

УДК 504.736;504.746;574.587(571.6)

Памяти академика  
О.Г. Кусакина (1930–2001)СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ЛИТОРАЛИ РОССИЙСКИХ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ<sup>1</sup>

© 2004 г. А. И. Кафанов, М. Б. Иванова, М. В. Колтыпин

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041  
e-mail: kafanov@mail.primorye.ru

Статья принята к печати 10.12.2003 г.

Исторический обзор. К концу прошедшего века был исследован состав литоральной биоты всех российских дальневосточных морей; выявлены особенности вертикального распределения литоральных сообществ; установлены и количественно охарактеризованы основные поясообразующие группировки флоры и фауны; подтверждено существование биономических типов литорали, сходных с таковыми баренцевоморского побережья; намечены закономерности географической зональности типов морской литорали. Отмечены достижения школы акад. О.Г. Кусакина в исследовании литоральной биоты, сообществ и таксоценов.

**Ключевые слова:** литораль, дальневосточные моря.

**The state of knowledge of the intertidal of the Russian Far Eastern seas.** A. I. Kafanov, M. B. Ivanova, M. V. Koltypin (Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041)

A historical review. Towards the end of the past century, the composition of intertidal biota of all Far Eastern seas has been investigated. Vertical distribution patterns of intertidal communities have been determined. The main belt-forming groupings of flora and fauna have been identified and qualitatively evaluated. The existence of bionomic types of intertidal settlements similar to those of the Barents Sea coast has been confirmed. Regularities of geographic zonation of the sea shore types have been revealed. High bionomic similarity of populations of the temperate Far Eastern and North European seas intertidal zones has been shown. Great achievements of O.G. Kussakin's school in the study of intertidal biota and communities are highlighted. (Biologiya Morya, Vladivostok, 2004, vol. 30, no. 4, pp. 320–330).

**Key words:** intertidal, Far Eastern seas.

В современном понимании литораль как среду обитания и вертикальную зону моря впервые выделил Форбс (Forbes, 1851, с. 232). На врезке к составленной в 1854 г. (Hall, 1964) "Карте распределения морской жизни преимущественно на примерах моллюсков, рыб и лучистых" для изданного А. Джонстоном второго издания "Физического атласа природных явлений" (Forbes, 1856; в первом издании атласа карта отсутствует) приведена диаграмма вертикальных зон (zones of depth), на которой, кроме циркумлиторальной (circumlittoral, до 27 м), медианной (median, 27–91 м), инфрамедианной (inframedian, 91–183 м) и абиссальной (abyssal, глубже 183 м), обозначена и литоральная зона (littoral, современное англоязычное написание "intertidal zone" – приливо-отливная зона – является, следовательно, последующей модификацией понятия), простирающаяся до нуля глубин. За последний во многих странах принимают средний уровень моря, т.е. уровень, не совпадающий с уровнем максимального отлива, теоретически возможного по астрономическим причинам. В России высота над уровнем моря, равно как и уровни морей, традиционно привязываются к отметке Кронштадтского футштока.

Для пяти регионов литоральной зоны, как, впрочем, и для других зон (для абиссальной зоны сопоставлены также южная Африка – до 273 м, и Антарктика – до 728 м<sup>2</sup>; в ориги-

нале все глубины приведены в морских саженях), Е. Форбс приводит, выражаясь современным языком, викарирующие таксоны (даны в оригинальной номенклатуре Форбса): для арктических и бореальных морей – *Littorina*, *Acmaea testudinaria*, *Purpura lapillus* и *Fucus*, для кельтских морей – *Patella*, *Littorina*, *Mytilus edulis*, *Purpura lapillus*, *Gunnellus*, *Fucus*, *Lichina* и *Corallina officinalis*, для Средиземноморья – *Littorina*, *Fossarus*, *Patella*, *Mytilus minimus*, *Conus mediterraneus*, *Purpura haemostoma* и *Padina pavonia*, для Индопацифики – *Littorina*, *Quoya*, *Hilolitis*, *Conus*, *Nerita*, *Nassa*, *Ricinula*, *Purpura* и "*Trochi*", для южной Австралии – *Littorina*, *Patella*, *Haliotis*, *Parmophorus*, *Conus*, "*Trochi*", *Mytilus* и *Moniliformia*. Немногим позднее Лоренц (Lorenz, 1863) наметил подразделение литоральной зоны на отдельные вертикальные горизонты и выделил "супралитораль" как зону, переходную между сушей и морем.

Доступность литорали для непосредственного наблюдения, не требовавшего каких-либо специальных орудий сбора, обеспечила более полную степень знаний о составе и особенностях распределения литоральной биоты в сравнении с биотой других вертикальных зон моря. Уже Миддендорф (Middendorff, 1851) дает весьма подробное описание литоральной фауны Охотского и Японского морей<sup>3</sup>. Шренк

<sup>1</sup>Работа частично финансировалась программой "Ведущие научные школы России".

<sup>2</sup>Эти данные, полученные экспедицией Росса (Ross, 1847), опровергли "азойную теорию" Форбса (Forbes, 1846), согласно которой жизнь в океане распространяется лишь до глубины 500 м.

<sup>3</sup>Краткий очерк морских биологических исследований Российской академии наук на Дальнем Востоке см.: Чавтур, 1999; Кусакин, Чавтур, 2000а, б. Таксономические работы, касающиеся литоральной биоты, здесь не рассматриваются, т.к. они учтены при составлении "Списка видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России" (Кусакин и др., 1997), снабженного обширной библиографией.

(Schrenck, 1867), резюмируя особенности распределения фауны моллюсков северной части Японского моря, подробно останавливается на особенностях их вертикального распределения, преимущественно на примере зал. Де-Кастри (ныне зал. Чихачева), выделяя группы видов, приуроченных к разным горизонтам литорали.

