

Федеральное агентство научных организаций
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения Российской академии наук

На правах рукописи

БУТОВ ИВАН ВЛАДИМИРОВИЧ

**ЛИТОРАЛЬНАЯ ФЛОРА ОСТРОВОВ
МАЛОЙ КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ**

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук

Малютина Марина Валентиновна

Владивосток – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. МАКРОФИТЫ ЛИТОРАЛИ И СУПРАЛИТОРАЛИ ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И МЕСТООБИТАНИЯ, ЗНАЧЕНИЕ.....	10
1.1 История исследований литоральных макроводорослей в Курило-Сахалинском регионе.....	10
1.2 История изучения, особенности биологии и жизненные формы сосудистых растений супралиторали южных Курильских островов.....	16
1.3 Эколого-биологические особенности макрофитов литорали.....	19
1.4 Биономическая типология литорали южных Курильских островов.....	24
1.5 Значение и область применения литоральных макрофитов	32
Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	37
Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	62
Глава 4. СОСТАВ ЛИТОРАЛЬНОЙ ФЛОРЫ О. ШИКОТАН ДО ЗЕМЛЕТРЯСЕНИЯ.....	69
4.1 Таксономический состав литоральной флоры.....	69
4.2 Зонально-географический состав литоральной флоры.....	79
4.3 Эколого-ценотический состав литоральной флоры	91
4.4 Влияние антропогенной нагрузки и уровня сейсмоактивности на состав и структуру литоральной флоры б. Крабовая о. Шикотан	103
Глава 5. СОСТАВ ЛИТОРАЛЬНО-СУПРАЛИТОРАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ МКГ ПОСЛЕ ЗЕМЛЕТРЯСЕНИЯ	117
5.1 Таксономический состав литоральной флоры.....	117
5.2 Зонально-географический состав литоральной флоры.....	127
5.3 Эколого-ценотический состав литоральной флоры	135
5.4 Состав сосудистых растений супралиторали островов МКГ.....	146
Глава 6. УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ МАЛОЙ КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ.....	156
6.1 Особенности формирования флоры Малой Курильской гряды	156
6.2 Особенности супралиторальной флоры МКГ	159
6.3 Динамика литоральной флоры МКГ до и после землетрясения....	165
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	170
ВЫВОДЫ.....	173
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	174
ПРИЛОЖЕНИЕ	197

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Водоросли-макрофиты, морские травы и галофильные наземные растения, располагаясь поясами в литоральной и супралиторальной зонах, занимают важное место в биоценозах, поскольку являются средообразующими компонентами многих прибрежных экосистем. Обладая большим продукционным потенциалом, водоросли служат пищей для обитателей мелководья и морских побережий. Беспозвоночные животные и рыбы находят в зарослях макрофитов пищу и укрытие от хищников, многие гидробионты откладывают на водную растительность свою икру. Водоросли и морские травы являются ценным промысловым ресурсом, так как содержат большой спектр веществ, применяемых в медицине, косметике и многих других областях (Кулепанов, 2012).

Основными группами макрофитобентоса любого района являются красные, бурые и зеленые водоросли. Соотношение этих групп в различных участках побережья Дальнего Востока России является следующим: по числу видов и надвидовых таксонов преобладают красные водоросли; бурые водоросли обычно занимают в прибрежных донных флорах промежуточное положение (Перестенко, 1980; Ключкова, 1996; Левенец, 2011 и др.). Зеленые водоросли представлены наименьшим числом видов; увеличение их доли в составе фитобентоса свидетельствует о повышенной антропогенной нагрузке на бентосные сообщества (Галышева, 2004; Березовская и др., 2004).

В настоящее время насущной является необходимость изучения флоры и растительности районов, которые по разным причинам до сих пор являются недостаточно исследованными. К числу слабо изученных во флористическом отношении, но важных с точки зрения охраны окружающей среды и использования растительных ресурсов, районов относится прибрежная зона островов Малой Курильской гряды (МКГ).

Литораль, или осушная зона, расположена в сфере воздействия приливов. За ее нижнюю границу принимается нуль глубин, а за верхнюю – наибольшее повышение приливного уровня. Супралитораль, или зона

заплеска, – участок суши на границе с морем, который расположен выше уровня максимального прилива и во время сильных штормов покрывается водой прибоя. Организмы, обитающие в данных зонах, подвергаются воздействию двух сред: воздушной и водной, в том числе и экстремального характера. Эта часть побережья характеризуется специфическим комплексом экологических условий: повышенная засоленность субстрата, суточные, недельные, месячные и сезонные колебания температуры воздуха и воды, высокая солнечная инсоляция, сильные морские ветра. В результате непостоянства условий в пределах данных зон формируется стойкая эврибионтная макрофлора, имеющая физиологические и биохимические приспособления к неблагоприятным условиям среды.

Литорально-супралиторальная флора островов МКГ характеризуется высоким видовым разнообразием. Доступность литорали для непосредственного наблюдения и исследования во время отлива, а также своеобразие условий обитания делает ее удобным объектом для изучения таксономического, зонально-географического, эколого-ценотического состава, степени антропогенной нагрузки и уровня сейсмической активности на структуру флоры.

Степень разработанности выбранной темы. Во флористическом отношении морские макрофиты островов МКГ изучены неравномерно. Например, о-в Шикотан, самый большой остров в этой гряде, был исследован пятью экспедициями. Флору других островов (Юрий, Зеленый и т.д.) изучали эпизодически, при этом результаты не были опубликованы. Исследования по систематике, биологии, экологии и распространению ряда таксономических групп макрофитов южнокурильского района опубликованы П.В. Ушаковым (1951), О.Г. Кусакиным с соавторами (1974, 1999а, б, 2000а, б), А. Д. Зиновой и Л.П. Перестенко (1974), М.Б. Ивановой с соавторами (2001), М.В. Суховеевой и А. В. Подкорытовой (2006), Н. В. Евсеевой (2009, 2014), И.В. Журавлевой, А. П. Король (2010), А. П. Цурпало (2008, 2009) и другими.

Уникальная и разнообразная флора сосудистых растений Курильских

островов неоднократно привлекала внимание исследователей (Воробьев, 1948; Егорова, 1965). После создания заказника «Малые Курилы» в 1972 г. и заповедника «Курильский» в 1984 г. начался новый этап изучения растительности этой части Дальневосточного региона. Были обследованы самые разнообразные экотопы: от сублиторали до высокогорий (Баркалов, 2003, 2009). Однако флористический состав супралиторали островов Малой Курильской гряды изучен недостаточно полно.

Слабая изученность разнообразия литоральной и супралиторальной флоры, отсутствие анализа структуры и состава локальных флор в разных экологических условиях (степень антропогенной нагрузки и сейсмической активности) не дают представления о реальном видовом богатстве данного района и не позволяют делать таксономические, зонально-географические и экологические обобщения.

Целью данной работы является изучение разнообразия макрофитов литорали и супралиторали островов Малой Курильской гряды в разных экологических условиях (степень антропогенной нагрузки, уровень сейсмической активности).

Задачи исследования включали:

1. Установить таксономический состав литорально-супралиторальной флоры островов Малой Курильской гряды.
2. Изучить зонально-географический состав литорально-супралиторальной флоры островов МКГ.
3. Установить эколого-ценотический состав литорально-супралиторальной флоры островов МКГ.
4. Проанализировать влияние степени антропогенной нагрузки и сейсмической активности на структуру данной флоры.

Научная новизна. В основе работы лежат сборы, выполненные сотрудниками ИБМ ДВО РАН в 1987 и 1997 г. в ходе комплексных литоральных экспедиций, а также собственные данные, полученные в 2013 г. Общий объем гербарного материала – около 700 листов.

Впервые установлен таксономический, зонально-географический и эколого-ценотический состав литорально-супралиторальной флоры островов МКГ, выявлено влияние степени антропогенной нагрузки и уровня сейсмической активности на структуру данной флоры.

Девять видов водорослей и один вид сосудистых растений впервые указываются для флоры исследуемого района, 30 видов макрофитов являются новыми для литоральной флоры о. Шикотан.

Данная флора включает не менее 141 вида макрофитов, в том числе 115 видов макроводорослей (54 – красные, 40 – бурые, 21 – зеленые) и 26 видов сосудистых растений (5 – морские травы, 21 – наземные растения).

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют известные представления о видовом богатстве и разнообразии флоры литоральной и супралиторальной зон островов МКГ. Анализ таксономического, фитогеографического и эколого-ценотического состава флоры в разных экологических условиях среды позволяет понять степень их влияния на различные фито- и биоценозы.

Методология и методы диссертационного исследования. Сбор водорослей и морских трав выполняли на литорали в период отлива по стандартной хорологической методике (Кусакин и др., 1974); галофиты – в супралиторали. На изучаемом участке литорали и супралиторали выполняли гидробиологический разрез перпендикулярно береговой линии. Предварительно визуально оценивали распределение сообществ, выделяя их по доминирующим (часто поясообразующим) видам макрофитов.

