

УДК 597.5.574.5

СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В ПРИБРЕЖНЫХ ЗАРОСЛЯХ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ПРЕОБЛАДАНИЕМ *ZOSTERA MARINA* И *ULVA FENESTRATA* В ПРОЛИВЕ СТАРКА (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2024 г. А. И. Маркевич¹, *

¹Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН –
ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток

*E-mail: alexmarkfish@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2023 г.

После доработки 27.10.2023 г.

Принята к публикации 31.10.2023 г.

С помощью метода визуальных водолазных учётов приведены результаты оценки видового состава, плотности и особенностей распределения рыб в прибрежных зарослях донной растительности с преобладанием zostеры *Zostera marina* и ульвы *Ulva fenestrata* в мае–сентябре и ноябре 2021 г. Всего зарегистрировано 23 вида рыб, видовое богатство которых увеличивалось с 8–13 видов в мае до максимума (17–18) в конце июня, незначительно снижалось в июле–сентябре и достигало минимума (2–5) в ноябре. Изменения сходной направленности отмечены и в значениях плотности распределения рыб. Разнообразие рыб в зарослях zostеры было выше, чем в зарослях ульвы. Сходство видового состава рыб между двумя исследованными типами зарослей было невысоким (индекс Сёренсена–Чекановского варьировал от 0.32 до 0.44). В целом плотность распределения рыб, за исключением молоди *Opisthocentrus* spp. и *Gymnogobius heptacanthus*, была низка (от 2.4 в зарослях ульвы в ноябре до 112.4 экз/50 м² среди zostеры в июле). Аномально высокая температура воды у дна (> 26°C) в конце июля–начале августа привела к временному избеганию рыбами (кроме *G. heptacanthus*) мелководий с зарослями и уходу их на глубину 3.5–4.5 м, где температура была ниже на 4.0–5.7°C.

Ключевые слова: прибрежное сообщество рыб, сезонное распределение рыб, плотность распределения рыб, *Zostera marina*, *Ulva fenestrata*, температура воды, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875224040047 EDN: EYENOR

Прибрежное мелководье (верхняя часть сублиторали) – одна из самых богатых по разнообразию рыб зона морей умеренных широт. Часть аборигенных видов проводит здесь всю свою жизнь, другие подходят для размножения или откорма, сюда оседают мальки ряда донных и придонных рыб из планктона. Таким образом, мелководье играет довольно важную роль в функционировании прибрежного сообщества рыб.

Распределение рыб в прибрежье исследовали в разных районах Мирового океана. Особенно большое внимание было уделено функционированию сообщества рыб в зарослях морских трав zostер *Zostera* spp. Подробно изучали видовой состав, заселение молодью, трофические отношения и другие аспекты экологии рыб (Hatanaka, Iizuka, 1962a, 1962b; Hattory et al., 1971; Orth, Heck, 1980; Kimura et al., 1983; Hanekom, Baird, 1984; Bell, Pollard, 1989; Ferrell, Bell, 1991; Perry et al.,

2018). Сходные исследования проводили и в зарослях бурых водорослей (Bodkin, 1986; Lubbers et al., 1990; Carr, 1991). Выяснено, что биотопы зарослей весьма богаты и разнообразны по сравнению с монотонными песчаными субстратами, обеспечивают многих рыб, особенно их молодью, большим количеством пищи и убежищ.

В заливе Петра Великого Японского моря эта зона изучена недостаточно подробно, особенно слабо исследовано распределение рыб в водорослях, а также его годовая динамика. Проведённые в заливе визуальные водолазные учёты дали только общее представление о видовом составе и плотности распределения рыб в мелководье, в том числе в зарослях zostеры и водорослей-макрофитов (Маркевич, 2002; Баланов и др., 2010; Гусарова и др., 2012; Маркевич, 2015, 2018). Но все эти работы были ограничены только летним гидрологическим периодом (август–сентябрь).

Более подробно и в разные сезоны года исследована фауна рыб в прибрежье на севере Приморья – в бухтах Киевка (Измятинский, Свиридов, 2000; Измятинский, Басюк, 2005) и Русская (Колпаков, 2004, 2005). Но состав прибрежной ихтиофауны Северного Приморья несколько отличается от такового зал. Петра Великого, кроме того, сбор материала для вышеупомянутых работ проводили сетными орудиями лова, а не с помощью визуальных водолазных учётов, поэтому результаты работ в зал. Петра Великого и на севере Приморья различаются.

Цель настоящей работы – изучить динамику видового состава, плотность и особенности распределения рыб в зарослях донной растительности с преобладанием морской травы zostеры *Z. marina* и зелёной водоросли ульвы *Ulva fenestrata* в северо-западной части зал. Петра Великого в мае–ноябре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в мае–сентябре и ноябре 2021 г. в сублиторали прол. Старка (у о-ва Попова, зал. Петра Великого Японского моря). Количественный учёт рыб и наблюдения за ними проводили методом визуальных водолазных разрезов (трансект), широко применяемым для получения информации без изъятия рыб (Мочек, 1987). В качестве трансекты использовали 30-метровую пластиковую рулетку, которую укладывали на дно при проведении учётов. Последние вели на двух трансектах, проложенных параллельно берегу: в прибрежных зарослях zostеры (1) и ульвы (2).

Трансекта 1 (42°58'14.72" с.ш., 131°44'38.02" в.д.) располагалась в кутовой части небольшой полузакрытой бухты, открытой в северо-восточном направлении. Глубина на трансекте была 1.7–2.5 м, грунт – слабо заиленный песок с примесью гравия, мелких камней и ракуши. Проективное покрытие zostерой дна (здесь и далее – по визуальной оценке) варьировало от 50 до 80% с плотностью произрастания растений 0.4–5.0 экз/м². К сентябрю часть растений погибла: частично отмерла естественным образом, частично была повреждена морскими ежами *Strongylocentrotus intermedius* и *Mesocentrotus nudus* (личные наблюдения автора), поэтому покрытие уменьшилось до 30%. В мае–июне на открытых участках трансекты встречались куртены водорослей десмарестии *Desmarestia viridis* и ульвы, покрывая до 10% площади дна, в июле они исчезли, здесь было также несколько экземпляров *Palmaria stenogona*.

Трансекта 2 (42°58'21.71" с.ш., 131°44'40.13" в.д.) располагалась у берега, открытого к северу и востоку, глубина здесь составляла 1.3–1.8 м, грунт – камни и гравий, глубже – песок. Проективное покрытие ульвой варьировало от 60 до 90%, к ноябрю оно уменьшилось до 20%. В мае и июне на трансекте встречались куртены *D. viridis* и отдельные растения zostеры, *Chorda asiatica*, *Botryocladia wrightii*, *P. stenogona* и *Neorhodomela aculeata*; они покрывали до 15% площади дна, к августу все они исчезли. Общая площадь дна с зарослями была небольшой: zostеры – 5–6 м шириной и 30 м длиной, ульвы – соответственно 3 × 40 м.

Учёт рыб вели в дневное время (11:00–15:00). Наблюдатель в водолажном снаряжении, медленно проплывая над мерной лентой, отмечал на пластиковом планшете видовую принадлежность, число и общую длину (*TL*) всех рыб на трансекте длиной 25.0, шириной 2.0 (50 м²) и высотой толщ воды над дном 1.0 м, а также регистрировал особенности распределения рыб. Прозрачность воды (оценивали визуально) в зарослях zostеры составляла 3–6 м, среди ульвы – 4–10 м, что позволяло уверенно визуально идентифицировать мелких рыб (*TL* < 10 см) с расстояния 0.5–1.0 м.