В России первые систематические исследования литоральной биоты и сообществ выполнены на литорали Кольского залива, Западного и Восточного Мурмана Гурьяновой и Ушаковым (1929), Гурьяновой с соавторами (1925, 1928, 1929, 1930а, б). С развитием гидробиологических исследований в российских дальневосточных морях (см.: Кусакин, Чавтур, 2000а) эти ученые продолжили работу на литорали Охотского моря (Закс, 1927, 1929; Ушаков, 1930, 1951, 1953), Командорских островов (Гурьянова, 1935) и юго-западного Сахалина (Гурьянова, 1947). Закс (1929), основываясь на наблюдениях, проведенных преимущественно в губе Якшина на о-ве Большой Шантар (Шантарские острова), отмечает, что общий характер населения шантарской литорали имеет большое сходство с населением литорали мурманского побережья Баренцева моря. То же в отношении литорали Охотского моря подчеркивает и Ушаков (1930, 1951, 1953, 1961). Это подтвердило представления Гислена (Gislén, 1943, 1944) о бионическом сходстве северотихоокеанской литорали и об определяющем влиянии приливо-отливных колебаний на формирование этого сходства. Однако в настоящее время известно, что литоральная биота дальневосточных морей России расходится с баренцевоморской и беломорской в систематическом отношении на уровне видов, а в зонально-биогеографическом – на уровне областей (Кусакин и др., 1997).

В 1934–1939 гг. сотрудник Камчатской морской станции Государственного гидрологического института Гидрометслужбы СССР, а позднее Камчатского отделения ТИНРО Н.Н. Спасский исследовал литораль Кроноцкого залива на юго-восточной Камчатке. Он описал состав и особенности распределения основных поясообразующих группировок флоры и фауны, различая, в зависимости от населенности верхних горизонтов и обилия фукусовых водорослей, два типа литорали: охотоморский – в Авачинской бухте и алеутский – в Кроноцком заливе (Спасский, 1961). Общая характеристика флористических сообществ литорали Авачинской губы была получена еще во время Камчатской экспедиции Ф.Б. Рябушинского (Савич, 1914). Закс (1927) и Дерюгин (1939) привели краткое описание литоральных сообществ зал. Петра Великого.

В 1948–1955 гг. Институт океанологии АН СССР организовал Дальневосточную прибрежную экспедицию, в ходе которой были обследованы литоральные сообщества материкового побережья Японского моря, Амурского лимана и северо-западного побережья Охотского моря (Мокиевский, 1949, 1953, 1956, 1960а; Щапова, 1956, 1957; Щапова и др., 1957а, б; Щапова, Селицкая, 1957; Щапова, Возжинская, 1960).

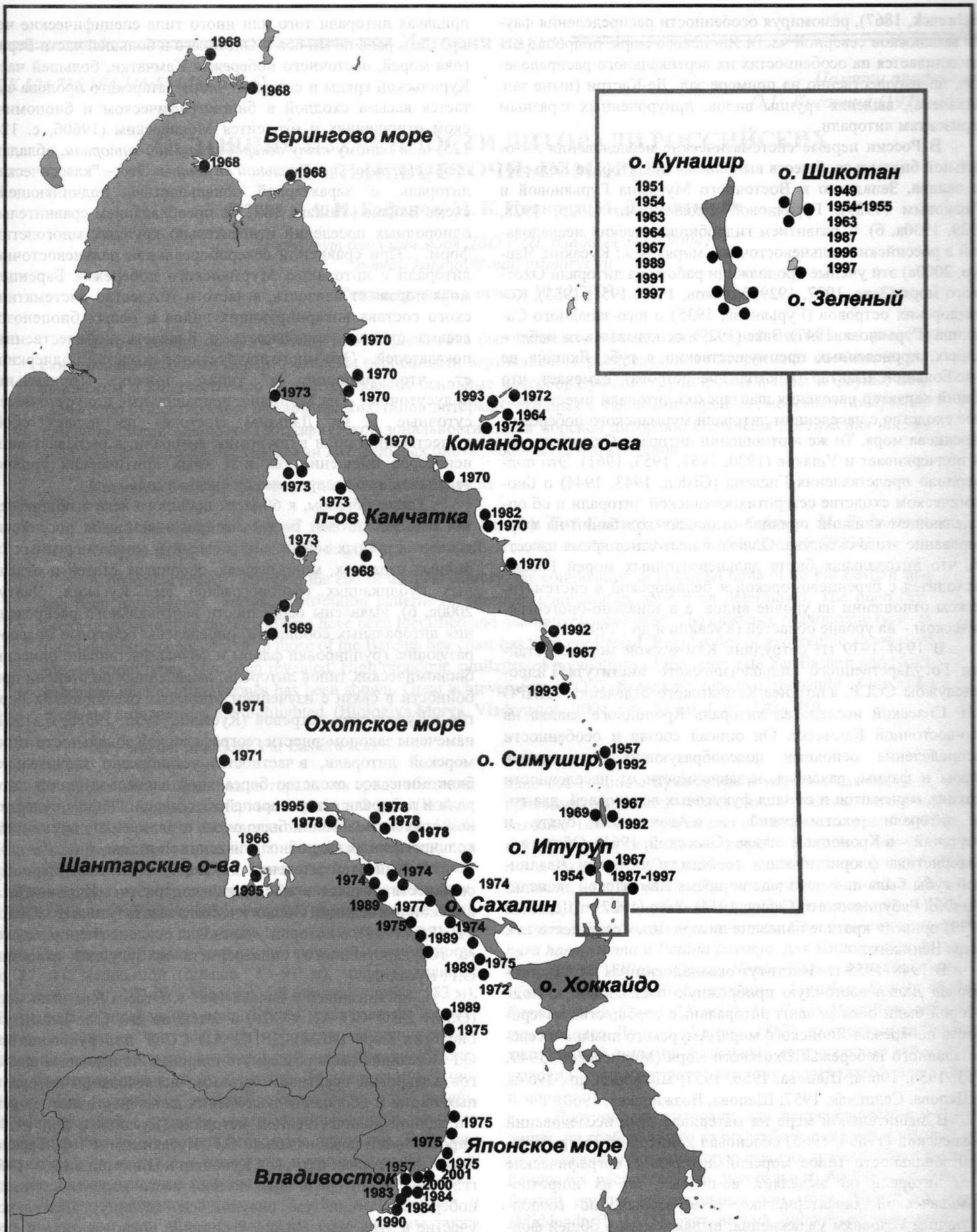
В значительной мере на материале этих исследований Мокиевский (1960б, 1966) обосновал концепцию географической зональности типов морской литорали. Географические типы литорали он выделяет, во-первых, по их широтно-климатической характеристике, а во-вторых, по господствующим условиям увлажнения, выражаемым в общей форме величиной прилива. Считается (Мокиевский, 1960б, с. 122), что "характер увлажнения, обуславливаемый фактором величины прилива, точнее взаимодействием величины прилива с условиями прибоя и сезонными, а также спорадическими колебаниями уровня, может значительно модифицировать общий ход зональности, существенно усиливая или ослабляя определенные географические тенденции, а также