В данной работе применены общепринятые методики таксономической обработки фикологического материала. Макрофиты промывали в морской воде, затем известковые формы и мелкие водоросли на камнях сушили на воздухе, этикетировали и закладывали в герметичные пакеты. Крупные водоросли с мясистым слоевищем после измерения длины, ширины и сырого веса каждого экземпляра сушили целиком под навесом, затем в скатках в сухом вентилируемом помещении. Средние формы раскладывали на листах и

сушили в гербарных папках путем удаления излишков влаги. Мелкие формы фиксировали 70%-ным раствором спирта.

Идентификацию водорослей проводили под световым микроскопом Olympus, временные срезы изготавливали вручную. Для идентификации водорослей использовали определители К.Л. Виноградовой (1974, 1979), Л.П. Перестенко (1980, 1994), Н.Г. Клочковой (1996) и др. Современные названия видов и надвидовых таксонов макрофитов указывали в соответствии с мировой электронной базой: www.algaebase.org (Guiry, Guiry, 2016).

Таксономическую принадлежность сосудистых растений определяли по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985 – 1996). Географические и эколого-ценотические элементы флоры выделяли с учетом рекомендаций В.Ю. Баркалова (Баркалов, 2009). Жизненные формы супралиторальных видов растений характеризовали по классификации А.Б. Безделева и Т.А. Безделева (Безделев, Безделева, 2006).

Положения, выносимые на защиту:

1. На типично морских участках литорали островов Малой Курильской гряды в стабильных условиях независимо от степени антропогенной нагрузки доминируют широкобореальные виды. На опресненных участках литорали преобладают широко распространенные в Северном полушарии или в Мировом океане виды водорослей.

2. Сейсмические перестройки береговой линии создают условия для преобладания широко распространенных видов водорослей в литоральной флоре морских участков и низкобореальных видов в опресненных участках.

3. Изменение ценотического состава литоральной флоры после землетрясения обусловлено снижением общего количества видов и сменой видового состава бурых и, особенно, красных водорослей.

Личный вклад автора заключается в сборе, фиксации и обработке материала в ходе экспедиции на НИС «Профессор Гагаринский» (2013 г.); идентификации литоральных и супралиторальных макрофитов, выполнении статистической и графической обработки полученных данных, их анализа,

обобщения и сопоставления с имеющимися литературными данными, а также в подготовке публикаций.

Степень достоверности результатов. Достоверность полученных данных обеспечена применением стандартных фикологических методик при сборе макрофитов в разные периоды исследования, большим объемом проанализированного материала (около 700 гербарных листов), а также использованием многочисленных литературных данных. Достоверность полученных результатов подтверждается их публикацией в рецензируемых научных журналах, а также успешной апробацией на международных конференциях.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на научно-технической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых Дальрыбвтуза (Владивосток, 2012); Российско-Китайском билатеральном симпозиуме по изучению влияния глобальных изменений на состояние морских экосистем в северо-западной части Тихого океана (Russia-China Bilateral Symposium on Marine Ecosystems under the Global Change in Northwestern Pacific) (Владивосток, 2012); X Дальневосточной конференции по заповедному делу (Благовещенск, 2013); Международной научной конференции «Экология окраинных морей и их бассейнов» (Ecology of the marginal seas and their basins – 2013) (Владивосток, 2013); на ежегодных научных конференциях ИБМ ДВО РАН (Владивосток, 2014, 2015, 2016).

Публикации. Автор 11 научных работ. По теме диссертации опубликовано 3 печатных статьи в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты на соискание ученой степени кандидата наук, 5 статей в сборниках материалов международных и региональных конференций и симпозиумов.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы, а также приложения. Объем диссертации составляет 233 страницы. Работа

проиллюстрирована 52 рисунками и 19 таблицами. Список литературы состоит из 244 наименований, из них 116 на иностранных языках. Приложение на 35 страницах представлено аннотированным списком 120 видов литоральных макрофитов.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю к.б.н. М.В. Малютиной за всестороннюю помощь и поддержку в работе. Благодарю студентов Дальневосточного, Томского и Московского университетов и сотрудников ИБМ ДВО РАН, участвовавших в экспедициях 1987 и 2013 гг.: О.Г. Кусакина, М.Б. Иванову, Л.А. Рогаченко, О.Н. Павлюк, Е.Е. Костину, О.Е. Чайка, Т.Ф. Тараканову, А.В. Рыбакова, Г.Н. Бужинскую, Н.Г. Купину, А.П. Цурпало, И.А. Катина, А.А. Баланова, В.В. Земнухова. За помощь в статистической обработке материалов автор искренне благодарит к.б.н. В.А. Паренского (ИБМ ДВО РАН). Особую признательность выражаю к.б.н. С.В. Нестеровой (БСИ ДВО РАН), д.б.н. В.Ю. Баркалову (БПИ ДВО РАН) и к.б.н. И.Р. Левенец (ИБМ ДВО РАН) за помощь в определении видов и критическое прочтение рукописи.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы «Динамика морских экосистем в условиях глобальных климатических изменений и антропогенного воздействия» (№ госрегистрации 115081110035); а также при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ДВО РАН «Дальний Восток» (проект № 15-I-6-059; проект № 15-I-6-056).

ГЛАВА 1. МАКРОФИТЫ ЛИТОРАЛИ И СУПРАЛИТОРАЛИ ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И МЕСТООБИТАНИЯ, ЗНАЧЕНИЕ

1.1 История исследований литоральных макроводорослей в Курило-Сахалинском регионе

На протяжении многих десятилетий существует проблема сохранения и рационального использования биологического разнообразия в Мировом океане. Осознание огромного объема ожидаемого биоразнообразия, высокая скорость вымирания современных видов из-за разрушения прибрежных экосистем, недостаточные темпы инвентаризации и каталогизации существующего разнообразия морской биоты – все это в целом требовало комплексного изучения морских сообществ и их обитателей от береговой линии до океанического дна (Адрианов, 2004).

Исследование литоральной зоны морских акваторий всегда вызывало большой интерес у ученых-систематиков, занимающихся изучением различных групп организмов, от микроводорослей до беспозвоночных животных и рыб. В современном понимании литораль как среду обитания и как вертикальную зону моря впервые выделил Форбс (Forbes, 1851). На врезке к составленной в 1854 г. (Hall, 1964) «Карте распределения морской жизни преимущественно на примере моллюсков, рыб и лучистых животных» для второго издания «Физического атласа природных явлений» (Forbes, 1856) была приведена диаграмма вертикальных зон. На ней, помимо 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 английское написание «intertidal zone» – приливо-отливная зона), простирающаяся до нуля глубин. За последний принимают средний уровень моря, не совпадающий с уровнем максимального отлива, теоретически возможного по астрономическим причинам. В России высота над уровнем моря

традиционно привязывается к отметке Кронштадского футштока (Кафанов и др., 2004).

В России первые систематические исследования литоральной биоты и сообществ были выполнены на литорали Кольского залива, Западного и Восточного Мурмана Е.Ф. Гурьяновой, И.Г. Заксом и П.В.Ушаковым в 1929–1930 гг. С развитием гидробиологических исследований в российских дальневосточных морях (Кусакин, Чавтур, 2000а, б) эти ученые продолжили работу на литорали Охотского моря (Ушаков, 1951), Командорских островов и юго-западного Сахалина.

Большим импульсом для изучения российскими учеными водорослевых сообществ Курильских островов послужили многочисленные японские работы и, главным образом, сводка М. Нагаи (Nagai, 1940-1941), в которой приводится 187 видов. В статьях С. Уеда (Ueda, 1933) и Т. Киносита (Kinosita, 1943) есть сведения о больших ресурсах водорослей у Курильских островов, и о том, что особенно велики заросли промысловых водорослей на мелководьях у островов МКГ. Содержатся в японских работах указания и на обилие ламинариевых бурых водорослей у ряда островов МКГ: Зеленый, Юрий и др. (Рыбаков, 1968).

Новый этап изучения дальневосточных литоральных сообществ ознаменовался проведением Курило-Сахалинской морской комплексной экспедицией Зоологического института АН СССР и ТИНРО, работавшей в течение летних сезонов 1947-1949 гг. под руководством Г.У. Линдберга у берегов южного Сахалина, в южной части Охотского моря и в водах южных Курильских островов. В период этих исследований Е.Ф. Гурьяновой были собраны обширные коллекции водорослей, в том числе и с литорали, что дало возможность пополнить сведения не только о составе водорослевой флоры, но и о характере их распространения и распределения. По данным экспедиции установлено, что у южных Курильских островов произрастает 194 вида, из которых 26 видов упоминаются впервые (Зинова, 1959).