Молодь опистоцентров *Opisthocentrus* spp. и камбаловых *Pleuronectidae* gen. spp. не разделяли по видам. При учётах регистрировали температуру воды у дна поверженным дайв-компьютером. Все учёты вели по схеме “туда и обратно” в 10-кратной повторности, равномерно в течение календарного месяца. Общее число учётов – 128. После каждого учёта проводили визуальный обзор полосы прилегающего к трансектам дна (до глубины 4.5 м) и учёт там рыб.

Плотность распределения рыб представлена в виде среднего арифметического значения числа экземпляров, вычисленного по всем учётам в течение месяца, на площади дна каждой трансекты (далее в тексте указано только число рыб без приведения учётной площади 50 м²). Для некоторых видов рыб плотность указана отдельно для взрослых и молоди, это вызвано необходимостью показать разницу в значениях. Для оценки сходства видового состава рыб между трансектами были вычислены коэффициенты Сёренсена–Чекановского (K_s) по формуле: $K_s = 2a / (2a + b + c)$, где $2a$ – число общих видов на двух трансектах, b и c – число видов, зарегистрированных соответственно на первой и второй трансектах (Василевич, 1969).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура воды у дна на трансекте 1 в мае составляла 11–13°C (рис. 1). Видовой состав и численность рыб на трансектах за редким исключением были довольно низкими. Так, в зарослях зостеры в мае зарегистрировано 13 видов рыб со средним общим числом 27.5 экз. (рис. 2, табл. 1). Самыми многочисленными были взрослые особи ($TL \geq 60$ мм) большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus* (в среднем 10.4 экз.), которые встречались поодиночке и малыми группами на полянах среди зостеры. У них в мае начался процесс ухаживания перед размножением, часть рыб была ярко окрашена. Вторыми по численности были опистоцен-

тры – взрослые глазчатый *O. ocellatus* и опоясанный *O. zonore*, а также небольшие смешанные группы их молоди TL 35–45 мм (рис. 3а). Все они держались вплотную к кустам зостеры, питаясь у её листьев, но молодь чаще концентрировалась у куртин десмарестии. Иглу-рыбу *Syngnathus schlegeli* (рис. 3б) и бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* регистрировали постоянно, но единично, встречались они как вблизи кустов зостеры и водорослей, так и на открытом грунте. Молодь снежного *Myoxocephalus brandtii* и дальневосточного *M. stelleri* керчаков придерживалась исключительно песчаного грунта, как и молодь камбал. Элегантный *Bero elegans* и серебристый *Argyrocottus zanderi* (рис. 3в) керчаки, толстошипый маслюк *Pholis crassispina* и борода-

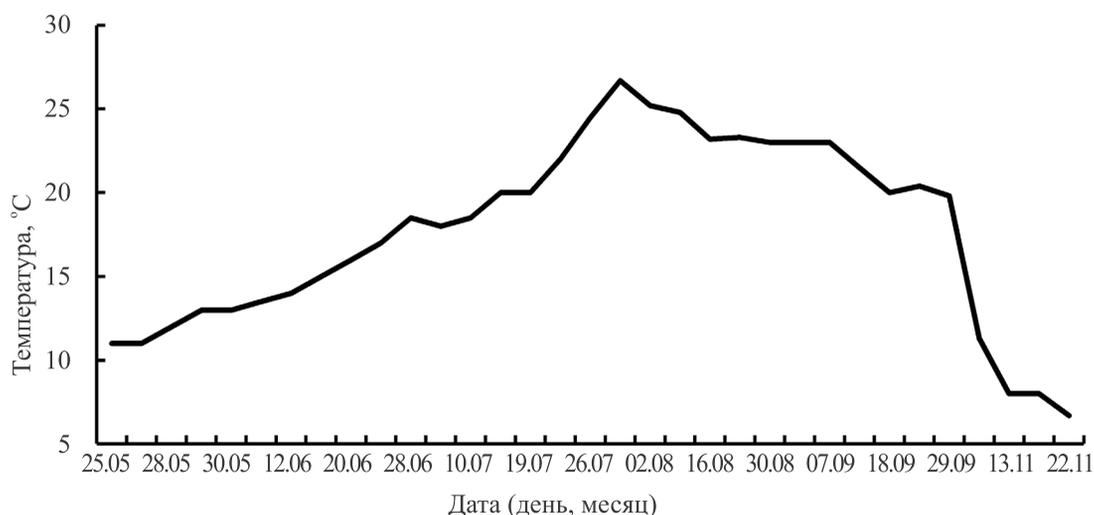


Рис. 1. Температура воды у дна на трансекте в зарослях *Zostera marina* в мае–сентябре и ноябре 2021 г.

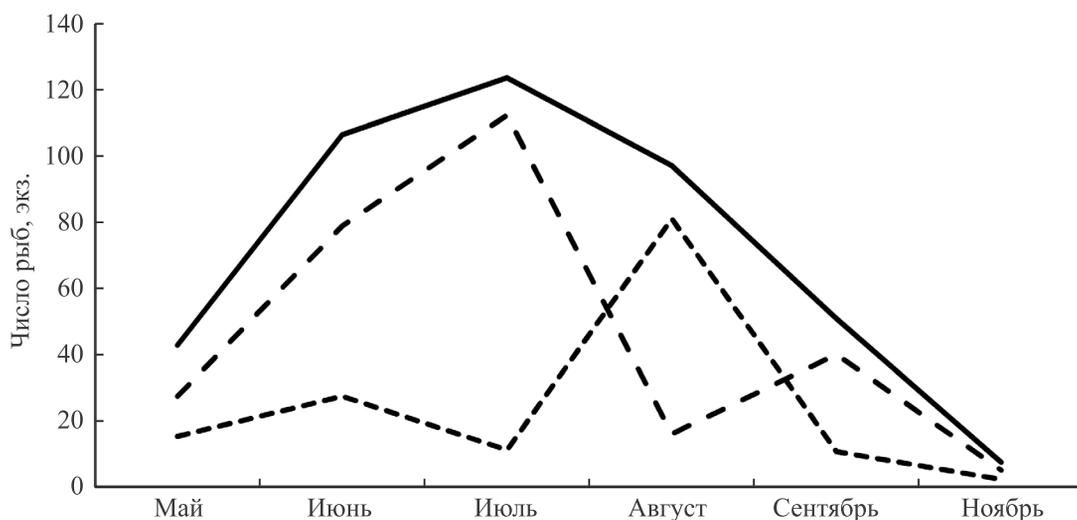


Рис. 2. Сезонное изменение числа рыб на трансектах в 2021 г. в зарослях: (- -) – *Zostera marina*, (---) – *Ulva fenestrata*; (—) – суммарно на двух трансектах.