придавая литорали того или иного типа специфические черты". Литораль почти всего Охотского и большей части Берингова морей, восточного побережья Камчатки, большей части Курильской гряды и северной части Татарского пролива считается весьма сходной в биогеографическом и бионическом отношении и относится Мокиевским (1960б, с. 124–125) «...к одному типу северобореальной литорали, обладающей приливами значительной величины. Это – "классическая" литораль, с характерной зональностью, подчиняющейся схеме Вайана (Vaillant, 1891), с преобладанием сравнительно однородных поселений относительно крупных многолетних форм. ...При сравнении северобореальной дальневосточной литорали с литоралью Мурманского побережья Баренцева моря поражает близость, а часто и тождество систематического состава викарирующих видов и целых биоценозов, весьма сходная зональность и близость количественных показателей... Это многозначительное сходство подчеркивает, что различие в типах прилива (правильные полусуточные – на Мурмане, неправильные полусуточные и суточные – на Дальнем Востоке) не играет особо существенной роли в бионии литорали, а вызывает лишь некоторое смещение тех или иных критических уровней вертикального распределения организмов».

Таким образом, к 60-м гг. прошлого века в общих чертах был исследован состав литоральной биоты российских дальневосточных морей, отраженный в многочисленных серийных изданиях, монографиях, сборниках статей и отдельных публикациях (библиографию см.: Кусакин, Чавтур, 2000а, б), выявлены особенности вертикального распределения литоральных сообществ, определены основные поясообразующие группировки флоры и фауны. Расширено описание бионических типов литорали, выделенных по степени прибойности в связи с изучением открытых океанических берегов у Курильских островов (Кусакин, 1956, 1958а, б, 1961), намечены закономерности географической зональности типов морской литорали, в частности, установлено значительное бионическое сходство бореальной дальневосточной литорали и литорали североευропейских морей. Общим недостатком этих исследований было очень ограниченное применение количественных гидробиологических методов.

Новый этап изучения дальневосточных литоральных сообществ начался в последний год работы Курило-Сахалинской экспедиции Зоологического института АН СССР и ТИНРО (1949), в которой участвовал студент Ленинградского государственного университета и будущий академик О.Г. Кусакин.

С организацией в начале 1967 г. Отдела биологии моря (ОБМ) ДВФ СО АН СССР, а затем на его базе Института биологии моря (ИБМ) ДВНЦ АН СССР под руководством О.Г. Кусакина была развернута широкая, не имеющая аналогов в мировой практике программа исследований литоральных биоты и сообществ российских дальневосточных морей. По единой количественной методике (Кусакин и др., 1974), опробованной первоначально О.Г. Кусакиным и Т.Ф. Таракановой на литорали островов Кунашир и Шикотан в 1963–1964 гг., изучена литораль практически всего дальневосточного побережья России (см. рисунок, см. таблицу). Деятельное участие в этих исследованиях приняли преподаватели и студенты Дальневосточного государственного университета, многие из которых в последующем стали сотрудниками руководимой О.Г. Кусакиным Лаборатории хронологии ИБМ. В 80-х гг. прошлого века началось изучение литоральных сообществ Вьетнама (Гульбин и др., 1988а, б; Нгуен Ван Чунг и др., 1988; Гульбин, Кусакин, 1991; Костина, Васина, 1991; Костина и др., 1992). Немного позднее сотрудник Института



Карта-схема литоральных экспедиций Института биологии моря ДВО РАН и Дальневосточного государственного университета.

биологических проблем Севера Галанин (1995, 1997а, б, 1998, 1999) организовал исследования литоральных сообществ Анадырского залива Берингова моря и Тауйской губы Охотского моря.

На основании материалов, полученных в основном в ходе экспедиций ИБМ, была инвентаризована литоральная биота российских дальневосточных морей (Кусакин и др., 1997, приведена обширная библиография), позднее пополнен-

Литоральные экспедиции Института биологии моря ДВО РАН (ИБМ) и Дальневосточного государственного университета (ДВГУ) в российских дальневосточных морях

