. 5–20. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-186-5-20.

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

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

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

Климова А.В. Род *Alaria* Greville (Phaeophyceae, Laminariales) в прикамчатских водах: видовой состав, экология и биология развития : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2018. — 24 с.

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

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

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

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

Колпаков Н.В. Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 428 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / коллектив авторов. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. — 854 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Метод классификации растительности по Браун-Бланке в России // Журн. общ. биол. — 2009. — Т. 70, № 1. — С. 66–77.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности : моногр. — Уфа : АН РБ, Гилем, 2012. — 488 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии : справочное издание. — М. : Наука, 1989. — 223 с.

Несис К.Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2 : Биологическая продуктивность океана. — М. : Наука, 1977. — С. 5–13.

- Огородников В.С.** Вертикальное распределение фитомассы доминирующих видов бурых водорослей в сублиторали о. Парамушир (северные Курильские острова) // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 250–258.
- Огородников В.С.** Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 25 с.
- Огородников В.С.** Особенности распространения и продуктивность фитомассы основных видов бурых водорослей в сублиторали группы островов северной части Курильской гряды // Раст. ресурсы. — 2003. — Т. 39, вып. 1. — С. 12–18.
- Паймеева Л.Г.** Биология *Zostera marina* L. и *Zostera asiatica* Miki Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1984. — 24 с.
- Перестенко Л.П.** Водоросли залива Петра Великого : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 232 с.
- Перестенко Л.П.** Красные водоросли дальневосточных морей России : моногр. — СПб. : Ольга, 1994. — 331 с.
- Перестенко Л.П.** Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки // Бот. журн. — 1997. — Т. 82, № 2. — С. 46–55.
- Перестенко Л.П.** 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 : моногр. — Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1992. — 128 с.
- Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России** : моногр. / под общ. ред. В.Н. Акулина. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — 268 с.
- Селиванова О.Н.** Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2004. — 44 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др.** Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыет (Японское море) // Исслед. фауны морей. — 1967. — Вып. 5(13). — С. 5–61.
- 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. DOI: 10.1134/S0134347518050030.
- Сухин И.Ю.** Сравнительная оценка пищевого спектра черного и серого морских ежей в разные сезоны на экспериментальных полигонах в бухте Прогулочной (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 423–429.
- Суховеева М.В.** 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 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 243 с.
- Терийа Ж.П., Вилнер В., Фернандес-Гонсалес Ф. и др.** Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 4-е изд. // Растительность России. — 2022. — № 44. — С. 3–60. DOI: 10.31111/vegus/2022.44.3.
- Толстикова Н.Е.** Бентосные макрофиты Анадырского залива Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1980. — 23 с.
- Фадеев В.И.** Сообщества макробентоса верхней сублиторали острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. — Владивостоки: ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 18–40.
- Шенников А.П.** Введение в геоботанику : учеб. — Л. : ЛГУ, 1964. — 445 с.
- Щапова Т.Ф.** Литоральная флора материкового побережья Японского моря // Тр. ИОАН СССР. — 1957. — Т. 23. — С. 21–66.
- Ferdouse F., Holdt S.L., Smith R. et al.** The global status of seaweed production, trade and utilization. — Rome : FAO, 2018. — 124 p.
- Mac Monagail M., Cornish L., Morrison L. et al.** Sustainable harvesting of wild seaweed resources // Eur. J. Ecol. — 2018. — Vol. 17, № 4. — P. 371–390.
- McRoy C.P.** The Distribution and Biogeography of *Zostera marina* (Eelgrass) in Alaska // Pacific Science. — 1968. — Vol. 22, № 4. — P. 507–513.
- Miller R.J., Lafferty K.D., Lamy T. et al.** Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering // Proc. R. Soc. — 2018. — Vol. 285(1874): 20172571. DOI: 10.1098/rspb.2017.2571.

Shelamof V., Umanzor S., Layton C. et al. Ecosystem engineering kelp limits recruitment of mussels and microphytobenthic algae // *Mar. Biol.* — 2022. — Vol. 169, № 85. DOI: 10.1007/s00227-022-04072-5.

Short F.T., Coles R.G., Pergent-Martini C. Global seagrass distribution // *Global Seagrass Research Methods.* — Amsterdam : Elsevier Science B.V., 2001. — P. 5–30. DOI: 10.1016/B978-044450891-1/50002-5.

Teagle H., Hawkins S.J., Moore P.J., Smale D.A. The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* — 2017. — Vol. 492. — P. 81–98. DOI: 10.1016/j.jembe.2017.01.017.