Таблица 1. Видовой состав и плотность распределения рыб на трансектах у о-ва Попова (зал. Петра Великого Японского моря) в зарослях донной растительности с преобладанием *Zostera marina* (1) и *Ulva fenestrata* (2) в мае–сентябре и ноябре 2021 г., экз/50 м²

Семейство, вид	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Ноябрь	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Osmeridae												
<i>Hypomesus japonicus</i>									32.3			
Нурптычиды												
<i>Hypoptychus dybowskii</i>		4.0	0.2	0.8		0.8*						
Сингнатиды												
<i>Syngnathus schlegeli</i>	1.6		3.8	0.8	1.1	0.3	0.2		0.1	0.2		
Гексаграммиды												
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	1.3	0.9	1.9	2.1	0.8	1.6	0.3	0.1	0.2	0.2		
<i>Pleurogrammus azonus*</i>			0.1	0.2								
Психролутиды												
<i>Radulinopsis derjavini</i>			0.8	0.5	0.1	0.2			0.1			
<i>Gymnocanthus intermedius</i>			1.3	0.6							0.8	0.2
<i>Myoxocephalus stelleri*</i>	0.3		0.3						0.1		0.9	
<i>M. brandtii*</i>	0.4		0.1		0.1				0.1		0.3	
<i>Porocottus allisi</i>		0.3		0.2								
<i>Argyrocottus zanderi</i>	0.6		0.2					0.1	0.1	0.2		
<i>Bero elegans</i>	0.6		0.3	0.1	0.1			0.1	0.2			
Агониды												
<i>Pallasina barbata</i>	0.8	0.4	0.3	0.1	0.1	0.1*						
Неозоарциды												
<i>Neozoarces pulcher*</i>				0.3					0.3			
Стихейиды												
<i>Chirolophis saitonis</i>				0.3		0.2		0.1		0.2		
Опистоцентриды												
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	2.6	1.5	2.8	1.3	1.4	1.1		0.3	0.1	0.1		
<i>O. zonope</i>	2.4	1.6	1.8	8.0	0.9	1.3		0.2	0.1			
<i>O. tenuis</i>		0.5	0.8	0.5	0.2	0.5			0.1			
<i>Opisthocentrus</i> spp.*	5.4		11.0	8.2	1.1	1.3						
<i>Pholidapus dybowskii</i>						0.3						
Фолиды												
<i>Pholis crassispina</i>	0.4		0.3		0.1		0.3	0.1	0.4	0.3		
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i>								0.2		0.1		
Гобииды												
<i>Gymnogobius heptacanthus</i>	10.4	6.2	11.3	3.2	5.3	1.9			5.7	5.5	2.9	2.2
<i>G. heptacanthus*</i>			40.4		100.7	1.6	15.3	79.9		4.0		
Плеуронектиды gen. spp.	0.7		1.3	0.3	0.4	0.1			0.2		0.3	
Всего	27.5	15.4	79.0	27.5	112.4	11.3	16.1	81.1	40.1	10.8	5.2	2.4

Примечание. * Ювенильные особи, все остальные – половозрелые.

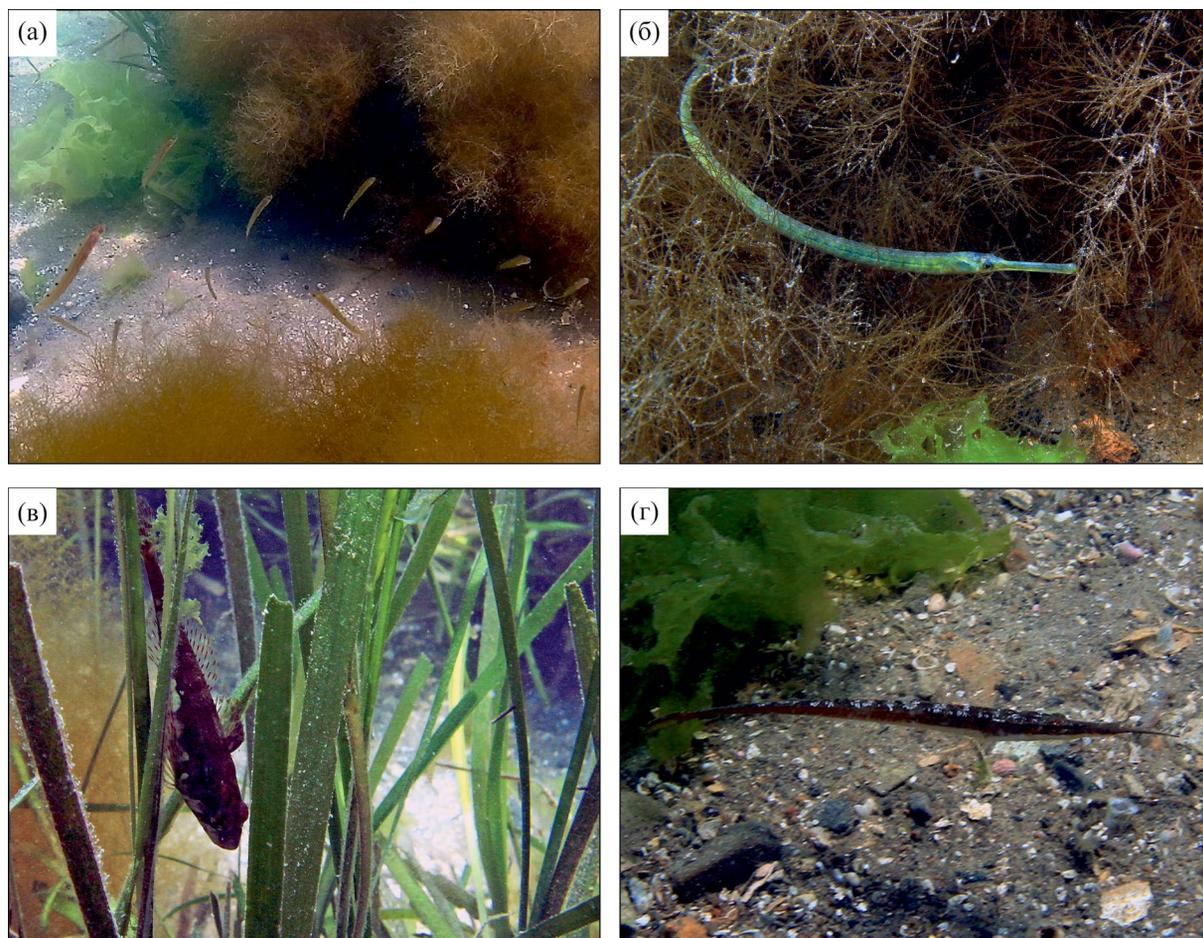


Рис. 3. Рыбы на трансекте в зарослях *Zostera marina*: а – смешанная группа молоди и взрослых *Opisthocentrus* spp., б – *Syngnathus schlegelii*, в – *Argyrocottus zanderi*, г – *Pallasina barbata*. Фото: А.И. Маркевич.

тая лисичка *Pallasina barbata* (рис. 3г) встречались как среди зостеры, так и у отдельных водорослей. Всех этих рыб регистрировали единично и нерегулярно.

Видовой состав рыб на трансекте 2 в мае более беден, зарегистрировано восемь видов (табл. 1). Температура воды здесь постоянно на 0.2–0.4°C ниже, чем в зарослях зостеры. Наиболее часто на этой трансекте встречались взрослые большеглазый бычок (в среднем 6.2 экз.), опоясанный, глазчатый и белоносый *O. tenuis* опистоцентры. Но распределение и поведение этих рыб отличалось от такового на трансекте 1. Бычки не оставались постоянно на каком-либо участке, а плавали, задерживаясь у *Ch. asiatica*. Опистоцентры также перемещались чаще и на большие расстояния, чем на трансекте 1, задерживаясь у десмареции. На трансекте 2 постоянно находился один самец короткопёррой песчанки *Hypoptychus dybowskii*, охраняя потенциально пригодный субстрат для нереста – растение зостеры. При при-

ближении небольших групп беременных самок песчанки и появлении других самцов нередко возникали драки за эту нерестовую территорию. На трансекте также эпизодически появлялись бурый терпуг, бородачатая лисичка и бахромчатый керчак Эллиса *Porocottus allisi*, они укрывались в ульве и других водорослях. Общее число рыб на трансекте в среднем составило 15.4 экз. (рис. 2). Сходство видового состава рыб между трансектами в мае было невысоким, индекс Сёрнсена–Чекановского составил 0.32.