В начале 1967 г. с организацией Отдела биологии моря (ОБМ) ДВФ СО АН СССР, а затем Института биологии моря (ИБМ) ДВНЦ АН СССР под руководством О.Г. Кусакина была развернута широкая, не имеющая аналогов в мировой практике, программа исследований литоральной биоты российских дальневосточных морей. По единой количественной методике, опробованной первоначально О.Г. Кусакиным и Т.Ф. Таракановой на литорали островов Кунашир и Шикотан в 1963-1964 гг., были изучены литоральные сообщества практически всего дальневосточного побережья России (Кусакин, Тараканова, 1977). При этом установлено, что распределение макробентоса определяется фацией. На твердых субстратах виды-эдификаторы, в том числе макрофиты, формируя агрегации, становятся средообразующими и определяют распределение остальных организмов (Иванова, Цурпало, 2015).

Курило-Сахалинский регион и, в частности, острова МКГ на протяжении нескольких десятилетий привлекали внимание российских ученых, особенно при изучении их таксономического состава, а также определении промысловых запасов.

В 1949 г. Г.И. Гайл публикует данные о промысловых водорослях о. Сахалин и Курильской гряды (Гайл, 1949). Анализируя имеющейся на тот момент времени материал, он приходит к выводу, что по самым скромным подсчетам с подводных лесов и лугов Сахалинского и Курильского побережья ежегодно можно было снимать урожай в 400 тыс. т. сырых водорослей. Такая масса органического вещества могла играть существенную роль в хозяйстве всего дальневосточного региона.

Огромное значение имел таксономический анализ данной растительности морей, омывающих о. Сахалин и Курильскую гряду. Было отмечено, что зеленые водоросли не играют большой роли, тогда как бурые водоросли составляют подавляющую массу морской растительности, в основном за счет ламинариевых. Что касается красных водорослей, то при наличии здесь мощного водорослевого пояса бурых, багрянки отходят на

второй план. Однако нередко заросли красных Rhodophyta имеют практическое значение – их используют в пищевой промышленности. Так, выявленные Г.И. Гайлом крупные промысловые скопления анфельции в зал. Измены (о. Кунашир) и лагуне Буссе (зал. Анива, о. Сахалин) до сих пор служат объектом для исследований и доступным промысловым агароносом.

В 1987 г. в данный район была организована крупная литоральная экспедиция, в состав двух отрядов входили около 30 человек. О масштабах этих исследований говорит то, что только одним отрядом было выполнено 16 гидробиологических разрезов в 7 бухтах о-ва Шикотан (Иванова, 2010).

В 1997 г. лабораторией хорологии Института биологии моря ДВО РАН проведена комплексная экспедиция на литораль Курильских островов с целью подробного изучения осушной зоны б. Крабовой о. Шикотан. В этой бухте в течение многих лет наблюдали прогрессирующее антропогенное загрязнение литоральной зоны. Однако в ходе рекогносцировочных работ в 1996 г. было отмечено существенное самоочищение бухты. Экспедиция 1997 г. установила, что ряд литоральных сообществ б. Крабовой восстановился. Это связано с катастрофическим погружением литоральной зоны о. Шикотан в океан в результате землетрясения, произошедшего в 1994 г. (Кусакин, 1994; Кусакин и др., 1999а, б; Кусакин, Цурпало, 1999; Латышев и др., 1999; Цурпало, 2008; 2009 и др.).

В 1998–1999 гг. в рамках Международной экспедиции Биолого-почвенного института ДВО РАН на НИС «Академик Опарин» в район Курильских островов, Н.Г. Купина, сотрудница лаборатории хорологии Института биологии моря ДВО РАН, провела большую исследовательскую работу, направленную исключительно на анализ литоральных макрофитов. Ею были произведены обширные альгологические сборы на 19 островах Курильской гряды. Детально исследован состав, распределение, обилие и состояние фертильности литоральных макрофитов в бухтах о-ва Юрий и о-ва Зеленый. Всего было изготовлено более 1500 гербарных листов и около 400 сухих и формалинных образцов водорослей (Экспедиция..., 1999).

Большой вклад в изучение макрофитов литоральной зоны южных Курильских островов внесла к.б.н, ст.н.с. СахНИРО Н.В. Евсеева. Она на протяжении более двадцати лет, с 1989 по 2010 гг., работала в данном направлении, что в итоге позволило сформировать список видов водорослей литорали и верхней сублиторали южных Курильских островов. Он включает 293 вида, в том числе 41 – Chlorophyta, 78 – Ochrophyta, Phaeophyceae и 174 – Rhodophyta. Также ею было установлено, что с учетом близости района к Курильской островной гряде, по которой проходит миграция водорослей в обоих направлениях, а также присутствия большого числа эфемеров, сроки вегетации которых могут меняться при гидрологических флуктуациях, флористический список может пополняться как новыми для науки, так и ранее не обнаруженными в этом районе видами (Евсеева, 2013).

В 2013 г. сотрудниками лаборатории ихтиологии и хорологии Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН проведена экспедиция в район южных Курильских островов. За месяц полевых работ автору, совместно с литоральной группой, удалось выполнить 9 стандартных гидробиологических разрезов: на о-ве Кунашир в б. Первухина – 1, на о-ве Шикотан в б. Крабовая – 6, в бухтах Отрадная и Горобец – по 1 разрезу. Также был осуществлен качественный сбор макробентоса на литорали островов Юрий и Зеленый (МКГ). Собрано 99 количественных и 11 качественных проб макробентоса. Изготовлен гербарий в количестве 140 гербарных листов, засушено 10 слоевищ ламинариевых водорослей. В результате систематической обработки материала впервые установлен таксономический состав литоральной флоры островов МКГ, которая включает не менее 95 видов макроводорослей, из которых 44 – красные. 30 – бурые и 19 – зеленые, а также 19 видов сосудистых растений, обитающих в супралиторали.

Таким образом, к настоящему времени сведения об изучении состава, распределения и местонахождения перспективных промысловых зон водорослей-макрофитов в зоне островов МКГ (кроме о. Шикотан) весьма

немногочисленны. В течение последних десятилетий исследования, затрагивающие небольшие острова Курильской гряды, не проводились. В связи с постоянно растущим исследовательским интересом охватить ранее неизученные районы, к которым относится литораль МКГ, изучение водорослей-макрофитов приобретает особую актуальность.

Во флористическом отношении морские макрофиты островов МКГ изучены неравномерно. Например, о-в Шикотан, самый большой остров в этой гряде, был исследован пятью экспедициями. Флору других островов (Юрий, Зеленый и т.д.) изучали эпизодически, при этом результаты не были опубликованы. Исследования по систематике, биологии, экологии и распространению ряда таксономических групп макрофитов южнокурильского района были опубликованы П.В. Ушаковым (1951), О.Г. Кусакиным с соавторами (1974, 1999а, б, 2000а, б), А. Д. Зиновой и Л.П. Перестенко (1974), М.Б. Ивановой с соавторами (2001), М.В. Суховеевой и А.В. Подкорытовой (2006), Н.В. Евсеевой (2009, 2014), И.В. Журавлевой, А.П. Король (2010), А.П. Цурпало (2008, 2009) и другими.

1.2 История изучения, особенности биологии и жизненные формы сосудистых растений супралиторали южных Курильских островов

Уникальная и разнообразная флора Курильских островов неоднократно привлекала внимание исследователей (Воробьев, 1948; Егорова, 1965). После создания заказника «Малые Курилы» в 1972 году (ЗМК) и заповедника «Курильский» (КЗ) в 1984 году начался новый этап изучения растительности этой части Дальневосточного региона. Были обследованы самые разнообразные экотопы: от сублиторали до высокогорий (Баркалов, 2003; баркалов, 2009). Однако флористический состав супралиторали островов МКГ изучен недостаточно полно.

Изучение сосудистых растений, обитающих в супралиторальной зоне южных Курильских островов, в основном проводилось в совокупности с исследованием видов из других мест обитания, таких как высокогорье, леса, луга и болота и т.д. Виды местной флоры Курильских островов по сходству общего распространения были отнесены к 6 типам ареалов: циркумполярному, евразийскому, азиатско-американскому, азиатскому, восточноазиатско-южноазиатскому, восточноазиатскому (Баркалов, 2009). В циркумполярный тип были включены виды с голарктическими и космополитными ареалами. Восточноазиатский тип ареала включал виды, распространенные в Восточноазиатской флористической области (Тахтаджян, 1978).

В.Ю. Баркаловым был выделен приморский флористический комплекс. В его состав были включены растения, обитающие на приморских песках и галечниках (собственно в супралиторали), а также те, что растут в море, на морских террасах, скалах у моря, находящихся под воздействием прибоя, и на маршах. Установлено, что данный комплекс включает 86 видов, при этом вычленение супралиторальных видов не проводили (Баркалов, 2009).

Супралитораль, будучи пограничной областью между сушей и морем, представляет собой весьма своеобразный экотоп, для которого характерно уникальное сочетание климатических, экологических и почвенных факторов.