Volvenko I.V. The Adaptive Zone: From Evolutionary Biology to Ecology and Biogeography. Review and a Case Study with Examples for Fisheries Science // *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture.* — 2022. — Vol. 30, Iss. 422. — P. 520–541. DOI: 10.1080/23308249.2022.2067741.

References

Arzamastsev, I.S. and Preobrazhensky, B.V., *Atlas podvodnykh landshaftov Yaponskogo morya* (Atlas of Underwater Landscapes in the Sea of Japan), Moscow: Nauka, 1990.

Afanas'yev, D.F., Sereda, M.M., and Abdullin, Sh.R., Attempt of bottom vegetation communities designation by the method of ecology-floristic classification for Russian shelf of the Black Sea, *Izv. vuzov. Severo-Kavkazskiy region. Yestestvennyye nauki*, 2012, no. 2, pp. 61–64.

Bakanov, A.I., Quantitative assessment of dominance in ecological communities, 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. 37–67.

Blinova, Ye.I., Species composition and vertical distribution of seaweeds in the Penzhina Bay (Sea of Okhotsk), *Okeanologiya*, 1968, vol. 2, pp. 279–287.

Blinova, E.I., *Vodorosli-makrofity i travy dal'nevostochnykh morey Rossii (flora, rasprostraneniye, biologiya, zapasy, marikul'tura)* (Algae-macrophytes and herbs of the Far Eastern seas of Russia (flora, distribution, biology, reserves, mariculture)), Moscow: VNIRO, 2014.

Blinova, Ye.I., Main algae of the northeastern part of the Sea of Okhotsk (distribution, ecology, phytomass), *Rastitelnye Resursy*, 1971, vol. 7, no. 2, pp. 252–259.

Bykov, B.A., *Geobotanika* (Geobotany), Alma-Ata: Nauka, KazSSR, 1978.

Vasilevich, V.I., The problem of vegetation classification, *Botan. Zh.*, 2010, vol. 95, no. 9, pp. 1201–1218.

Veysberg, Ye.I., Syntaxonomic composition of aquatic macrophyte communities in the lakes of the Ilmensky Reserve (Chelyabinsk Region), in *Proceedings of the I(VII) International conference on aquatic macrophytes "Hydrobotany 2010"*, Borok, 2010, pp. 72–73.

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

Vozzhinskaya, V.B., Macrophytobenthos of the high-boreal (cold-water temperate) seas of Russia (vegetation, ecology, dynamics, production), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1996.

Vozzhinskaya, V.B. and Selitskaya (Vishnevskaya), N.M., Marine vegetation of the coastal area of Bolshoi Shantar Island (Sea of Okhotsk), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1970, vol. 88, pp. 288–297.

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

Volvenko, I.V., Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 2. Applied value of a new concept on the example of fauna of the Far-Eastern Seas and North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, no. 1, pp. 219–266. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-219-266

Galanin, D.A., Communities of invertebrates and algae of macrophytes in the coastal zone of the Bering and Okhotsk Seas. Problems of rational use and protection (using the example of Anadyr Bay and Tauya Bay, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1999.

Gilyarov, A.M., Restructuring ecology: from describing the visible to understanding the invisible, *Herald Russ. Acad. Sci.*, 2005, vol. 75, no. 3. pp. 214–223.

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

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

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, 1993, iss. 2, pp. 145–154.

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

Dulenin, A.A., Optimal methods for identification of dominants for submerged aquatic vegetation on a case of the northwestern Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 767–788. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-767-788

Dulenin, A.A., Coast of the Sea of Okhotsk, in *Resursy i ratsional'noye ispol'zovaniye morskikh vodorosley i trav dal'nevostochnykh morey Rossii* (Resources and rational use of seaweeds and grasses of the Far Eastern seas of Russia), Akulin, V.N., ed., Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 63–82.

Dulenin, A.A., Results of parallel independent visual evaluation of projective cover of the bottom during macrophyte assesment survey, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 747–766. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766

Dulenin, A.A., Evaluation of resources and use opportunities for algal belt of the Sea of Okhotsk continental coast within Khabarovsk Krai, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2016, no. 37, pp. 39–49.

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. and Didenko, D.S., Quantitative regularities of roe distribution on natural spawning grounds of Okhotsk herring within the macrophyte belt, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 186, pp. 5–20. doi 10.36038/2307-3497-2021-186-5-20

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

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

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

Klimova, A.V., Genus *Alaria* Greville (Phaeophyceae, Laminariales) in Kamchatka waters: species composition, ecology and developmental biology), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2018.