В июне численность и разнообразие рыб на трансектах увеличилось, в зарослях зостеры зарегистрировано 18 видов, среди ульвы – 17. Температура воды в течение месяца выросла с 13 до 18.5°C (рис. 1). На трансекте 1 наиболее многочисленными были большеглазый бычок (молодь TL 20–30 мм и взрослые особи) и молодь опистоцентров – в среднем соответственно 40.4 и 11.3 экз. (табл. 1). Большеглазые бычки в это время нерестились, часто наблюдались драки.

Начали встречаться на песчаных полянах среди zostеры бычок Державина *Radulinopsis derjavini*, промежуточный шлемоносец *Gymnocanthus intermedius*, молодь южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus*, изредка встречались короткопёрая песчанка, белоносый опистоцентр. Увеличилось количество рыб-игл, часто они встречались парами. Помимо взрослых появилась молодь (TL 60–80 мм) бородатой лисички. Другие рыбы сохранили своё присутствие и низкую численность. Большая часть рыб держалась вблизи глубокого края полосы zostеры. Общее число рыб на трансекте с мая увеличилось почти втрое, в среднем до 79.0 экз. (рис. 2).

В зарослях ульвы в июне наиболее многочисленными были взрослые особи опоясанного опистоцентра (в среднем 8.0 экз.) и группы молоди опистоцентров (всего в среднем 8.2 экз.) (табл. 1). Большеглазого бычка было значительно меньше, чем среди zostеры, но встречался он постоянно. Единично начали регистрировать иглу-рыбу, бычка Державина, элегантного и серебристого керчаков, бахромчатого керчака Эллиса, промежуточного шлемоносца, мохнатоголовую собачку Сайто *Chirolophis saitonis*, глазчатого опистоцентра, молодь красивого широкопота *Neozoarces pulcher* и камбал $TL \leq 40$ мм. Короткопёрая песчанка, бурый терпуг, белоносый опистоцентр и другие рыбы, обитавшие в ульве в мае, также остались на трансекте; 09 июня при температуре 16.1°C отмечена откладка икры короткопёрой песчанки на zostере, которую охранял самец. Глубже ульвы, на песчаном грунте до 4.5 м, видовое разнообразие и количество рыб были не ниже, чем на трансекте. Например, у каждой куртины десмарестии размером 0.3 × 0.3 м встречалось от 2 до 12 экз. молоди и 1–3 экз. взрослых опистоцентров. Другие рыбы на открытом песчаном дне встречались редко. Общее число рыб на трансекте с мая увеличилось почти в два раза – в среднем до 27.5 экз. (рис. 2). K_s видового состава между трансектами в июне составил 0.42.

В июле температура воды на трансекте 1 с начала месяца плавно росла с 18.0 до 22°C, а в начале четвёртой недели быстро увеличилась до 24.5–26.7°C (рис. 1). Видовой состав рыб в первой половине месяца и в конце очень сильно различался. В зарослях zostеры зарегистрировано 13 видов. В начале июля появилось много групп молоди большеглазого бычка (всего в среднем 100.7 экз.), но резко снизилось число молоди опистоцентров (табл. 1). Молодь

керчаков и камбал встречалась единично. Большеглазые бычки были самыми многочисленными (5.3 экз.) из взрослых рыб; отмечены бурый терпуг, игла-рыба, опистоцентры, толстошипый маслюк. Исчезли короткопёрая песчанка, молодь однопёрого терпуга и промежуточный шлемоносец. С начала четвёртой недели месяца разнообразие рыб резко снизилось. На трансекте 1 остался только большеглазый бычок (взрослые и молодь), другие рыбы не встречались. Бурый терпуг, опистоцентры, игла-рыба перекочевали на глубину 3.5–4.5 м, температура воды у дна здесь составляла 21–22°C по сравнению с 26.0–26.7°C на трансекте. Однако в среднем за месяц число рыб на трансекте увеличилось с 79.0 до 112.4 экз. (рис. 2).

Характер распределения рыб среди ульвы в июле сходен с таковым в зарослях zostеры, хотя температура воды здесь немного ниже благодаря тому, что часто наблюдалось небольшое волнение и перемешивание вод было больше, чем среди zostеры. Здесь тоже зарегистрировано 13 видов рыб. Исчезла молодь южного однопёрого терпуга. Ушли взрослые песчанки и бородатая лисичка, появилась их молодь. Другие рыбы остались в единичном количестве. Изредка встречался безногий опистоцентр *Pholidapus dybowskii* (табл. 1). Как и на трансекте 1, в последнюю неделю июля все рыбы, кроме одиноких большеглазых бычков, сместились на глубину 3.0–4.5 м, на трансекте 2 температура воды повысилась до 26.2°C. В июле началось разрушение пояса зарослей ульвы из-за естественного отмирания и частого прибойного волнения, начали исчезать другие водоросли. Общее число рыб снизилось в среднем до 11.3 экз. (рис. 2). K_s между видовыми составами рыб на трансектах увеличился до 0.44.

Первую неделю августа температура воды держалась около 25–26°C, затем постепенно снизилась к концу месяца до 23.0°C (рис. 1). Разнообразие рыб немного возросло по сравнению с концом июля, на трансекте 1 зарегистрировано четыре вида. Самой многочисленной осталась молодь большеглазого бычка, но её численность упала в среднем до 15.3 экз. (табл. 1), взрослых рыб на трансекте не было. Отмечены редкие встречи иглы-рыбы, бурого терпуга и толстошипного маслюка. На трансекте 2 разнообразие рыб было значительно больше – девять видов. Наиболее многочисленна здесь тоже была молодь большеглазого бычка – 79.9 экз., взрослые особи не встречались. Эпизодически реги-

стрировали взрослых глазчатого и опоясанного опистоцентров, бурого терпуга, серебристого и элегантного керчаков, толстошипного маслюка, мохнатоголовую собачку Сайто. Впервые встречен длиннобрюхий маслюк *Rhodymenichthys dolichogaster*. Заросли ульвы и другие водоросли очень сильно поредели. Число рыб в зарослях зостеры сильно упало — до 16.1 экз., в ульве, наоборот, резко увеличилось до 81.1 экз. (рис. 2) за счёт групп молоди большеглазого бычка. K_s видового состава рыб между трансектами в августе снизился до 0.32.

В сентябре температура воды плавно снижалась с 23.0 до 19.8°C (рис. 1). Разнообразие рыб на трансекте 1 увеличилось до 15 видов, несмотря на то что заросли зостеры исчезли наполовину. Снова появились три вида опистоцентров, игла-рыба, бурый терпуг, керчаки, маслюк, молодь камбал, но все они встречались единично и нерегулярно. Постоянно держались на трансекте большеглазые бычки (5.7 экз.), иногда проплывали группы морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (всего в среднем 32.3 экз.) (табл. 1). На трансекте 2 отмечено восемь видов рыб, из которых глазчатый опистоцентр, бурый терпуг, маслюки, серебристый керчак и собачка Сайто встречались одиночно и эпизодически. Как и на трансекте 1, больше всех было большеглазых бычков (5.5 экз.) и их молоди (4.0 экз), причём появилась молодь TL 20 мм. Покрытие дна ульвой уменьшилось на 1/3 за счёт того, что края талломов растений сильно обтрепались волнами. Число рыб среди зостеры снова стало больше (40.1 экз.), чем в ульве (10.8) (рис. 2). Коэффициент Сёренсена–Чекановского составил 0.33.