Год	Район работ; научный руководитель и/или начальник отряда	Основные публикации по литоральным сообществам и таксоценом
1949	Курильские острова, о-в Шикотан; Е.Ф. Гурьянова <sup>1</sup>	Кусакин, 1958а, б, 1961, 1978
1951	Курильские острова, о-в Кунашир; О.Г. Кусакин <sup>2</sup>	Кусакин, 1956, 1958а, б, 1961, 1969
Октябрь 1954 – май 1955	Курильские острова, о-в Итуруп, о-в Шикотан (б. Крабовая); О.Г. Кусакин <sup>1</sup>	Кусакин, 1958а, б, 1961, 1969, 1970, 1978
1957	Зал. Петра Великого, район г. Владивостока <sup>3</sup> ; О.Г. Кусакин	–
1957	Курильские острова, о-в Симушир; О.Г. Кусакин <sup>2</sup>	Кусакин и др., 1974; Кусакин, 1976б
1963	Курильские острова, о-в Шикотан (б. Крабовая); О.Г. Кусакин <sup>4</sup>	Кусакин и др., 1974; Кусакин, Тараканова, 1977; Кусакин, 1978
1964	Командорские острова, о-в Беринга; экспедиция ДВГУ с участием будущих сотрудников ИБМ	Цимбалюк и др., 1968; Тараканова, 1978
1966	Охотское море, Шантарские острова; ДВГУ, В.А. Кудряшов, А.К. Цимбалюк с участием будущих сотрудников ИБМ	Кудряшов, 1972; Кудряшов и др., 1976
1967	Курильские острова; ДВГУ и ОБМ, О.Г. Кусакин, В.А. Кудряшов	Кусакин, 1971; Кусакин и др., 1974; Тараканова, 1974
1968	Берингово море, Анадырский залив; Е.И. Шорников, О.Г. Кусакин	Кусакин, Иванова, 1974, 1978
1968	Побережье западной Камчатки; ДВГУ, В.А. Кудряшов	Кудряшов, Кусакин, 1982
1969	Охотское море, Тауйская губа; ДВГУ и ОБМ, М.Б. Иванова, А.К. Цимбалюк	Кудряшов, Звягинцев, 1975
1970	Берингово море и тихоокеанское побережье Камчатки; ИБМ, О.Г. Кусакин, Н.М. Шурова, Т.Ф. Тараканова	Виноградова, Перестенко, 1978; Ключкова, Ключкова, 1998; Кусакин, Иванова, 2002; Кусакин и др., 2002
1971	Охотское море, Охотск, Аян; Т.Ф. Тараканова, М.Б. Иванова	–
1972	Командорские острова; О.Г. Кусакин, М.Б. Иванова	Кусакин, Иванова, 1995
1972	Японское море, о-в Монерон; О.Г. Кусакин	Кусакин, 1985
1973	Охотское море, зал Шелихова (Гижигинская и Пенжинская губа); О.Г. Кусакин, Т.Ф. Тараканова, Н.Г. Макарова	–
1974	О-в Сахалин, зал. Терпения и западное побережье; Т.Ф. Тараканова, В.Ф. Макиенко	Будникова, Кудряшов, 2003
1974	Северное Приморье, материковое побережье Татарского пролива; В.Г. Чавтур	–
1975	Японское море, северная часть побережья Приморского края; Т.Ф. Тараканова, В.В. Гульбин	–
1977	О-в Сахалин, Татарский пролив, юго-западное побережье; В.В. Гульбин, В.М. Матюшин, В.И. Фадеев	–
1978	О-в Сахалин, северо-восточное побережье; А.И. Кафанов	Кафанов, 1984; Кафанов, Печенева, 2002; Кафанов и др., 2003
1979–1980	Японское море, зал. Посьета, б. Витязь; В.Е. Жуков, В.Н. Лысенко <sup>5</sup>	Четырбоцкий и др., 1982; Кафанов и др., 1984; Кафанов, Тулин, 1984; Кафанов, Жуков, 1986, 1993; Кафанов, Лысенко, 1988; Kafanov, Zhukov, 1988; Федотов, 1991; Харламенко, Лысенко, 1991а, б; Кафанов, Федотов, 1997
1982	Кроноцкий залив, лагуна Семячик, м. Памятник; А.И. Кафанов	Кафанов и др., 1989; Kafanov, Plekhov, 1998; Кафанов, Плехов, 2001
1983–1984	Зал. Петра Великого, Дальневосточный государственный морской заповедник; О.Г. Кусакин, Л.С. Белогурова, В.В. Гульбин	Гульбин и др., 1987; Гульбин, Озолиньш, 1990
1984	Зал. Петра Великого, о-в Путятина; О.Г. Кусакин, Л.С. Белогурова, М.Б. Иванова	–
1985–1988	Курильские острова, о-в Янкича, б. Кратерная; В.Г. Тарасов	Костина, 1991; Kussakin, Kostina, 1996
1987	Острова Малой Курильской гряды; О.Г. Кусакин, О.Н. Павлюк, Л.А. Рогаченко	Преображенская и др., 1991; Преображенская, Троицкая, 1996
1989	Побережье северного Приморья и западного Сахалина; экспедиция на НИС "Луговое", А.В. Рыбаков, О.Г. Кусакин	–
1990	Японское море, зал. Восток; Е.Е.Костина	Костина и др., 1996

Таблица. Окончание

Год	Район работ; научный руководитель и/или начальник отряда	Основные публикации по литоральным сообществам и таксоценом
1991 и 1997	Южные Курильские острова, о-в Шикотан и о-в Кунашир; А.П. Цурпало	Кусакин и др., 1999а, б; Иванова и др., 2001; Ivanova et al., 2001
1994–2000	Японское море, зал. Восток и юго-западная часть зал. Петра Великого; М.В. Колтыпин, А.А. Кепель <sup>6</sup>	Кепель, 1999; Кафанов, Колтыпин, 2003
1995	Шантарские острова и северный Сахалин; О.Г. Кусакин	Кусакин, 2002
2001	Японское море, б. Киевка; О.Г. Кусакин, Л.А. Карпенко	–

<sup>1</sup>Курило-Сахалинская экспедиция Зоологического института АН СССР (ЗИН) и Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), в которой принимал участие будущий сотрудник ИБМ О.Г. Кусакин; количественные методы исследования практически не применялись.

<sup>2</sup>Экспедиции Ленинградского государственного университета (ЛГУ), в которых принимал участие О.Г. Кусакин.

<sup>3</sup>Экскурсионные исследования сотрудников и студентов Дальневосточного государственного университета (ДВГУ), некоторые в последующем стали сотрудниками ИБМ.

<sup>4</sup>Экспедиция ЛГУ и ДВГУ, в которой принимали участие О.Г. Кусакин и некоторые будущие сотрудники ИБМ.