Для супралиторальной зоны российского Дальнего Востока (РДВ) характерен специфический комплекс экологических условий. Это повышенная засоленность субстрата, колебания температуры воздуха и воды (суточные, недельные, месячные и сезонные), высокая солнечная инсоляция, сильные морские ветра. Морским побережьям РДВ присущи следующие особенности:

- 1) динамичность средообразующих факторов;
- 2) жесткий эколого-климатический режим, включающий переменное влияние ветров, а также их иссушающее воздействие зимой;
- 3) глубокое промерзание почвы, более низкие температуры вегетационного периода в сравнении с континентальными районами; высокий уровень влажности в летний период года;
- 4) засоление почв в прибрежной полосе, постоянная их подвижность, бедность питательными веществами.

Таким образом, условия существования в супралитории крайне тяжелы. Именно поэтому внешний облик растений, привычный для морского побережья, совершенно не типичен для тех же видов, рожденных вдали от моря. Непостоянство условий существования определяет формирование экологической группы растений, представленной в основном галофитами.

Исследование растений супралитории, изучение разнообразия их жизненных форм и путей развития в онтогенезе отражают приспособленность к своеобразным экологическим условиям и являются важным критерием для эколого–морфологической характеристики прибрежно-морских фитоценозов.

Для семенных растений РДВ выделена 471 конкретная жизненная форма, относящаяся к 10 основным типам жизненных форм (Безделев, Безделева, 2006). По положению почек возобновления в неблагоприятный период, степени древесности побега, а также, частично, по положению побега в пространстве и числу побегов выделяют основные типы жизненных форм: 1) деревья; 2) кустарники; 3) кустарнички; 4) стланцы; 5) стланчики; 6)

деревянистые лианы; 7) полукустарники; 8) полукустарнички; 9) травы; 10) травянистые лианы.

По числу плодоношений растения делят на две группы – монокарпики и поликарпики. Эти группы идентичны одно-двулетним и многолетним растениям, за исключением своеобразной группы многолетних монокарпиков. К ним относятся представители трех семейств: *Apiaceae*, *Asteraceae* и *Crassulaceae*.

Многолетнее побеговое тело растения может нарастать моноподиально (верхушечная почка сохраняется в течение всей жизни растения) или симподиально (после отмирания верхушечной почки ее место занимает одна из ниже расположенных почек).

По структуре наземного побега выделяют виды с удлинённым, полурозеточным и розеточным побегом. По строению подземных органов выделяют 5 групп:

- 1) тонко-длиннокорневищные;
- 2) тонко-длиннокорневищно-кистекарневые;
- 3) тонко-длинно-короткокорневищные;
- 4) тонко-длинно-короткокорневищно-кистекарневые;
- 5) толсто-длиннокорневищные (Бездедев, Безделева, 2006).

Таким образом, экологические условия супралиторали определяют набор растений, приспособленных к жизни на морском побережье. Исследование жизненных форм сосудистых растений, позволяет понять, какие морфологические и биологические приспособительные особенности, соответствующие конкретным условиям окружающей их среды они приобрели в процессе длительного исторического развития.

1.3 Эколого-биологические особенности макрофитов литорали

Для литорали, особенно скалистой и каменистой, характерна очень четкая вертикальная стратификация растений и животных, которые образуют не менее 3, а иногда 8 и больше отчетливых поясов. Основу каждого из поясов составляют 1-3 доминирующих вида; обычно это крупные макрофиты (Кусакин, 1977). Большинство доминирующих организмов и, по сути дела, все литоральные сообщества, как правило, имеют резкие и устойчивые границы распространения, хотя большая часть абиотических факторов среды изменяется плавно (Charman, 1973). Сопоставляя вертикальную зональность растений и животных с характеристиками приливо-отливных колебаний уровня, многие исследователи пытались найти корреляцию между ними и выявить критические уровни, на которых происходит смена литоральных сообществ. Такие уровни установлены в различных районах Великобритании (Colman, 1933; Charman, 1943; Evans, 1947a, 1947b, 1949), Тихоокеанского побережья Северной Америки (Doty, 1946), Новой Зеландии (Dellow, 1950; Carnahan, 1952), Индии (Rao, 1962) и в других районах Мирового океана. К сожалению, критические уровни обычно не соответствуют друг другу, так как в различных районах приливы различаются, а в разных местообитаниях одного и того же района на зависимость распределения организмов от приливных уровней влияют и другие факторы.

Складывается ощущение, что вертикальная зональность литоральных организмов и сообществ должна устанавливаться в прямой зависимости от их способности переносить пребывание без воды, т. е. от продолжительности осушения. Действительно, растения и животные, обитающие в верхних частях литорали, выдерживают значительно более длительное осушение, чем живущие ниже. Ведущую роль в способности переносить осушение играет толерантность к высыханию. Установлена прямая корреляция между этой толерантностью и уровнем поселения литоральных водорослей и животных. Виды с широким вертикальным распространением в пределах литоральной зоны более пластичны по отношению к различным факторам, в том числе и к

высыханию. Высокая температура воздуха, ветер и интенсивность солнечной радиации увеличивают скорость высыхания, а прибой, высокая влажность воздуха и туманы, наоборот, уменьшают ее.

Морские водоросли обладают широким спектром защитных реакций для того, чтобы противостоять вышеуказанным экологическим нагрузкам во время отлива (Patrick et al., 2010). Например, для борьбы с температурным стрессом, водоросли могут активировать белки теплового шока (HSPs) и поддерживать метаболизм во время роста температуры (Li, Brawley, 2004; Henkel, Hofmann, 2008). Для того, чтобы замедлить процесс обезвоживания, некоторые виды водорослей удерживают воду во время своего роста, формируя слоевища в виде плотного дерна (Hay, 1981; Padilla, 1984; Taylor, Hay, 1984) или в виде мешка, заполненного водой (Oates, 1985; Matta, Chapman, 1995). Другие водоросли легко обезвоживаются, увлажняясь и восстанавливаясь только во время прилива (Bell, 1993; Lipkin et al., 1993). Для предотвращения фотоингибирования макрофиты могут корректировать свой пигментный состав в условиях высокой освещенности (Beach, Smith, 1996) или рассеивать энергию света в виде тепла (Fork et al., 1986).

Однако, когда отливы происходят в очень жаркие и солнечные дни, литоральные водоросли часто подвергаются физиологическим повреждениям и «обесцвечиваются» (Hodgson, 1981; Scrosati, DeWreede, 1998; Hunt, Denny, 2008). В результате обесцвечивания водорослей наступает деградация и потеря фотосинтезирующих пигментов, что нередко приводит к их гибели (Hodgson, 1981; Davison, Pearson, 1996; Biebl, 1952; Clark et al., 2004; Irving, et al., 2004).

Кроме того, многочисленные исследования показали, что тепло- и холодоустойчивость организмов в пределах одной климатической зоны тесно коррелирует с уровнем, занимаемым растениями на литорали и, кроме того, меняется по сезонам. Зимой повышается холодоустойчивость, а летом – теплоустойчивость. Население верхних горизонтов литорали обладает также большей резистентностью к изменениям солености и колебаниям любых

других постепенно изменяющихся абиотических факторов по сравнению с населением нижних горизонтов литорали, не говоря уже о сублиторали. Таким образом, эврибионтность, в общем характерная для всех литоральных организмов, увеличивается по мере повышения горизонта обитания вида.

Выявлены физиологические адаптации литоральных водорослей-макрофитов: фукусы могут обитать в погруженном состоянии на глубине до 5 м. Длительность выживания растений при отсутствии приливо-отливного цикла зависит от степени их обрастания эпибионтами и наличия фитофагов (Рыжик и др., 2014). Фукусы способны переходить с фотоавтотрофного на эндогенный способ питания, приспособляясь к длительному отсутствию освещения, например, в зимний период (Воскобойников и др., 2006). Ламинарии могут приспособливаться к длительному отсутствию освещения путем дифференциации пластины (Макаров и др., 2006).

Показано отсутствие деградационных изменений у бурых водорослей-фукоидов на тканевом и клеточном уровнях в условиях длительной темноты, что говорит о возможности их перехода с фотоавтотрофного на эндогенный способ питания (в зимний период в естественных условиях и в летний период в ходе суточного эксперимента).

Показана возможность обитания двух видов фукуса в погруженном состоянии на глубине до 5 м. Установлено, что длительность выживания растений при отсутствии приливо-отливного цикла зависит от степени их обрастания эпибионтами и наличия фитофагов. Для долговременного выращивания водорослей на плантации-биофилт্রে необходимо подвергать фукоиды периодическому осушению (Рыжик и др., 2014).

Выявлены адаптации макрофитов и беспозвоночных к совместному обитанию. Так, морские ежи и водоросли вырабатывают приспособления на трофическом и репродуктивном уровнях, позволяющие им выживать при совместном существовании. Они установлены для серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* и бурой ламинариевой водоросли *Saccharina (Laminaria) japonica* (Агаркова, 2007). Молодая сахарина первого года жизни

не поедается ежом, поскольку синтезирует вещества, ингибирующие пищевые и репродуктивные функции *S. intermedius*. Питаясь выбросами *S. japonica*, оторванной от грунта штормами, серый еж очищает побережье от разрушенных растений и выполняет санитарную функцию, поедая старые отспорносившие растения. Морской еж *S. intermedius* освобождает субстрат для прорастания вновь осевших спор водоросли (Агаркова, 2007).