В ноябре температура воды продолжила снижаться на трансекте 1 — с 11.3 до 6.7°C (рис. 1). От зарослей зостеры остались только корневища. Разнообразие рыб упало до пяти видов. Появилась малочисленная молодь камбал, снежного и дальневосточного керчаков, промежуточный шлемоносец — все встречались непостоянно и единично. Немногим больше было большеглазых бычков (2.9 экз.), которые активно использовали норы в песке, уходя от опасности. В ульве, от которой остался десяток сильно повреждённых растений, встречались два вида рыб — проплывающие большеглазые бычки (2.2 экз.) и (редко) промежуточный шлемоносец. Общее среднее число рыб упало до минимума: 5.2 экз. в зарослях зостеры, 2.4 — среди ульвы (рис. 2, табл. 1). K_s между ихтиофаунами трансект составил 0.36. Видовой состав и плотность

распределения рыб на трансектах с растениями и прилегающей полосе песчаного дна стали практически одинаковыми.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые исследования показали, что видовой состав рыб на мелководье прол. Старка у о-ва Попова насчитывает 23 вида (табл. 1). Это число меньше видового богатства рыб в более разнообразных биотопах у о-ва Фуругельма (34 вида), зафиксированных водолазными учёными летом (Маркевич, 2002), и в бух. Средняя (30) (Баланов и др., 2010). Относительная бедность состава рыб на изученных в настоящей работе трансектах вполне объяснима их мелководностью и отсутствием поблизости объёмного каменистого субстрата, который предпочитают, например, взрослые морские окуни рода *Sebastes* (Маркевич, 2002). Молодь окуней удаляется на небольшие расстояния от мест обитания взрослых, обычно заселяя заросли макрофитов (Bodkin, 1986; Carr, 1991) и морских трав (Маркевич, 2019), поэтому их нет на трансектах в прол. Старка. Восточный *S. taczanowskii*, тёмный *S. schlegelii* морские окуни, как и батимастер Дерюгина *Bathymaster derjugini* зарегистрированы, например, на трансектах с каменистым грунтом о-вов Рейнеке (Гусарова и др., 2012) и Попова (Маркевич, 2015) (табл. 2).

В 2012 г. видовое богатство рыб у о-ва Фуругельма тоже снизилось до 23 видов, в 2014 г. — до 17 видов, а у южной части о-ва Попова в 2015 г. на двух трансектах с преобладанием зостеры (Маркевич, 2015) и у юго-западного побережья зал. Петра Великого в 2014 г. на трансекте с зостерой (Маркевич, 2018) ещё значительно — соответственно до 14, 11 и 8 видов (табл. 2). В более разнообразных растительных биотопах у о-ва Рейнеке отмечено близкое число видов — 15 (Гусарова и др., 2012). Немногим большее число учтённых видов рыб в настоящем исследовании объяснимо именно широким периодом (с мая по ноябрь) учётов. Наибольшее видовое богатство рыб побережья зарегистрировано в период максимального обычного прогрева вод, со второй половины июля до второй половины сентября, в прол. Старка оно достигло 15 видов. Этот эффект для бореальных рыб описан ранее и отмечен неоднократно (Hattory et al., 1971; Orth, Heck, 1980; Lubbers et al., 1990; Колпаков, 2005). Но в прол. Старка наибольшее разнообразие рыб отмечено в июне (среди зостеры — 18, в зарослях ульвы — 17 видов). Это объясняется тем, что холодноводные виды

Таблица 2. Видовой состав и плотность распределения рыб на трансектах в зарослях донной растительности у о-вов Попова, Рейнеке и в бух. Пемзоя (зал. Петра Великого Японского моря) в августе, экз/50 м²

Вид	О. Попова				О. Рейнеке, 2008 г. ³		Бух. Пемзоя, 2014 г. ⁴
	2021 г. ¹		2015 г. ²				
	Номер трансекты (полигона)						
	1	2	1	3	1	5	2
<i>Hypomesus japonicus</i>			2.5	12.4	85.0		36.9
<i>Eleginus gracilis</i>				0.4		1.0	
<i>Hypoptychus dybowskii</i>						90.0	
<i>Syngnathus schlegeli</i>	0.2						0.2
<i>Sebastes taczanowskii</i>			2.1	1.0			
<i>S. schlegelii</i>			0.3		0.5		0.1
<i>S. trivittatus</i>			0.5				
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	0.3	0.1	0.5		1.0	2.5	0.8
<i>H. octogrammus</i> × <i>H. otakii</i>			0.3				
<i>Myoxocephalus stelleri</i>					12.5	0.5	
<i>Argyrocottus zanderi</i>		0.1					
<i>Porocottus japonicus</i>						0.5	
<i>P. allisi</i>			0.3				
<i>Bero elegans</i>		0.1					
<i>Neozarces pulcher</i>							0.2
<i>Chirolophis saitonis</i>		0.1		0.5			
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>		0.3	0.7	1.2		100.0*	0.2
<i>O. zonope</i>		0.2	1.3	0.7			0.8
<i>O. tenuis</i>			0.5	1.8			0.5
<i>Pholidapus dybowskii</i>						6.0	
<i>Ernogrammus hexagrammus</i>			0.3				
<i>Pholis crassisпина</i>	0.3	0.1	0.2				
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i>		0.2	0.4	0.3			
<i>Gymnogobius heptacanthus</i>	15.3	79.9	17.2	10.3			
Pleuronectidae gen. spp.				1.0			
<i>Takifugu alboplumbeus</i> (= <i>niphobles</i>)				0.3			
Всего	16.1	81.1	27.1	29.9	99.0	200.5*	39.7
Число видов	4	9	14	11	4	7	8

Примечание. Источники информации: ¹ настоящая работа, табл. 1; ² Маркевич, 2015; ³ Гусарова и др., 2012; ⁴ Маркевич, 2018. Данные по плотности распределения рыб из трёх последних работ пересчитаны на 50 м²; * некорректные данные (см. комментарий в тексте).

ещё не успели откочевать с мелководья, а тепловодные уже подошли к нему.

В августе вместе с повышением температуры воды начинается деградация многих водорослей, поэтому на распределение рыб два основных фактора (температура и наличие зарослей) влияют разнонаправленно: повышение температуры благоприятно для появления тепловодных видов, а уменьшение богатства за-

рослей ограничивает разнообразие подводных ландшафтов. К тому же холодноводные виды (короткопёрая песчанка, молодь керчаков, промежуточный шлемоносец и другие) откочёвывают на большие глубины. Следует отметить, что лето 2021 г. было аномальным по температурным условиям. Обычно в зал. Петра Великого максимальные значения температуры воды не превышают 22–24°C (Мороз, Винокурова, 2000;

Измятинский, Басюк, 2005; Данченков, 2021). Но в конце июля—начале августа 2021 г. максимальная температура поверхности воды на некоторых участках побережья залива достигала необычно высоких значений: 27–28°C (Погода для туристов¹; Зуенко и др., 2022). Это повлияло на распределение большинства рыб в зарослях растений: они сместились на глубину до 4.5 м, избегая такой высокой температуры. Толерантным к высокой температуре оказался только большеглазый бычок, численность которого на мелководье не снизилась, а выросла. После возвращения температуры воды к норме в середине августа резидентные рыбы вернулись в заросли.