<sup>5</sup>Круглогодичные исследования со средним интервалом между съемками в 20–25 сут.

<sup>6</sup>Работы, выполнявшиеся отдельными исследователями.

ная данными по литоральной биоте зал. Петра Великого (Адрианов, Кусакин, 1998), лагунам северного и восточного Сахалина (Кафанов, Печенева, 2002; Кафанов и др., 2003). Что касается литоральных сообществ, то, несмотря на исключительное обилие количественных данных, основные обобщения относятся лишь к биономии и типологии литорали. Ниже мы остановимся на характеристике изученности биономии и структуры литоральных сообществ и таксоценов (в смысле: Chodorowski, 1959, 1960; Николаев, 1977).

В вопросе о принципах вертикального зонирования литорали к настоящему времени сложились два совершенно разных подхода (см.: Кусакин, 1977а, б, 1980). Первый из них, восходящий к взглядам Форбса (Forbes, 1856, 1859) и Лоренца (Logenz, 1863), отталкивается от биономического принципа (о трактовке понятия "биономия" см.: Кафанов, Колтыпин, 2003) и подразделяет литорали по основным поясообразующим группировкам таксонов и жизненных форм. Наиболее полно этот подход для скалистой и каменистой литорали обоснован Стефенсонами (Stephenson, Stephenson, 1949) и вполне подтверждается практикой морских биологических исследований: любой более или менее квалифицированный биолог безошибочно выделит средний горизонт бореальной скалисто-глыбовой литорали по распространению фукусовых водорослей (*Fucus*, *Pelvetia*), а нижний горизонт – по присутствию ламинариевых водорослей или филлоспадикса.

Второй, чисто океанологический, подход, основанный на соотношении вертикальных границ с уровнями квадратурных и сизигийных приливов, а также со средним уровнем моря, предложен Вайаном (Vaillant, 1891) и Доти (Doty, 1946, 1957) для скалисто-каменистой литорали европейских морей и тихоокеанского побережья Северной Америки с правильными полусуточными приливами. Согласно этому подходу, литораль подразделяется на три горизонта, из которых средний ограничен средними уровнями полных и малых квадратурных вод, а границы верхнего и нижнего горизонтов определяются границами самой приливо-отливной зоны. При изучении литорали дальневосточных морей возобладал второй подход, причем Ушаков (1951) показал применимость принципа Вайана для литорали с неправильными полусуточными приливами, а Кусакин (1958б, 1961) – для литорали с суточными и неправильными суточными приливами. Не обсуждая здесь предпочтительность биономического или океанологического подхода в вертикальном зонировании литорали, оп-

ределяемого методологическими установками исследователей, отметим, что принцип Вайана обеспечивает большую сопоставимость данных при описании и сравнении литоральных сообществ.

Вместе с тем схема Вайана–Доти, хорошо зарекомендовавшая себя при изучении скалистой и каменистой литорали, мало применима к песчаной литорали и песчаным пляжам, особенно для эстуариев и прибрежных лагун. В соответствии с номенклатурой англоязычных авторов здесь более или менее отчетливо выделяются польдер, марш и ватт. Польдер – зона морского увлажнения выше максимального уровня полной воды сизигийного прилива, марш – от указанного выше уровня до среднего уровня полной воды квадратурного (равноденственного) прилива, ватт – от указанного уровня до среднего уровня малой воды сизигийного прилива (Леонтьев и др., 1975). Таким образом, в принятой отечественными морскими биологами терминологии супралитораль соответствует польдеру, верхний горизонт литорали – маршу, средний и нижний горизонты (Dahl, 1952; Salvat, 1964, 1967; Brown, McLachlan, 1990; Raffaelli et al., 1991) – ватту<sup>1</sup>.

В развитие концепции географической зональности типов морской литорали Перестенко (1980) на большом материале по водорослям-макрофитам, собранным гидробиологической экспедицией Зоологического института АН СССР в 1965–1966 гг., показала, что литораль материкового побережья Японского моря в районе неправильных полусуточных приливов по среднему уровню низких полных вод зимнего прилива должна подразделяться на два горизонта – верхний и нижний, которые, в свою очередь, средними уровнями высокой полной воды зимнего прилива, низкой малой воды летнего отлива и низкой малой воды зимнего отлива делятся на 5 этажей (верхний и нижний – в верхнем горизонте; верхний, средний и нижний – в нижнем горизонте). Еще раньше Щапова (1956) утверждала, что характерная черта литорали среднего и южного Приморья состоит в наличии двух так называемых нулей глубин – зимнего и летнего, т.е. в наличии сезонных изменений уровня моря, поскольку летом нижняя граница литорали сдвигается кверху примерно на 25 см и все водоросли, живущие ниже летнего нуля глубин, ведут, по существу, сублиторальный образ жизни.

<sup>1</sup> По данным цитированных авторов средний и нижний горизонты песчаной литорали по распределению биоты и сообществ не различаются.

В большинстве отечественных работ по биономической (в смысле: Walther, 1893–94) типологии литорали используется схема, разработанная Гурьяновой с соавторами (1930а, б) для литорали Кольского залива и Западного Мурмана. Вместе с дополнениями Кусакина (1956, 1958б, 1961) по этой схеме выделяют шесть биономических типов: 1) умеренно защищенный берег, 2) открытый морской берег, 3) открытый океанический берег, 4) лагуны, 5) эстуарии и 6) литоральные ванны ("сублиторальные ванны", по: Gislén, 1930). К сожалению, в этой схеме нарушено логическое правило деления понятий, согласно которому категории должны быть выделены по одному основанию. В указанной схеме классификация проводится то по степени прибойности, то по величине солёности, а выделение типа "ванны" обусловлено вовсе иными соображениями.