Литорально-верхнесублиторальные виды морских ежей: серый еж *S. intermedius* и, особенно, черный еж *Mesocentrotus (Strongylocentrotus) nudus* предпочитают твердые грунты и талломы крупных водорослей. В течение года они совершают небольшие вертикальные миграции в преднерестовые период. Черный морской еж является стеноэдафичным, литофильным видом и чаще населяет мелководные прибойные участки. Молодь обоих видов предпочитает смешанные каменисто-песчаные грунты. Черный морской еж более теплолюбивый. Процесс размножения данного вида контролируется экзометаболитами, выделяемыми микро- и макроводорослями (Кафанов, Павлючков, 2001).

Морские ежи иногда полностью выедают заросли прибрежных макрофитов и регулируют подобным образом видовой состав и показатели обилия других донных беспозвоночных, рыб и морских млекопитающих. Несмотря на всеядность, морские ежи предпочитают питаться водорослями, морскими травами, а также детритом. Сахарина является наиболее важной пищей для морских ежей, способствующей хорошему развитию их гонад. Установлено, что процессы размножения ежей в зал. Петра Великого Японского моря зависят от совокупности различных факторов, в том числе от состава и доступности растительной пищи. При этом у серого морского ежа *S. intermedius* лучшие показатели состояния половых желез наблюдаются в биотопах с чистыми зарослями сахарины и со смешанными зарослями при наличии в фитоценозе сахарины. Для черного морского ежа *M. nudus*, повсеместно преобладающего в скоплениях морских ежей в зал. Петра

Великого, присутствие сахарины не является обязательным для хорошего цвета гонад (Калинина и др., 2000).

Помимо конкуренции за субстрат, на исход которой влияют абиотические факторы, большую роль в установлении нижних границ сообществ могут играть пищевые взаимоотношения. В нижней литорали зональность водорослей могут в значительной степени определять фитофаги – иммигранты из сублиторали, в частности морские ежи (Chapman, 1973). Так выедание водорослей моллюсками – «морскими блюдечками», если их заросли не слишком плотные, может подавлять развитие доминирующих видов водорослей и, тем самым, создавать благоприятные условия для развития других, менее конкурентоспособных видов.

Четкая вертикальная стратификация поясов на литорали относительно стабильна, но находится в состоянии динамического равновесия. Любое значительное изменение воздействия какого-либо абиотического или биотического фактора может вызвать серьезные изменения зональности и состава сообществ, но, если условия возвращаются к норме, первоначальное состояние быстро восстанавливается. В целом, для литоральных сообществ характерны непрерывные нарушения равновесия различными абиотическими и биотическими факторами, изменяющие структуру сообществ (Paul, 1971). Основная особенность литоральных сообществ заключается в том, что их верхние границы определяются главным образом лимитирующими физико-химическими факторами, тогда как нижние границы – преимущественно биотическими факторами (конкуренцией, прессом хищников и т. д.). Это связано с тем, что литораль представляет собой амфибиотическую пограничную зону между сушей и морем, но населенную преимущественно морскими организмами. Для всех гидробионтов, в том числе и макрофитов, стрессовое значение почти всех физико-химических лимитирующих факторов увеличивается в пределах литоральной зоны только снизу вверх, и, наоборот, уменьшается сверху вниз.

1.4 Биономическая типология литоральной зоны южных Курильских островов

Одной из главных проблем при изучении приливо-отливной зоны является биономическая типология литорали. Отечественные исследователи использовали различные схемы, разработанные на основе анализа факторов, влияющих на состав и распределение литоральных сообществ. В 1970-е годы О.Г. Кусакиным на основе круглогодичных данных по южным Курильским островам (Шикотан, Итуруп, Кунашир) была создана классификация биономических типов литорали. Типы литорали были выделены по степени прибойности и по характеру связи побережья с открытым морем.

Всего для осушной зоны данного района выделено 6 биономических типов: 1-й – слабо защищенный берег; 2-й – открытый морской берег; 3-й – открытый океанический берег; 4-й – тип лагун (отмечен только для о. Итуруп); 5-й – тип эстуариев и 6-й – тип ванн. При анализе типов литорали МКГ основное внимание далее будет сосредоточено на данных, полученных для о. Шикотан (Кусакин, 1961).

1-й биономический тип литорали – слабо защищенный берег с прибойностью III-IV степени.

К нему относятся значительная часть побережья бухт Крабовая, Отрадная, Малокурильская и др., а также литораль защищенных от сильного прибоя участков прибойных рифов. Этот тип отличается исключительным богатством и разнообразием фауны и флоры, которые, однако, существенно различаются на разных фациях.

Фация скал отличается наибольшей сложностью состава литоральных группировок и представлена двумя основными разновидностями, между которыми имеются переходы. К первой из них относятся отвесные и крутые утесы или рифы, а также столбообразные отдельности и крупные глыбы, а ко второй – плоские рифы. Вертикальная стратификация на скалах, как правило, хорошо выражена, причем границы основных поясов близки к границам горизонтов и этажей (Кусакин, 1956).

В нижнем горизонте литорали для фации скал 1-го биономического типа характерны заросли бурой водоросли *Saccharina (Kjellmaniella) gyrata* (Kjellman, 1892) Lane, Mayes, Druehl et Saunders, 2006. Этот вид иногда образует самостоятельный пояс, но чаще всего преобладает в верхней части пояса ламинариевых и в нижней части пояса красной водоросли *Mazzaella*.

Также здесь обитают мелкие водоросли. В нижней части III горизонта обычно преобладает *Mazzaella parksii* (Setchell et Gardner, 1937) Hughey, Silva et Hommersand, 2001, а в верхней – *Corallina officinalis* Linnaeus, 1758, *C. pilulifera* Postels et Ruprecht, 1840, *Halosaccion glandiforme* (Gmelin, 1768) Ruprecht, 1850 из красных и (или) *Analipus japonicus* (Harvey, 1857) Wynne, 1971 из бурых. Различие между населением плоских рифов и крутых скал в нижней части литорали довольно значительное. На отвесных или крутых стенках скал преобладает *Mazzaella* (особенно в нижней части III горизонта) и *A. japonicus* (в верхней части III горизонта). Красная известковая водоросль *Corallina* не образует здесь густых зарослей.

На плоских рифах *Mazzaella* значительно меньше, а преобладающими группировками являются следующие: *Corallina+Halosaccion* (в нижней части III горизонта) и *A. japonicus* (в верхней части). Часто эти группировки на плоских рифах имеют ограниченное распространение, уступая место зарослям водорослей *Neorhodomela*, *Scytosiphon*, *Cladophora*, *Acrosiphonia*, *Ulva* и др., а в понижениях – морской травы *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931. Эти же растения могут встречаться среди зарослей *Corallina*.

Для среднего горизонта литорали скалистой фации в пределах 1-го биономического типа характерно мощное развитие фукоидного покрова, который на южных Курильских островах составляют два вида бурых водорослей: *Fucus evanescens* C.Agardh, 1820 и *Silvetia babingtonii* (Harvey, 1860) Serrão, Cho, Woo et Brawley, 1999. Мощность покрова и относительное количество каждой из этих водорослей подвержено на разных островах значительным колебаниям даже в сходных условиях прибоа.

Обычно *Silvetia* встречается в среднем горизонте и глубже, но нередко заходит и в нижнюю часть верхнего горизонта. В некоторых случаях эти виды образуют самостоятельные пояса; чаще же они растут совместно, и только у верхней и нижней границ их зарослей встречаются изолированные поселения *Silvetia* или *Fucus*. Особенно густые заросли фукоидов отмечаются на горизонтальных, а не на отвесных скалах. Фукус обычно преобладает на литорали IV степени прибойности; при усилении прибойности до III степени оба вида растут примерно в равном количестве. При дальнейшем увеличении прибойности фукоиды, в первую очередь *Fucus*, постепенно выпадают.

Данная картина, однако, осложняется разной степенью развития этих водорослей на разных островах. На о. Шикотан эти оба вида растут примерно в одинаковом количестве, хотя все же *F. evanescens* несколько преобладает. Летом на нем поселяется бурая водоросль *Pylaiella littoralis* (Linnaeus, 1753) Kjellman, 1872. Часто над поясом фукоидов можно выделить пояс красной водоросли *Gloiopeltis furcata* (Postels et Ruprecht, 1840) J. Agardh, 1851.

Фация каменистых россыпей представлена на Курильских островах двумя основными разновидностями. Первая, валунная россыпь, состоит обычно из окатанных валунов небольшого и среднего размера, иногда с примесью гальки. Вторая, валунно-глыбовая россыпь, образована скальными глыбами и валунами различного размера и формы.