Индекс сходства видового состава рыб в зарослях zostеры и ульвы с весны до осени был низким, постепенно повышаясь от мая (0.32) к июлю и снижаясь к ноябрю: 0.42 и 0.44 соответственно в июне и июле, падает до 0.32 в августе и 0.33 в сентябре, немного повышаясь в ноябре (0.36). Такое невысокое сходство между двумя близко расположенными биотопами вполне объяснимо общим низким уровнем разнообразия рыб, при котором расхождение даже в один–три вида даёт заметную разницу в величине индекса Сёренсена–Чекановского.

Оценивая разнообразие и плотность распределения рыб в зарослях в прол. Старка со сведениями, полученными в близких по растительному ландшафту районах побережья зал. Петра Великого – у о-вов Рейнеке (Гусарова и др., 2012), Попова (м. Ликандера) (Маркевич, 2015) и в бух. Пемзовая (Маркевич, 2018), следует отметить, что между этими наблюдениями есть как сходства, так и различия. Во всех этих местообитаниях одними из часто встречающихся рыб были бурый терпуг, опистоцентры, мелкие керчаки, морская малоротая корюшка, короткопёрая песчанка. Но у о-ва Рейнеке зарегистрированы мелкочешуйная краснопёрка *Pseudaspius* (= *Tribolodon*) *brandtii* и дальневосточная навага *Eleginus gracilis* (Гусарова и др., 2012), которые не были отмечены в прол. Старка. Это объясняется подвижностью этих рыб, которые обычно активно перемещаются вдоль побережий. Ранее у о-ва Попова в смешанном песчаном биотопе zostеры, ульвы, *Ch. asiatica* и *Codium yezoense* (трансекта 3) навага встречалась (Маркевич, 2015) (табл. 2).

Наибольшее видовое богатство рыб в августе отмечено в зарослях растительности у п-ова Ли-

кандера о-ва Попова на трансектах 1 и 3 – соответственно 14 и 11 видов (табл. 2). Объясняется это тем, что на части этих трансект кроме зарослей zostеры, *Ch. asiatica* и других водорослей на песке есть каменистый субстрат, предпочитаемый некоторыми рыбами. Но у о-ва Рейнеке на каменистом полигоне 1 площадью 150 м² с большим разнообразием растительности (zostера, ульва и ещё 12 видов водорослей) отмечено всего лишь четыре вида рыб (Гусарова и др., 2012), один из которых кочующая малоротая корюшка. На других трансектах в августе отмечен сходный уровень видового богатства рыб: от пяти видов в зарослях zostеры прол. Старка до семи в зарослях полигона 5 у о-ва Рейнеке с богатым, но мозаичным разнообразием водорослей (29 видов) и морских трав (три вида) на каменистом и песчаном дне (площадь 250 м²).

В бух. Пемзовая отмечено восемь видов рыб на песке с камнями и ульвой, *Phyllospadix iwatensis* и *Stephanocystis* (= *Cystoseira*) *crassipes* и девять среди ульвы в прол. Старка (табл. 2). По результатам работ у о-ва Рейнеке авторы (Гусарова и др., 2012) сделали вывод о том, что видовое богатство рыб, обитающих здесь, прямо зависит от разнообразия растительности и площади, занятой ею. Они также заключили, что характер распределения рыб, а также распределение особей разных размерных групп некоторых видов были связаны с видовым составом и структурой зарослей.

Работа в прол. Старка у о-ва Попова в общем подтверждает этот вывод. Только самым важным фактором здесь является различие в объёмной структуре зарослей, что и отразилось на составе и количестве рыб. Заросли zostеры в целом немного богаче видами рыб, чем ульва, потому что имеют более сложно структурированный, объёмный вид, предпочитаемый рыбами (Мочек, 1987; Михеев, 2006; Ambo-Rappe et al., 2013). Высота кустов zostеры превышала 1.0 м, что позволяло опистоцентрам, серебристому и элегантному керчакам, игле-рыбе, бородатой лисичке, бурому терпугу подниматься в толщу воды здесь для поиска корма, заметно не демаскируя себя. Группы большеглазого бычка даже плавали над зарослями травы, выискивая корм. Зостера более богата беспозвоночными животными, которые являются для рыб кормом (Кафанов, Лысенко, 1988). В ульве, высота зарослей которой не превышала 0.3 м, почти все встреченные рыбы располагались у дна, потому что они реже добывали корм, которого здесь значительно меньше. Это отражается на общем количестве

¹ https://pogoda.turtella.ru/russia/vladivostok/sea_temperature.
Version 05/2022.

рыб на трансектах: постоянно, исключая август, в зарослях zostеры рыб больше, чем среди ульвы (табл. 1, рис. 2). В августе в зарослях ульвы рыб стало больше за счёт проплывающих групп молоди большеглазого бычка, которые из мест нереста в zostере начали распределяться вдоль всего побережья. Осенью после сильного разрушения зарослей (и zostеры, и ульвы) заметно уменьшились разнообразие и количество рыб в них. В это же время опистоцентры, маслюки, широкоорот постепенно ушли на каменистые грунты для размножения, а большеглазый бычок распределился по песчаному дну вблизи нор, в которых он проводит зимовку.

Несмотря на большее разнообразие донных оседлых рыб, по данным предыдущих исследований, основную долю в общей численности рыб в биотопах с растительностью составляют кочующие стайные рыбы (табл. 1, 2): морская малоротая корюшка (трансекта 3 у м. Ликандера о-ва Попова, полигон 1 у о-ва Рейнеке, бух. Пемзоя, трансекта 1 в прол. Старка в сентябре) и короткопёрая песчанка (полигон 5 у о-ва Рейнеке). Поэтому Гусарова с соавторами (2012. С. 36) отмечают, что “общая численность рыб не зависела от типа грунта и структуры растительности”. Результаты настоящей работы демонстрируют иную картину: в зарослях растений в прол. Старка морская малоротая корюшка и короткопёрая песчанка очень редки. Здесь роль доминирующего по численности вида играет оседлый большеглазый бычок, явно предпочитающий обитать на песчаном грунте и среди zostеры.

Следует отметить, что представление данных по плотности распределения рыб, использованное в работе Гусаровой с соавторами (2012) — число особей на единицу площади дна (экз/м²), неточно отражает общее количество рыб одного вида на всём полигоне, так как они распределены мозаично, а конкретную площадь распределения вида авторы не указывают. Поэтому при пересчёте плотности на площадь дна полигона получаются частично завышенные данные (табл. 2). Тем не менее, они дают общее представление об уровне численности рыб в зарослях растительности у о-ва Рейнеке.

Основную постоянную часть видового состава рыб на мелководье и в зал. Петра Великого (Вдовин, 1996; Измятинский, 2000; собственные данные), и на севере Приморья (Колпаков, 2004) составляют мелкие оседлые рыбы: опистоцентровые (Opisthocentridae), стихеевые (Stichaeidae), психролютовые (Psychrolutidae), бычковые

(Gobiidae), маслюковые (Pholidae), бельдюговые (Zoarcidae), камбаловые. Самыми многочисленными в зарослях zostеры и ульвы о-ва Попова в 2021 г. были бычковые (69.1% общего количества зарегистрированных рыб) и опистоцентровые (13.4%). Численность рыб других таксономических групп была значительно меньше: корюшковых (Osmeridae) — 7.5%, терпуговых (Hexagrammidae) — 2.3%, психролютовых — 2.4%, игловых (Syngnathidae) — 1.9%, короткопёрых песчанок (Hyporptychidae) — 1.4%. Рыбы других групп составляли <1% общего количества. Из мигрирующих самыми массовыми на трансектах были короткопёрая песчанка и морская малоротая корюшка, которые подходят ближе к берегу весной и осенью у всего побережья Приморья (Измятинский, Свиридов, 2000; Колпаков, 2004). Только весной и осенью при температуре воды < 15°C на трансектах встречены бородатая лисичка, промежуточный шлемоносец и бычок Державина, при повышении температуры они уходят на большую глубину.