В целях поиска критериев выделения биономических типов литорали в Лаборатории хронологии ИБМ под руководством О.Г. Кусакина (отчет 1998 г. по гранту РФФИ № 96-04-48076) по материалам экспедиции 1987 г. был проведен анализ сходства видового состава макробентоса (266 видов) 16 участков литорали о-ва Шикотан (Малая Курильская гряда) с применением теоретико-графовых методов (за меру сходства принят коэффициент Чекановского–Сьеренсена). Оказалось, что чем дальше отстоит от открытого моря участок литорали, тем меньше его сходство по видовому составу с открытыми морскими берегами. В то же время по коэффициенту сходства макробентоса удаленные от открытого моря участки скалистой литорали разных бухт более разобщены между собой, чем со смежными участками открытых морских берегов. Таким образом, не наблюдается резкого перехода по составу макробентоса от открытого морского берега к слабо защищенному, и выделить биономические типы в масштабе одного острова с применением данной методики не удалось. Тем не менее, принцип, положенный в основу биономической классификации литорали Мурманского побережья Гурьяновой с соавторами (1930а), т.е. степень связи с открытым морем, вполне применим и к условиям о-ва Шикотан и выражается в постепенном увеличении видового богатства от опресненных вершин бухт к открытым морским мысам.

Кафанов с соавторами (1981) считают, что биономические типы литорали должны выделяться по совокупности внешних признаков, определяющих специфические особенности литоральных биоты и сообществ. Основные среди них – степень выраженности вертикальных поясов, их число, пятнистость или мозаичность в распределении сообществ, преобладание эпи- или инфауны, сессильного или вагильного бентоса, сестонофагов или детритофагов, продуцентов или консументов, а также наличие определенных жизненных форм растений и животных. Эти признаки в наибольшей степени связаны с характером субстрата (см.: Кафанов, Колтыпин, 2003). Впрочем, предлагая новую номенклатуру биономических типов бореальной литорали морей СССР (см.: Кафанов и др., 1981), О.Г. Кусакин в последующем редко ею пользовался, предпочитая следовать разработанной ранее схеме Гурьяновой с соавторами (1930а, б) с дополнениями (Кусакин, 1956, 1958б, 1961).

Развивая представления Форбса (Forbes, 1856, 1859) и Торсона (Thorson, 1957), по степени сходства (а в ряде случаев и родства) все литоральные сообщества Кусакин (1977а, б; Kussakin, 1977) подразделяет на 4 группы (категории): 1) однородные сообщества – группировки организмов, занимающие обычно сходные биотопы в пределах одной и той же зонально-биогеографической провинции, подобласти или области, реже климатической зоны, и имеющие одни и те же доминантные виды; 2) параллельные, или викарирующие,

сообщества – группировки организмов, занимающие сходные биотопы в разных провинциях, областях или зонах, в которых доминируют близкородственные виды; 3) конвергентные, или изоморфные, сообщества – группировки организмов, занимающие в различных районах литорали земного шара более или менее сходные биотопы и фации, доминантные виды которых, хотя и не близкородственны между собой, но имеют сходный облик и принадлежат к одной и той же жизненной форме; 4) функционально аналогичные, или анизоморфные, сообщества – группировки организмов, населяющих одну и ту же часть литоральной зоны в различных провинциях, областях, зонах, или на разных фациях, принадлежащих к разным жизненным формам, но относящихся к одной и той же трофической группе (здесь, по нашему мнению, имеется некоторое противоречие, поскольку трофические группы представляют разные группы жизненных форм, т.е. в значительной мере это синонимы).

Однородные сообщества составляют одну и ту же ассоциацию. Ассоциации, составленные параллельными сообществами, следует относить к одной и той же формации. Формации, состоящие преимущественно из конвергентных сообществ, следует относить к одному классу формации, или биому. "Характерная особенность большинства литоральных сообществ – преобладание в них сестонофагов, которые составляют обычно 60–95% биомассы животных. Поэтому рассмотренные типы литоральных сообществ вместе с их биотопами не следует рассматривать в качестве самостоятельных экосистем. Эти сообщества – составные части экосистем лагун, эстуариев, бухт и шельфа открытого моря" (Кусакин, 1978, с. 54). Последнее заключение вполне справедливо, поскольку, с одной стороны, многие представители литоральных сообществ представлены только взрослой стадией развития организма, тогда как в стадии спор, гамет или личинок они могут находиться в планктоне, с другой – к понятию "экосистема" не применимы критерии пространственной определенности.

Особое внимание уделял Кусакин (1958а, б, 1978) сезонным изменениям литоральных сообществ, а также многолетним сукцессионным их изменениям. В этом отношении хорошо изучена литораль б. Крабовой на о-ве Шикотан (южные Курильские острова). Оценены возможности восстановления литоральных сообществ бухты после сильного загрязнения отходами расположенного на побережье рыбокомбината (Кусакин, 1978; Кусакин и др., 1999б). В частности, по материалам наблюдений, проводившихся с 1949 по 1997 г., установлено, что при возрастании длительности и интенсивности загрязнения снижается видовое богатство, а при слабом и умеренном загрязнении происходит эвтрофикация биотопов, отмечается сильный рост общей биомассы бентоса; при сильном загрязнении сообщества деградируют, резко уменьшается общая биомасса растений и животных и, наконец, идет полное разрушение биоты; при загрязнении увеличивается относительная роль детритофагов, особенно видов с прямым развитием, и уменьшается роль сестонофагов, в частности, видов с пелагической личинкой (Кусакин и др., 1999б). 5 октября 1994 г. в районе южных Курильских островов произошло сильное землетрясение, интенсивность которого на о-ве Шикотан составила 8–9 баллов (по 12-балльной шкале MSK-64). Одним из важнейших последствий землетрясения явилось общее тектоническое опускание о-ва Шикотан на 0.5–0.7 м, что, естественно, вызвало тотальную перестройку всех прибрежных сообществ. Сопоставление многолетних данных по составу биоты и литоральных сообществ позволило заключить, что в течение трех лет произошло почти полное восстановление состава и структуры основных сообществ прибойной скалистой литорали, что подтверждается восстановлени-

ем не только вертикальной стратификации поясообразующих группировок, но и количественных характеристик основных доминантных видов (Кусакин и др., 1999а). Таким образом, самоочищению б. Крабовой и частичному восстановлению литоральной биоты, вероятно, способствовали такие процессы, как снижение антропогенного загрязнения отходами рыбообработки и опускание острова во время землетрясения (Кусакин и др., 1999б).