Население валунных россыпей значительно отличается от населения фации скал; население валунно-глыбовых россыпей носит промежуточный характер. На крупных глыбах группировки и их стратификация в основном те же, что и на скалах. Валунные россыпи в пределах 1-го биономического типа представлены в б. Крабовая о-ва Шикотан. Кроме того, к этой фации относятся отдельные участки скал, покрытые валунами: валунная «мостовая» к востоку от «столба» в средней части бухты и задние части многих плоских рифов. Валунно-глыбовые россыпи в пределах 1-го биономического типа встречаются еще реже. Обычно они представлены небольшими скоплениями крупных валунов и глыб, отвалившихся от скалистого берега.

Распределение поясов на валунной россыпи III–IV степени прибойности обычно довольно простое. Для нижней части III горизонта литорали, выше пояса ламинариевых, характерны заросли бурой саргассовой водоросли *Stephanocystis (Cystoseira)*. На ней селятся эпифиты: *Coilodesme*, *Monostroma* и др. Верхнюю часть III горизонта и II горизонт литорали занимают пышно развитые заросли *F. evanescens*. Количество *Silvetia* на валунной россыпи везде значительно меньше, чем *Fucus*. В нижней части пояса *Fucus* и в поясе *Stephanocystis* нижний ярус составляют мелкие формы: *Corallina*, *Mazzaella*, *Chondrus*, *Odonthalia* и др.

Фация рыхлых грунтов в пределах 1-го биономического типа изучена в бухтах Крабовая и Малокурильская. Для песчаного заиленного грунта характерны заросли морской травы *Zostera marina* Linnaeus, 1753. Они отмечены в верхней сублиторали и в нижнем этаже III горизонта литорали (Кусакин, 1956).

Выше зарослей *Z. marina* обычно располагается пояс *Zostera japonica* Ascherson et Graebner, 1907, который в пределах 1-го биономического типа выражен довольно слабо. Вид *Z. japonica*, очевидно, менее вынослив к прибою, чем *Z. marina*, и почти исчезает при III степени прибойности. Фауна пояса *Z. japonica* сходна с фауной зарослей *Z. marina*, но значительно беднее.

В верхней части III горизонта и во II горизонте литорали растений обычно очень мало; в некоторых местах, лучше защищенных от прибоя, развивается *Chaetomorpha*; на отдельных раковинах, валунах и гальке растут *Ulva linza* Linnaeus, 1753 и другие виды этого рода (Дерюгин, 1939).

2-й биономический тип литорали – открытый морской берег.

Этот тип характеризуется прибойностью I–II степени. Прибойность II степени наблюдается на северо-западном побережье острова, где есть выход в Охотское море или в Южно-Курильский пролив. Прибойности I степени подвержена литораль входных мысов бухт и открытое побережье в этих районах, а также литораль открытых бухт тихоокеанского побережья.

Фации скал, каменистых россыпей и рыхлых грунтов в пределах 2-го биономического типа представлены очень широко. Для фации скал при усилении прибоя до I-II степеней характерно почти полное исчезновение фукоидного покрова. Для литорали II степени прибойности, как и для слабого прибоя, характерно развитие типичной формы *A. japonicus*. В верхнем горизонте группировка фукоидов вытесняется разрастающимся в ширину поясом *G. furcata* (Кусакин, 1958).

В остальном характер группировок и их стратификация, описанная для 1-го биономического типа, сохраняется. Следует отметить некоторое смещение поясов вверх, так что при II степени прибойности сублиторальная кайма ламинариевых занимает обычно весь нижний этаж III горизонта. При II степени прибойности литоральная флора по видовому богатству почти не уступает таковой литорали III степени прибойности. Вредное механическое действие прибоя еще невелико, и оно компенсируется улучшением аэрации. Поэтому здесь хорошо развиты пояса Laminariales и красных водорослей: *Corallina*, *Halosaccion*, *Mazzaella*, *Gloiopeltis* и др.

Литораль I степени прибойности уже сильно обеднена. Из водорослей, кроме фукоидов, начинают выпадать *Corallina*, *Halosaccion*, *Saccharina*, типичная форма *Chordaria flagelliformis* (Müller, 1775) C.Agardh, 1817 и др. Эти водоросли не образуют мощных зарослей на литорали I степени прибойности.

На плоских горизонтальных скалах при II степени прибойности характерными видами являются *Rhodomela sp.* (в основном *Rh. tenuissima* (Ruprecht, 1850) Kjellman, 1875, *Corallina spp.*, *H. glandiforme* и *A. japonicus*. На возвышенных участках чаще преобладает *A. japonicus*, на ровных или слегка пониженных участках – *Corallina*, в лужах и понижениях произрастает масса *Rhodomela*, иногда в значительном количестве встречаются *Neosiphonia japonica* (Harvey, 1857) Kim et Lee, 1999, *Ptilota filicina* J.Agardh, 1876, *U. linza*, *Neodilsea yendoana* Tokida, 1943, *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner, 1809) Draisma, Ballesteros, Rousseau et Thibaut, 2010,

Laurencia nipponica Yamada, 1931 и др. В понижениях с занесенным песком дном развивается группировка *Ph. iwatensis*.

Основные отличия растительного покрова от покрова фации скал заключаются в уменьшении количества *Corallina* и, наоборот, в более обильном развитии *Monostroma*, *Porphyra*, *Sparlingia* и других водорослей.

3-й биономический тип литорали – открытый океанический берег.

Этот тип литорали характеризуется максимальной океанической степенью прибойности, сильным и постоянным увлажнением всей литорали брызгами воды, даже во время максимальных отливов; вредное механическое действие прибоя здесь так сильно, что население резко обеднено, но отдельные наиболее выносливые по отношению к прибою формы, наоборот, не имея конкурентов, расселяются почти по всей литорали, чему способствует и ее непрерывное смачивание. Данный тип литорали был обнаружен только на фации скал тех островов МКГ, что выходят в Тихий океан (Гурьянова и др., 1930а, б).

Четкая вертикальная стратификация здесь практически отсутствует; на литорали и нижней супралиторали, вместе взятых, можно выделить не более двух-трех поясов. Это однообразие населения по всей литорали является наиболее характерной чертой 4-го биономического типа.

Если при I степени прибойности сдвиг поясов вверх незначительный (обычно не превышает 20-30 см), а состав группировок, хотя и сильно обеднен, но все же сходен с таковым слабо прибойной литорали, то при максимальной степени прибойности литораль имеет иной облик. Целиком или почти целиком отсутствуют такие характерные для фации скал формы, как *F. evanescens*, *S. gyrata*, *S. babingtonii*, *H. glandiforme*. Кораллина встречается лишь в щелях и выбоинах, вид *Ch. flagelliformis* представлен, главным образом, корковой формой. С другой стороны, при максимальном прибое увеличивается количество особых "прибоелюбивых" форм: *G. furcata*, *Polysiphonia* sp., *Pterosiphonia bipinnata*, *N. yendoana*. Эти виды становятся здесь руководящими.

5-й биономический тип литорали - эстуарный.

Для него характерны удаленность от открытого моря, отсутствие прибоя и значительное, часто сильное опреснение, сильно заиленная литораль. К этому биономическому типу относятся кутовые участки глубоко вдающихся в берег бухт Крабовая и Отрадная. Здесь характерны заросли *Z. marina* и *Z. japonica*. В верхнем этаже II горизонта литорали на гальке развивается пояс *G. furcata*.

6-й биономический тип литорали - тип ванн.

Характеризуется отсутствием прибоя или ослаблением вредного действия его ударов при сохранении большей частью его аэрирующего влияния, сильной увлажненностью литорали даже во время максимальных отливов и сложностью гидрологического режима, который может сильно отличаться от режима окружающих вод. Температура и соленость воды часто подвержены резким колебаниям. Тип ванн является категорией более высокого ранга, чем предыдущие биономические типы, и занимает особое положение по отношению ко всей остальной литорали в связи с отсутствием здесь полного осушения.

В широком смысле к ваннам относятся любые понижения дна в области осушной зоны или супралиторали, заполненные водой, которые по крайней мере часть времени полностью или частично изолированы от моря и существуют как самостоятельные водоемы. Сюда можно отнести выбоины, лужи и более крупные впадины (ванны в узком смысле этого слова) на скалах, а также углубления между глыбами и валунами, заполненные в отлив водой, и даже лужи разного размера, остающиеся при отливе на песчаных и илистых пляжах. Часто же термин «ванны» применяется, в более узком смысле, по отношению к углублениям в скалистом грунте, заполненным в отлив водой, глубина и диаметр которых измеряется десятками сантиметров или метрами.

Расселины – еще один из вариантов литоральных ванн, имеющие широкое распространение в скалистой прибрежной зоне, и занимающее

промежуточное положение между типом ванн и фаций скал 1-го и 2-го биономических типов. Вертикальная стратификация в них обычно сходна с таковой скал, за исключением более сильного развития в расселинах зарослей *S. gyrata* и *Ph. iwatensis*, а также некоторого сдвига поясов вверх.