Как было указано выше, наибольшее количество рыб на трансектах отмечено в июле, в его первой половине (рис. 2). Но эта численность обеспечивается мелкими видами рыб, в подавляющем числе большеглазым бычком и опистоцентрами, поэтому общая биомасса рыб тоже незначительна: при максимуме численности 112.4 экз. в июле в zostере (табл. 1) она составляет лишь 1.3 г/м², это значение существенно ниже по сравнению с самым бедным скальным биотопом у о-ва Фуругельма — 6.4 г/м² (Маркевич, 2002). При минимальной средней численности рыб (2.4 экз., ноябрь, ульва) биомасса составляет ничтожные 0.08 г/м². Это несравнимо с высокими показателями биомассы рыб, зарегистрированных в прибрежье бух. Русская, где часто встречались крупные особи: взрослые камбалы, навага, керчаки, лобан *Mugil cephalus*, морская малоротая корюшка и другие рыбы (Колпаков, 2005). На трансектах в прол. Старка в 2021 г. встречалась только молодь крупных видов керчаков и камбал, хотя в прежние годы изредка здесь отмечали и взрослых рыб (личные наблюдения автора). Почти все обитающие на трансектах рыбы используют заросли zostеры в основном как кормовые местообитания. Такая основная роль зарослей была отмечена во многих работах (Hatanaka, Iizuka, 1962a; Orth, Heck, 1980; Bell, Pollard, 1989; Lubbers et al., 1990). Это подтверждено и наблюдениями в настоящей работе: основными обитателями зарослей являлись молодь опистоцентров

и большеглазого бычка, бородатой лисички, керчаков, которые на протяжении 1–2 мес. постоянно находились вблизи растительности, находя здесь корм. В меньшей степени рыбы использовали заросли в качестве убежищ. Активно предпочитали заросли (в равной степени zostеру или десмарестию) только группы молоди опистоцентров, подобное было отмечено ранее в бух. Петра Великого (Галеев и др., 2015). Ульву, как убежища, опистоцентры не использовали. Другие рыбы при опасности (наблюдатель) полагались либо на камуфляжную окраску, оставаясь на месте, либо активно уплывали. Характерной особенностью всех зарослей являлось то, что здесь ярко проявлялся краевой эффект (Bell, Pollard, 1989; Михеев, 2006): рыбы использовали преимущественно не глубинные, плотные участки зарослей, а зоны раздела заросли – песок (камни), поэтому нередко плотности распределения рыб на полосе песка в 1–3 м от зарослей были близки, такое поведение было отмечено и ранее (Heck et al., 1989, Ferrell, Bell, 1991, Маркевич, 2018).

Редко рыбы использовали заросли zostеры и ульвы в качестве нерестовых субстратов. Размножались здесь только большеглазый бычок, который откладывал икру в норы в песке (Маркевич, 2020), и короткопёрная песчанка, которая использовала в качестве нерестового субстрата zostеру, что является необычным для этой рыбы. Обычный нерестовый субстрат для неё – саргассовые водоросли у побережья Хоккайдо *Sargassum horneri*, *Stephanocystis* (= *Cystoseira*) *hakodatensis* (Akagawa, Okiyama, 1993). Большеглазый бычок, вероятно, повторно нерестился в августе, так как в сентябре были отмечены как группы подростовой молоди *TL* 40–50 мм, так и особи меньших размеров (*TL* 20 мм).

В заключение следует особо отметить, что видовой состав, плотность и характер распределения рыб в прибрежных зарослях zostеры и водорослей полностью зависят от обилия последних. Повсеместное уменьшение площади подводных лугов zostеры в Мировом океане, широкомасштабное или локальное (Rock, Dagu, 2021; Sudo et al., 2021), может привести к заметному обеднению прибрежной ихтиофауны (Inoue et al., 2021) и потере значения мелководий с зарослями морских трав и водорослей как нерестовых и выростных участков для многих рыб. Такое неблагоприятное развитие событий прослеживается и в зал. Петра Великого Японского моря. Другая негативная тенденция заключается в увеличе-

нии температуры воды в прибрежье летом выше нормы, из-за чего наблюдается временный уход некоторых оседлых видов рыб с мелководья.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А.А. Кепелю (ННЦМБ ДВО РАН) за определение водорослей-макрофитов и помощь в редактировании рисунков. Благодарю также трёх анонимных рецензентов и П.И. Кириллова (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания, высказанные в ходе доработки рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного центра морской биологии ДВО РАН (государственное задание № 1021062912502–3, тема “Биоразнообразии Мирового океана: таксономия, штрих-кодирование, филогенетика, репродуктивная и эволюционная биология, биогеография”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Епур И.В., Земнухов В.В., Маркевич А.И. 2010. Состав и сезонная динамика видового обилия ихтиоценоза бухты Средней (зал. Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 158–171.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 232 с.
- Вдовин А.Н. 1996. Состав и биомасса рыб Амурского залива // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 72–87.
- Галеев А.И., Баланов А.А., Маркевич А.И., Некрасов Д.А. 2015. Использование молодью *Opisthocentrus* spp. (Stichaeidae) бурой водоросли *Desmarestia viridis* (Desmarestiaceae) в качестве убежища // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 110–113.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215010051>
- Гусарова И.С., Колпаков Н.В., Кулепанов В.Н. 2012. Распределение растительности и рыб на мелководье острова Рейнеке (залив Петра Великого) в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 26–39.
- Данченков М.А. 2021. Структура вод залива Петра Великого // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 156. С. 6–34.
- Зуенко Ю.И., Никитин А.А., Фигуркин А.Л., Матвеев В.И. 2022. Жаркое лето 2021 года в Приморье: маркультурные аспекты // Тез. докл. Всерос. конф. “Морская биология в 21 веке: систематика, генетика, экология морских организмов”. Владивосток: Изд-во ННЦМБ ДВО РАН. С. 145–146.
- Измятинский Д.В. 2000. Количественная оценка ихтиофауны Уссурийского залива // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 149–160.
- Измятинский Д.В., Басюк Е.О. 2005. Особенности ихтиофауны в разных районах восточной части залива Петра Великого (Японское море) в период ги-