В развитие представлений Кусакина (1958а, 1978) о необходимости сезонных исследований прибрежной биоты и сообществ по инициативе первого автора данной статьи были начаты круглогодичные продукционно-гидробиологические наблюдения на четырех геоморфологически различных участках литорали б. Витязь зал. Посыета. В ходе этих исследований определены структурные и функциональные характеристики отдельных таксоценов, оценены потоки вещества и энергии в экосистеме *Zostera marina*, заросли которой располагаются на границе нижнего горизонта литорали и верхней сублиторали (Четырбоцкий и др., 1982; Кафанов и др., 1984; Кафанов, Тулин, 1984; Кафанов, Жуков, 1986, 1993; Кафанов, Лысенко, 1988; Кафанов, Zhukov, 1988; Харламенко, Лысенко, 1991а, б; Федотов, 1991; Кафанов, Федотов, 1997).

В последние годы для выяснения трофодинамических отношений в литоральных сообществах используются липидные и изотопные маркеры (Кияшко и др., 1998а, б; Латышев и др., 1999).

За ценные критические замечания авторы искренне признательны к.б.н. В.В. Гульбину (Институт биологии моря ДВО РАН) – неперемому активному участнику многих литоральных экспедиций.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 1998. 350 с.

Будникова Л.Л., Кудряшов В.А. Амфиподы литорали западного Сахалина // Изв. ТИНРО-центра. 2003. Т. 132. С. 299–313.

Виноградова К.Л., Перестенко Л.П. Основные закономерности распределения водорослей на литорали западной части Берингова моря // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука. 1978. С. 72–75.

Галанин Д.А. Основные биомические группировки литорали о. Умара (Тауйская губа, Охотское море) // Международное сотрудничество и образование молодежи на Севере: Материалы международ. конф. Магадан. 1995. С. 154.

Галанин Д.А. Сообщества прибрежной зоны северо-западной части Берингова моря // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов: Материалы конф. молодых ученых. Владивосток: Дальнаука. 1997а. С. 54–55.

Галанин Д.А. Прибрежные сообщества беспозвоночных и водорослей-макрофитов Берингова и Охотского морей (на примере Анадырского залива и Тауйской губы). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 1997б. 91 с.

Галанин Д.А. Сообщества прибрежной зоны северо-западной части Анадырского залива Берингова моря // Северо-Восток России: прошлое, настоящее и будущее. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 1998. С. 133–134.

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: Тихоокеан. ин-т геогр. ДВО РАН. 1999. 23 с.

Гульбин В.В., Иванова М.Б., Кепель А.А. Поясообразующие группировки островной литорали Дальневосточного государственного морского заповедника // Исследование литорали Дальневосточного морского заповедника и сопредельных районов. Владивосток: ДВО АН СССР. 1987. С. 83–111.

Гульбин В.В., Кусакин О.Г. Литораль южного Вьетнама // VI съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. Мурманск: Полярная правда. 1991. Ч. 1. С. 48–49.

Гульбин В.В., Кусакин О.Г., Нгуен Ван Чунг. Литораль юго-восточного Вьетнама. Владивосток. 1988а. 68 с. Деп. в ВИНТИ, № 8256-B88.

Гульбин В.В., Кусакин О.Г., Нгуен Ван Чунг. Советско-вьетнамские гидробиологические исследования литорали южного Вьетнама // Тихоокеанский ежегодник. Владивосток. 1988б. С. 100–105.

Гульбин В.В., Озолиньш А.В. Гидробиологические исследования литорали Дальневосточного морского заповедника в 1980–1987 гг. (вместо введения) // Систематика и экология гидробионтов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВО АН СССР. 1990. С. 3–8.

Гурьянова Е.Ф. Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора // Природа. 1935. № 11. С. 64–72.

Гурьянова Е.Ф. Гидробиологические работы на южном Сахалине в 1946 г. // Вестн. ЛГУ. 1947. № 1. С. 198–201.

Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Сравнительный обзор литорали русских северных морей // Работы Мурманск. биол. ст. АН СССР. 1925. Т. 1. С. 110–130.

Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Кольского залива. 1. Описание основных площадок литорали // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. 1928. Т. 58, № 2. С. 89–143.

Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Кольского залива на всем его протяжении // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. 1929. Т. 59, № 2. С. 47–71.

Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. 1930а. Вып. 2. С. 47–52.

Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Кольского залива // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. 1930б. Т. 60, № 2. С. 17–107.

Гурьянова Е.Ф., Ушаков П.В. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. 1929. Вып. 10. С. 5–40.

Дерюгин К.М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море) // Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича (1885–1939). М. 1939. С. 115–142.

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

Закс И.Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-пром. ст. 1929. Т. 3, № 2. С. 1–93.

Иванова М.Б., Купина Н.Г., Цурпаго А.П. Макробентос опресненных участков литорали бухты Дельфин (остров Шикотан, Малая Курильская гряда) // Биол. моря. 2001. Т. 27, № 5. С. 317–326.

Кафанов А.И. Бентос лагун северо-восточного Сахалина // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: Тез. докл. 2-й научно-практической конф. Южно-Сахалинск: Сахалинск. кн. изд-во. 1984. С. 147–150.