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

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

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

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

Kolpakov, N.V., *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: strukturno-funktsional'naya organizatsiya i bioresursy* (Estuarine Ecosystems of the Northwestern Sea of Japan: Structural and Functional Organization and Bioresources), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018.

Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) (Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)), team of authors, Moscow: KMK, 2008.

Mirkin, B.M. and Naumova, L.G., Braun-Blanquet method of vegetation classification in Russia, *Zh. Obshch. Biol.*, 2009, vol. 70, no. 1, pp. 66–77.

Mirkin, B.M. and Naumova, L.G., *Sovremennoye sostoyaniye osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti* (The current state of the basic concepts of vegetation science), Ufa: AN RB, Gilem, 2012.

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.

Nesis, K.N., General environmental concepts applied to marine communities. Community as a continuum, in *Biologiya okeana. T. 2: Biologicheskaya produktivnost' okeana* (Biology of the Ocean, vol. 2: Biological Capacity of the Ocean), Moscow: Nauka, 1977, pp. 5–13.

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

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

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

Paymeyeva, L.G., Biology of *Zostera marina* L. and *Zostera asiatica* Miki of Primorye, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1984.

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

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

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

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

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

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

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

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

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 (Ussuriysky Bay, Sea of Japan), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 5, pp. 373–382. doi 10.1134/S1063074018050115

Sukhin, I.Yu., Comparative assessment of the food spectrum of black and gray sea urchins in different seasons at experimental sites in the Progulochnaya Bay (Sea of Japan), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 423–429.

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

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

Theurillat, J.-P., Willner, W., Fernández-González, F., Bültmann, H., Čarni, A., Gigante, D., Mucina, L., and Weber, H.E., International Code of Phytosociological Nomenclature, 4th ed., *Applied Vegetation Science*, 2021, vol. 24, iss. 1, e12491. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/avsc.12491>

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

Fadeyev, V.I., Communities of macrophytobenthos of the upper sublittoral of Moneron Island, in *Bentos shel'fa ostrova Moneron* (Benthos of the Moneron Island shelf), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985, pp. 18–40.

- Shennikov, A.P.**, *Vvedeniye v geobotaniku* (Introduction to geobotany), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1964.
- Shchapova, T.F.**, Littoral flora of the continental coast of the Sea of Japan, *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1957, vol. 23, pp. 21–66.
- Ferdouse, F., Holdt, S.L., Smith, R., Murúa, P., and Yang, Zh.**, *The global status of seaweed production, trade and utilization*, Rome: FAO, 2018.
- Mac Monagail, M., Cornish, L., Morrison, L., Dos Santos Fernandes De Araujo, R., and Critchley, A.**, Sustainable harvesting of wild seaweed resources, *European Journal of Phycology*, 2018, vol. 17, no. 4, p. 371–390.
- McRoy, C.P.**, The Distribution and Biogeography of *Zostera marina* (Eelgrass) in Alaska, *Pacific Science*, 1968, vol. 22, no. 4, pp. 507–513.
- Miller, R.J., Lafferty, K.D., Lamy, T., Kui, L., Rassweiler, A., and Reed, D.C.**, Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering, *Proc. R. Soc.*, 2018, vol. 285(1874), 20172571. doi 10.1098/rspb.2017.2571
- Shelamof, V., Umanzor, S., Layton, C., Tatsumi, M., Cameron, M.J., Wright, J.T., and Johnson, C.R.**, Ecosystem engineering kelp limits recruitment of mussels and microphytobenthic algae, *Mar. Biol.*, 2022, vol. 169, no. 85. doi 10.1007/s00227-022-04072-5
- Short, F.T., Coles, R.G., and Pergent-Martini, C.**, Global seagrass distribution, *Global Seagrass Research Methods*, Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2001, pp. 5–30. doi 10.1016/B978-044450891-1/50002-5
- Teagle, H., Hawkins, S.J., Moore, P.J., and Smale, D.A.**, The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2017, vol. 492, pp. 81–98. doi 10.1016/j.jembe.2017.01.017
- Volvenko, I.V.**, The Adaptive Zone: From Evolutionary Biology to Ecology and Biogeography, Review and a Case Study with Examples for Fisheries Science, *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 2022, vol. 30, no. 422, pp. 520–541. doi 10.1080/23308249.2022.2067741
<https://www.algaebase.org>. Cited June 26, 2023.
<https://e-veg.net/synsystem>. Cited June 26, 2023.

Поступила в редакцию 28.08.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

*The article was submitted 28.08.2023; approved after reviewing 10.10.2023;
accepted for publication 30.11.2023*