- дрологического лета // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 2. С. 180–187.
- Измятинский Д.В., Свиридов В.В.* 2000. Некоторые аспекты изменчивости ихтиофауны бухты Киевка (Японское море) в осенний период // *Изв. ТИНРО*. Т. 127. Ч. 1. С. 161–165.
- Кафанов А.И., Лысенко В.Н.* 1988. Биология морской травы *Zostera marina* // *Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина*. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 93–113.
- Колпаков Н.В.* 2004. Ихтиоцен прибрежных вод Северного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость. I. Видовой состав // *Изв. ТИНРО*. Т. 136. С. 3–40.
- Колпаков Н.В.* 2005. Разнообразие и сезонная динамика ихтиоценоза циркумлиторали бухты Русская (Северное Приморье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 6. С. 782–791.
- Маркевич А.И.* 2002. Распределение рыб в прибрежных биотопах бухты Западной острова Фуругельма: изменения с 1991 по 1996 годы // *Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной*. Т. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 137–148.
- Маркевич А.И.* 2015. Мониторинг рыб Дальневосточного морского заповедника // *Биота и среда заповедников Дальнего Востока*. № 5. С. 46–55.
- Маркевич А.И.* 2018. Мониторинг рыб прибрежных биотопов южного участка Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого Японского моря) // *Изв. ТИНРО*. Т. 192. С. 37–46. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-37-46>
- Маркевич А.И.* 2019. Пространственное распределение и динамика численности морских окуней рода *Sebastes* в Дальневосточном морском заповеднике // *Биота и среда заповедных территорий*. № 3. С. 78–94. <https://doi.org/10.25808/26186764.2019.18.3.006>
- Маркевич А.И.* 2020. Ведущая роль самок большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus* (Gobiidae) в преднерестовом поведении // *Вопр. ихтиологии*. Т. 60. № 4. С. 488–494. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040141>
- Михеев В.Н.* 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 192 с.
- Мороз И.Ф., Винокурова Т.Т.* 2000. Некоторые черты пространственно-временной изменчивости температуры шельфовых вод Приморья // *Изв. ТИНРО*. Т. 127. С. 89–99.
- Мочек А.Д.* 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. М.: Наука, 272 с.
- Akagawa I., Okiyama M.* 1993. Alternative male mating tactics in *Hypoptychus dybowskii* (Gasterosteiformes): territoriality, body size and nuptial coloration // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 40. № 3. P. 343–350. <https://doi.org/10.11369/JJI1950.40.343>
- Ambo-Rappe R., Nessa M.N., Latuconsina H., Lajus D.L.* 2013. Relationship between the tropical seagrass bed characteristics and the structure of the associated fish community // *Open J. Ecol.* V. 3. № 5. P. 331–342. <https://doi.org/10.4236/oje.2013.35038>
- Bell J.D., Pollard D.A.* 1989. Ecology of fish assemblages and fisheries associated with seagrasses // *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Amsterdam; N. Y.: Elsevier. P. 565–609.
- Bodkin J.L.* 1986. Fish assemblages in *Macrocystis* and *Nereocystis* kelp forests off central California // *Fish. Bull.* V. 84. № 4. P. 799–808.
- Carr M.H.* 1991. Habitat selection and recruitment of an assemblage of temperate zone reef fishes // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 146. № 1. P. 113–137. [https://doi.org/10.1016/0022-098\(91\)90257-W](https://doi.org/10.1016/0022-098(91)90257-W)
- Ferrell D.J., Bell J.D.* 1991. Differences among assemblages of fish associated with *Zostera capricorni* and bare sand over a large spatial scale // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 72. № 1–2. P. 15–24. <https://doi.org/10.3354/meps072015>
- Hanekom N., Baird D.* 1984. Fish community structures in *Zostera* and non-*Zostera* regions of the Kromme estuary, St Francis Bay // *S. Afr. J. Zool.* V. 19 № 4. P. 295–301. <https://doi.org/10.1080/02541858.1984.11447897>
- Hatanaka M., Iizuka K.* 1962a. Studies on the fish community of the *Zostera* area. I. The ecological order for feeding in the fish group related to the dominant species // *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* V. 28. № 1. P. 5–16. <https://doi.org/10.2331/suisan.28.5>
- Hatanaka M., Iizuka K.* 1962b. Studies on the fish community in the *Zostera* area. II. Trophic order in a fish group living outside of the *Zostera* area // *Ibid.* V. 28. № 2. P. 155–161. <https://doi.org/10.2331/suisan.28.155>
- Hattory M., Matsubara S., Fukuda T. et al.* 1971. Comparative study of fish found among three *Zostera* belts of Ushimado Region Okayama Prefecture: seasonal fluctuation of fish and important crustacea in the catch of beach seine // *Bull. Fish. Exp. Stn. Okayama Prefect.* № 3. P. 223–257.
- Heck K.L., Able K.W., Fahay M.P., Roman C.T.* 1989. Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: species composition, seasonal abundance patterns and comparison with unvegetated substrates // *Estuaries.* V. 12. № 2. P. 59–65. <https://doi.org/10.2307/1351497>
- Inoue H., Mizutani A., Nanjo K. et al.* 2021. Fish assemblage structure response to seagrass bed degradation due to overgrazing by the green sea turtle *Chelonia mydas* at Iriomote Island, southern Japan // *Ichthyol. Res.* V. 68. P. 111–125. <https://doi.org/10.1007/s10228-020-00775-1>

- Kimura S., Nakamura Y., Aritaki M. et al. 1983. Ecological studies on fishes of the *Zostera* bed at the mouth of Ago bay, Mie prefecture. I. Fish fauna and its seasonal change // Bull. Fac. Fish. Mie Univ. № 10. P. 71–93.
- Lubbers L., Boynton W.R., Kemp W.M. 1990. Variations in structure of estuarine fish communities in relation to abundance of submersed vascular plants // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 65. № 1. P. 1–14.
https://doi.org/10.3354/MEPS065001
- Orth R.J., Heck K.L. 1980. Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake bay — Fishes // Estuaries. V. 3. № 4. P. 278–288.
https://doi.org/10.2307/1352083
- Perry D., Staveley T.A.B., Gullström M. 2018. Habitat connectivity of fish in temperate shallow-water seascapes // Front. Mar. Sci. V. 4. Article 440.
https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00440
- Rock B.M., Daru B.H. 2021. Impediments to understanding seagrasses' response to global change // Ibid. V. 8. Article 608867.
https://doi.org/10.3389/fmars.2021.608867
- Sudo K., Quiros T.E.A.L., Prathep A. et al. 2021. Distribution, temporal change, and conservation status of tropical seagrass beds in Southeast Asia // Ibid. V. 8. Article 637722.
https://doi.org/10.3389/fmars.2021.637722

SEASONAL DISTRIBUTION OF FISHES AT NEARSHORE MEADOWS PREDOMINATED BY *ZOSTERA MARINA* AND *ULVA FENESTRATA* IN THE STARK STRAIT (PETER THE GREAT GULF, SEA OF JAPAN)

A. I. Markevich^{1, *}

¹Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

*E-mail: alexmarkfish@mail.ru

The fish species diversity, fish density, and distribution in the nearshore beds of *Zostera marina* and *Ulva fenestrata* have been assessed by SCUBA visual counts in May–September and November 2021. In total, 23 fish species have been registered. The fish species richness increases from 8–13 species in May to a maximum of 17–19 species at the end of June. Then it slightly decreases in July–September and reaches its lowest values in November (2–5 species). The same changes have been noted for the fish density. Fish diversity in the *Zostera* beds is higher than in the *Ulva* ones. The similarity of the fish species composition between *Zostera* and *Ulva* is low (the Sørensen-Czekanowski index varied from 0.32 to 0.44). In general, fish density is low (from 2.4 to 112.4 ind./50 m² in *Ulva* (in November) and *Zostera* (in July) beds, respectively), although with an exception for *Opisthocentrus* spp. and *Gymnogobius heptacanthus* juveniles. An abnormal high bottom water temperature (above 26°C) in late July–early August has led to temporal avoidance of shallow water with plant beds by fishes (except for *Gymnogobius heptacanthus*) and their migration to a depth of 3.5–4.5 m, where the temperature was lower by 4.0–5.7°C.

Keywords: nearshore fish community, seasonal distribution of fish, fish density, *Zostera marina*, *Ulva fenestrata*, water temperature, Sea of Japan.