Население ванн в общем характеризуется присутствием с одной стороны, видов, общих с литоралью, с другой – типично сублиторальных. Кроме того, в ваннах имеются виды, специально приуроченные к ним, и виды, только здесь достигающие массового развития. Сильное увлажнение ванн во время отлива обуславливает в них общий сдвиг группировок вверх по сравнению с самой литоралью, в пределах которой находится данная ванна. Формы верхней сублиторали, например, *Saccharina* и *Stephanocystis*, могут обитать в ваннах среднего горизонта; формы среднего горизонта, например, фукоиды, могут селиться в ваннах, расположенных у верхней границы литорали и т. д. В мелких ваннах, за исключением этого сдвига, обычно не изменяется общий порядок расположения поясов на литорали, но в более крупных и глубоких ваннах на их стенках может образовываться своя «микрizonaльность». В последнем случае расположение поясов и даже их состав часто может существенно отличаться от вертикальной стратификации группировок на окружающих участках литорали. Некоторые пояса в ваннах могут выпадать вовсе, другие, наоборот, могут развиваться только в ваннах.

1.5 Значение и область применения литоральных макрофитов

В морских водорослях содержится много полезных веществ, в том числе микроэлементы – йод, бром, калий и др. Также водоросли содержат фикоколлоиды (альгиновая кислота, фукоидан, агар, каррагинан), витамины А, С, Д, В (В₁, В₂, В₆, В₁₂) и другие ионы, белки, липиды, углеводы (Kimura, 1961; Okumura et al., 1962; Kanazawa, 1963; Murata, 1963; Abe, Kaneda, 1967; Oishi et al., 1967; Ito, 1969; Mitsuzo, 1970; Chardon et al., 1976). Поэтому водоросли-макрофиты являются ценным промысловым ресурсом, использование которого отличается крайним разнообразием и стимулирует неослабевающий спрос на растительное сырье (Chapman, 1953; Okasaki, 1971; Wu, 1998; Суховеева, Подкорытова, 2006).

Сфера применения водорослей очень обширна: от непосредственного употребления в пищу в виде салатов до применения в качестве источников полисахаридов в фармакологии, микробиологии, пищевой, текстильной, бумажной, кожевенной промышленности и др. Кроме того, водоросли и их экстракты необходимы в качестве удобрений, их добавляют в корм скоту и птице, в аквакультуре используют как корм для беспозвоночных и естественный биофильтр. При этом повышается урожайность, улучшается воспроизводство животных, увеличивается пищевая ценность получаемых от них продуктов питания. Широкое распространение в мире приобрели эксперименты по получению биотоплива из водорослей (Reeds, 1972; Fan et al., 1992; Sailing, 2001).

Кроме того, мировая и отечественная практика использования морских водорослей позволяет рассматривать еще несколько направлений организации производства, таких как: 1) использование водорослей в качестве теплоизолятора в строительстве; 2) использование водорослей в виде наполнителя диванов и матрасов; 3) культивирование водорослей с высокими потребительскими свойствами. Данное направление связано с созданием искусственных плотов или рифов, заселенных полезными

водорослями, с параллельным выращиванием мидий; 4) биологическая очистка сточных вод и др. (Журавлева, Король, 2010).

Россия обладает огромным ресурсным потенциалом морских водорослей. Протяженность морских побережий России составляет около 50 тыс. км. Более половины их приходится на термоабразионные берега морей Арктики и низменные аккумулятивные берега, где нет подходящего субстрата для прикрепления водорослей-макрофитов. Видовое разнообразие водорослей морей России насчитывает около 1000 видов (1/10 всего мирового биоразнообразия морских макрофитов). Это количество примерно поровну распределяется между европейскими и дальневосточными морями. Промысловые и перспективные для промысла водоросли в большинстве своем являются представителями бурых водорослей (Каредин, Борец, 2001).

В настоящее время в качестве промысловых рассматриваются 19 видов водорослей, в основном бурых ламинариевых, которые квотируются или рекомендованы к добыче (вылову). Однако, например, дальневосточная флора красных водорослей включает более 250 видов, среди которых также немало видов, которые представляют интерес в качестве промысловых и перспективных для промысла объектов (Евсеева, Репникова, 2010).

Несмотря на то, что во многих сообществах литорали и верхней части сублиторали доминируют красные водоросли, их суммарные ресурсы не позволяют организовать масштабный промысел (Кизеветтер и др., 1981; Суховеева, Подкорытова, 2006). Исключением можно считать анфельцию тобучинскую *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara, 1932) Makienko, 1970 – единственный вид с промысловыми запасами на ограниченной акватории. Несмотря на достаточно многовидовой состав предполагаемых к добыче водорослей, список бурых и красных водорослей может быть значительно расширен за счет менее традиционных для промысла видов, относящихся к потенциально промысловым, но обладающих при этом ценными свойствами и образующих немалые запасы. Большое разнообразие видов может быть

существенным преимуществом российской водорослевой промышленности перед другими странами, добывающими макрофиты.

Однако в российских прибрежных водах наблюдается неравномерное распределение промысловых запасов водорослей. Лишь некоторые районы способны обеспечить необходимыми объемами макрофитов. Одним из таких важным с точки зрения добывающей и перерабатывающей промышленности можно отнести мелководную зону шельфа Сахалино-Курильского региона, характеризующуюся высокой биологической продуктивностью и разнообразием морской биоты, являющимся одним из важных промысловых районов Дальнего Востока (Каредин, Борец, 2001).

Кроме того, Сахалино-Курильский регион считается одним из самых богатых по видовому составу флоры и по объему ресурсов промысловых и потенциально промысловых водорослей (Вишневецкая и др., 2001; Журавлева, 2009; Журавлева, Шарахматова, 2010). В районе Южных Курильских островов произрастают 4 вида промысловых водорослей и 10 потенциально промысловых (Евсеева, 2009).

Агарум решетчатый *Agarum clathratum* Dumortier, 1822 обитает в прибрежной зоне Южных Курильских островов на периферии пояса бурых водорослей на глубине от 3,6 до 24 м. Данный вид ранее в дальневосточных морях был известен под другим названием – *Agarum cribrosum* (Перестенко, 1980; Setchell, Gardner, 1925; Segawa, 1965; Silva, 1991).

Сахарина японская *Saccharina japonica* (Miyabe, 1902) Lane, Mayes, Druehl et Saunders, 2006 встречается у о. Кунашир и островов МКГ к югу от о. Шикотан (Балконская, Чумаков, 2002). Данный вид в дальневосточных морях широко известен под другим названием – *Laminaria japonica* (Перестенко, 1980; Кизеветтер и др., 1981; Клочкова, 1996; Суховеева, Подкорытова, 2006 и др.), или морская капуста.

Запасы сахарины курильской *Saccharina kurilensis* Lane, Mayes, Druehl et Saunders, 2006 находятся на тех же участках, что и сахарины японской. Эти два вида образуют здесь смешанные заросли. *S. kurilensis* доминирует в

прибрежной зоне о. Шикотан. Данный вид ранее в дальневосточных морях был известен под другим названием – *Cymathaere japonica* (Кизеветтер и др., 1981; Суховеева, Подкорытова, 2006).

Поселения сахарины суженной *Saccharina angustata* (Kjellman, 1885) Lane, Mayes, Druehl et Saunders, 2006 находятся в юго-восточной (океанской) части островов МКГ. В прибрежной зоне о. Кунашир заросли *S. angustata* практически полностью занимают восточное побережье со стороны Южно-Курильского пролива (Евсеева, Репникова, 2010). Данный вид ранее в дальневосточных морях был известен как *Laminaria angustata* (Перестенко, 1980; Кизеветтер и др., 1981; Ключкова, 1996; Суховеева, Подкорытова, 2006 и др.). Он распространен также у берегов о. Хоккайдо (Hasegawa, 1962; Sasaki, 1973).

Сахарина цикориеподобная *Saccharina cichorioides* (Miyabe, 1902) Lane, Mayes, Druehl et Saunders, 2006 единично встречается на многих участках, но относительно плотные заросли образует только в прибрежной зоне островов Зеленый и Юрий (Огородников, 2003).

Ламинария йезоенская *Laminaria yezoensis* Miyabe, 1902 встречается в прибрежной зоне океанской стороны островов, чаще всего с другими видами ламинариевых: агарумом решетчатым, *Agarum clathratum* и артротамнусом двураздельным, *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin, 1768) J. Agardh, 1868. На океанской стороне о. Итуруп *L. yezoensis* образует заросли вместе с *S. dentigera* и *Arthrothamnus kurilensis* Ruprecht, 1848. Поселения ламинарии приурочены к скальным и валунным грунтам на глубинах от 3 до 16,5 м (Евсеева, Репникова, 2010).