Кафанов А.И., Жуков В.Е. Водоросли-макрофиты бухты Витязь (Японское море): видовое обилие и разнообразие в

- гетерогенной среде. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1986. 19 с. (Препринт № 16).
- Кафанов А.И., Жуков В.Е. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посьета (Японское море): сезонная изменчивость и пространственная структура. Владивосток: Дальнаука. 1993. 155 с.
- Кафанов А.И., Жуков В.Е., Федотов П.А. Состав и распределение летней фауны амфипод (Amphipoda, Gammaridea) на литорали бухты Витязь // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 52–68.
- Кафанов А.И., Колтыпин М.В. Трофические группировки населения скалистой литорали залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2003. Т. 29, № 2. С. 87–91.
- Кафанов А.И., Кусакин О.Г., Кудряшов В.А. Биономические типы бореальной литорали морей СССР // IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. Киев: Наукова думка. 1981. Ч. 1. С. 78–79.
- Кафанов А.И., Лабай В.С., Печенева Н.В. Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалина. Южно-Сахалинск: Сахалинск. науч.-исслед. ин-т рыб. хозяйства и океаногр. 2003. 173 с.
- Кафанов А.И., Лысенко В.Н. О трофических ресурсах сообщества зоостеры залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 1988. № 6. С. 24–30.
- Кафанов А.И., Лысенко В.Н., Федотов П.А. и др. Донные сообщества и хозяйственное значение эстуарной части Авачинской губы // Материалы V региональной научно-практической конф. "Рациональное использование ресурсов Камчатки, прилегающих морей и развитие производительных сил до 2010 г." Петропавловск-Камчатский. 1989. Т. 1: Состояние природных комплексов. Природные ресурсы. Охрана природы. С. 34–36.
- Кафанов А.И., Печенева Н.В. Состав и происхождение биоты лагун северо-восточного Сахалина // Изв. ТИНРО-центра. 2002. Т. 130, ч. 1. С. 297–328.
- Кафанов А.И., Плехов С.П. Донные сообщества лагуны Семьячик (Кроноцкий биосферный заповедник, восточная Камчатка) // Биол. моря. 2001. Т. 27, № 2. С. 121–127.
- Кафанов А.И., Тулин Ю.А. Некоторые особенности распределения и экологии блюдечек-тектурид (Gastropoda, Tecturidae) на литорали бухты Витязь // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 42–45.
- Кафанов А.И., Федотов П.А. Связь демографических и продукционных показателей с зонально-биогеографическими характеристиками прибрежных видов амфипод залива Посьета (Японское море) // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58, № 1. С. 102–120.
- Кепель А.А. Сезонная динамика макрофитобентоса на каменистой литорали в устье протоки озера Птичьего (юго-западная часть залива Петра Великого Японского моря) // Биол. моря. 1999. Т. 25, № 5. С. 355–359.
- Кияшко С.И., Харламенко В.И., Вышковарцев Д.И. Роль морских трав как источника органического углерода для беспозвоночных сообщества *Zostera marina* по данным анализа  $^{13}C/^{12}C$  // Докл. РАН. 1998а. Т. 362, № 3. С. 427–429.
- Кияшко С.И., Харламенко В.И., Имбе А.Б. Соотношения стабильных изотопов и жирные кислоты как маркеры источников пищи беспозвоночных-грунтоедов // Биол. моря. 1998б. Т. 24, № 3. С. 169–174.
- Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. Долговременные изменения растительных сообществ и флоры макрофитов в Авачинской губе // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Госкамчатэкологии. 1998. С. 27–38.
- Костина Е.Е. Макробентос литорали бухты Кратерной и Горячего пляжа (Курильские острова) // Мелководные газогидротермы и экосистема бухты Кратерной (вулкан Ушишир, Курильские острова). Книга II: Биота. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. С. 4–35.
- Костина Е.Е., Васина Г.С. Анализ сходства видового состава макробентоса биономических типов литорали Вьетнама // VI съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. Мурманск: Полярная правда. 1991. С. 65–66.
- Костина Е.Е., Васина Г.С., Гусарова И.С., Малюткина М.В. Макробентос литорали островов Вьетнама. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 1992. 128 с. Деп. в ВИНТИ 11.08.92, № 2606-B92.
- Костина Е.Е., Спирина И.С., Янкина Т.А. Распределение макробентоса на литорали залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1996. Т. 22, № 2. С. 81–88.
- Кудряшов В.А. Биономическая структура фауны бокоплавов (Amphipoda) литорали Шантарских островов (Охотское море) // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 2. С. 197–207.
- Кудряшов В.А., Звягинцев А.Ю. Состав и распределение фауны разноногих раков в обрастаниях естественных субстратов на литорали Тауйской губы Охотского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1975. С. 137–166.
- Кудряшов В.А., Кусакин О.Г. Региональные особенности биологии литорали северо-западной Камчатки // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. Второй Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. Ч. 1. С. 35–37.
- Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Иванова М.Б. О фауне и флоре осушной зоны Шантарских островов // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 22–63.
- Кусакин О.Г. К фауне и флоре осушной зоны острова Кунашир // Тр. проблем. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. 1956. Вып. 6. С. 98–115.
- Кусакин О.Г. Сезонные изменения на литорали южных Курильских островов // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1958а. Т. 3. С. 116–130.
- Кусакин О.Г. Литораль южных Курильских островов, ее фауна и флора: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 1958б. 20 с.
- Кусакин О.Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1961. Вып. 7. С. 312–343.
- Кусакин О.Г. Некоторые особенности населения осушной зоны Курильских островов // Реф. науч. работ ИБМ ДВФ СО АН СССР. Владивосток: ДВФ СО АН СССР. 1969. Вып. 1. С. 101–104.
- Кусакин О.Г. Некоторые итоги изучения качественного и количественного состава макробентоса осушной зоны Курильских островов // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов: Материалы симпозиума. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1970. С. 273–277.
- Кусакин О.Г. Гидробиологические исследования Института биологии моря на литорали дальневосточных морей СССР // Науч. сообщ. ИБМ ДВНЦ АН СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1971. Вып. 2. С. 134–135.
- Кусакин О.Г. Состав и распределение макробентоса в осушной зоне острова Симушир Курильской гряды // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976а. С. 5–21.