Циматера волнистая *Cymathaere fibrosa* Nagai, 1933 в районе южных Курильских островов обитает исключительно в прибрежной зоне о. Итуруп.

Костария ребристая *Costaria costata* (C. Agardh, 1817) Saunders, 1895 образует поселения практически на всех участках. Так, у островов Малой Курильской гряды они встречаются на каменистых, скальных и валунных грунтах на глубинах от 1,5 до 12 м.

Стефаноцистис толстоногий *S. crassipes* является одним из массовых видов. Самые крупные по запасам участки находятся в прибрежье островов Зеленый, Юрий, Танфильева на глубине от 1,5 до 16 м. Заросли расположены на каменистых, валунных, галечных, реже скальных грунтах (Евсеева, 2009). Данный вид ранее в дальневосточных морях был известен под названием *Cystoseira crassipes* (Перестенко, 1980; Setchell, Gardner, 1925; Segawa, 1965).

Благодаря ценным свойствам продуктов переработки водорослей их можно считать сырьем стратегического назначения (Lizima-Mizui et al., 1985; Witt, 1985; Maruyama et al., 1987; Lewis et al., 1988; Podkorytova, 1990; Podkorytova et al., 1994). Водоросли-макрофиты и морские травы относятся к быстро возобновляемым ресурсам, в отличие от многих животных. Несмотря на это, приходится констатировать, что столь важный ресурс в нашей стране практически не востребован (Гусарова и др., 1993).

Причина отсутствия интереса к освоению собственных запасов водорослей заключается, с одной стороны, в сосредоточении основных зарослей макрофитов в малонаселенных и труднодоступных районах. Суровые климатические и гидрологические условия прибрежной зоны большинства дальневосточных морей ограничивают возможность добычи и сушки водорослей-макрофитов в естественных условиях. Высокие цены на транспортировку сырья к базам переработки и низкие закупочные цены, к сожалению, делают добычу водорослевого сырья нерентабельной и не вызывают заинтересованности промысловиков в этом ценном виде ресурса.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Курильские острова входят в состав единственной островной области в России – Сахалинской – и представляют собой архипелаг длиной около 1200 км, в котором выделяют две гряды, насчитывают свыше 30 крупных островов и много мелких. Координаты крайних точек – 43°26' и 50°56' северной широты, 145°24' и 156°30' восточной долготы. Малая Курильская гряда (МКГ) проходит параллельно Большой Курильской гряде (БКГ) на юго-востоке от ее южной оконечности. Между собой они разделяются Южно-Курильским проливом, ширина которого достигает 60 км (Корсунская, 1948).

Курильская гряда состоит из двух громадных подводных хребтов, отдельные вершины которых поднимаются в настоящее время над уровнем океана. Вершинами внешнего хребта Витязя являются острова МКГ. Дальше на северо-восток хребет скрывается в водах океана. Крупными поперечными тектоническими разломами хребет Витязя прерывается в районе проливов Буссоль и Крузенштерна – самых глубоких в пределах гряды. На линиях этих же разломов расположен ряд подводных вулканов (Баркалов, 2009).

Наибольшее число островов относится к БКГ. От п-ова Камчатка на юго-запад к п-ову Сиретоко о. Хоккайдо крупные острова БКГ располагаются в следующей последовательности: Шумшу, Парамушир, Атласова (Алаид), Анциферова (Ширинки), Онекотан, Харимкотан, Чиринкотан, Экарма, Шиашкотан, Ловушки, Райкоке, Матуа, Расшуа, Среднего, Ушишир, Кетой, Симушир, Броутона, Черные Братья, Уруп, Итуруп и Кунашир (Кусакин, Лукин, 1995).

Малая Курильская гряда длиной около 100 км отделена от п-ова Немуро (о-в Хоккайдо) мелководным Советским проливом шириной около 8 км. В ее состав входят острова: Анучина, Танфильева, Юрий, Дёмина, Зелёный, Полонского, Осколки, Шикотан и группы скал. Северо-восточнее о. Шикотан гряда прослеживается в виде возвышенности подводного хребта Витязь почти до южной оконечности п-ова Камчатка (рис.1).



Рис. 1. Карта-схема островов Курильского архипелага (по: Кусакин, Лукин, 1995).

Курильская островная система геологически сформировалась сравнительно недавно. БКГ является внутренней дугой, она оформилась в виде поднятия не ранее середины неогенового периода кайнозойской эры (около 10 млн. лет назад). МКГ и хребет Витязя – внешняя дуга, и существует в виде поднятий с раннего палеогена (около 30 млн. лет назад) (Сергеев, 1976). Юго-западная оконечность внешней дуги через п-ов Немуро переходит на о. Хоккайдо. Северо-восточным продолжением являются п-ов Шипунский и п-ов Камчатский.

В геологическом строении Курильских островов важное место занимают породы кайнозойской группы. Они представлены в неогеновыми и четвертичными, реже встречаются палеогеновые и верхнемеловые образования (Геология ..., 1964).

Верхнемеловые отложения известны только на островах МКГ и подразделяются на две свиты: нижнюю – матакотанскую и верхнюю – малокурильскую. Нижняя часть отложений сложена грубообломочными породами, которые состоят из обломков базальтов (Кусакин, Лукин, 1995).

Малокурильская свита является типичной терригенно-осадочной толщей с хорошо вы-

раженной слоистостью и сложена преимущественно туфогенными песчаниками, чередующимися с алевролитами и аргиллитами. В районе б. Крабовая о. Шикотан есть большое число слоев известковистых песчаников и туфобрекчий с карбонатным цементом (Корсунская, 1958).

Нерасчлененные палеогеновые отложения на островах МКГ выделяют условно. Вулканогенные образования субазрального облика представлены переслаивающимися лавами андезитобазальтов, андезитов, андезитодацитов с агломеративными брекчиями того же состава (Баркалов, 2009).

В строении Курильской гряды выделяют следующие особенности:

- 1) правильная дугообразная форма;
- 2) она отделяет от Тихого океана Охотское море и в меньшей степени Японское море;
- 3) залегание гранитных пород в фундаменте дуги;
- 4) с внешней выпуклой стороны дуги концентрически по отношению к ней простирается глубоководная Курило-Камчатская впадина;
- 5) дуга совпадает с сейсмическим поясом;
- 6) повсеместное развитие действующих и потухших вулканов;
- 7) двойное строение дуги.

На Курильских островах расположено 68 вулканов, в том числе 36 активных и потенциально активных. За последние 300 лет здесь произошло 28 сильных и катастрофических извержений. Вулканическая активность с течением времени не уменьшается: слабые извержения наблюдаются почти каждый год, умеренные – один раз в 11 лет, средние – один раз в 22 и сильные – один раз в 33 года. При извержениях вулканов радиус поражаемой зоны может достигать 25-30 км (Pietsch et al., 2003).

Острова БКГ состоят из вулканов четвертичного и современного возраста. Внешние дуги с потухшими вулканами сложены значительно более древними горными породами. На концах островных дуг, где происходит смыкание и пересечение соседних дуг, в пределах внешних дуг могут появляться более молодые вулканы. На крупных островах Курильских гряд

вулканы образуют сплошные хребты или группы. Небольшие острова часто представляют собой отдельные вулканы, которые поднимаются прямо над уровнем моря (Корсунская, 1958).

На относительно спокойной в тектоническом отношении МКГ вулканизм прекратил свое действие еще на ранних этапах становления, на БКГ он проявляется и по настоящее время, что существенно сказывается на характере растительного покрова и структуре фитоценозов (Баркалов, 2009).

Курильские острова представляют собой естественную границу между Охотским морем и Тихим океаном. Со стороны Охотского моря дно Курильских островов расположено в пределах переходной зоны от Азиатского континента к океану. Его структура представляет мозаику разного типа и разных стадий развития (Удинцев, 1981). В центральной части моря расположена обширная ступень глубокого шельфа с двумя подводными возвышенностями – Академии Наук СССР и Института Океанологии, которые разделяют котловины Охотского моря на три впадины: Курильскую котловину, впадину ТИНРО и впадину Дерюгина, прилегающую к восточному склону о-ва Сахалин (рис. 2).

Минимальные глубины моря приурочены к возвышенности Института Океанологии (860 м) и к возвышенности Академии Наук СССР (894 м). Максимальные глубины составляют: в Курильской котловине – 3374 м, во впадине ТИНРО – 991 м и во впадине Дерюгина – 1795 м (Удинцев, 1981).

С тихоокеанской стороны склоны асимметричные, островной склон значительно выше и круче океанического, более расчленён каньонами и осложнён ступенями и уступами. Дно разделено порогами на отдельные впадины, заполненные осадками. Рельеф дна осложнен местами крупными разломными отрогами и вулканическими горами. Мощность земной коры в этом районе составляет около 8 км, хорошо проявлены краевые валы. Максимальное значение глубины относится к Курило-Камчатской впадине, в которой оно составляет 9783 м (Гнибиденко и др., 1980).

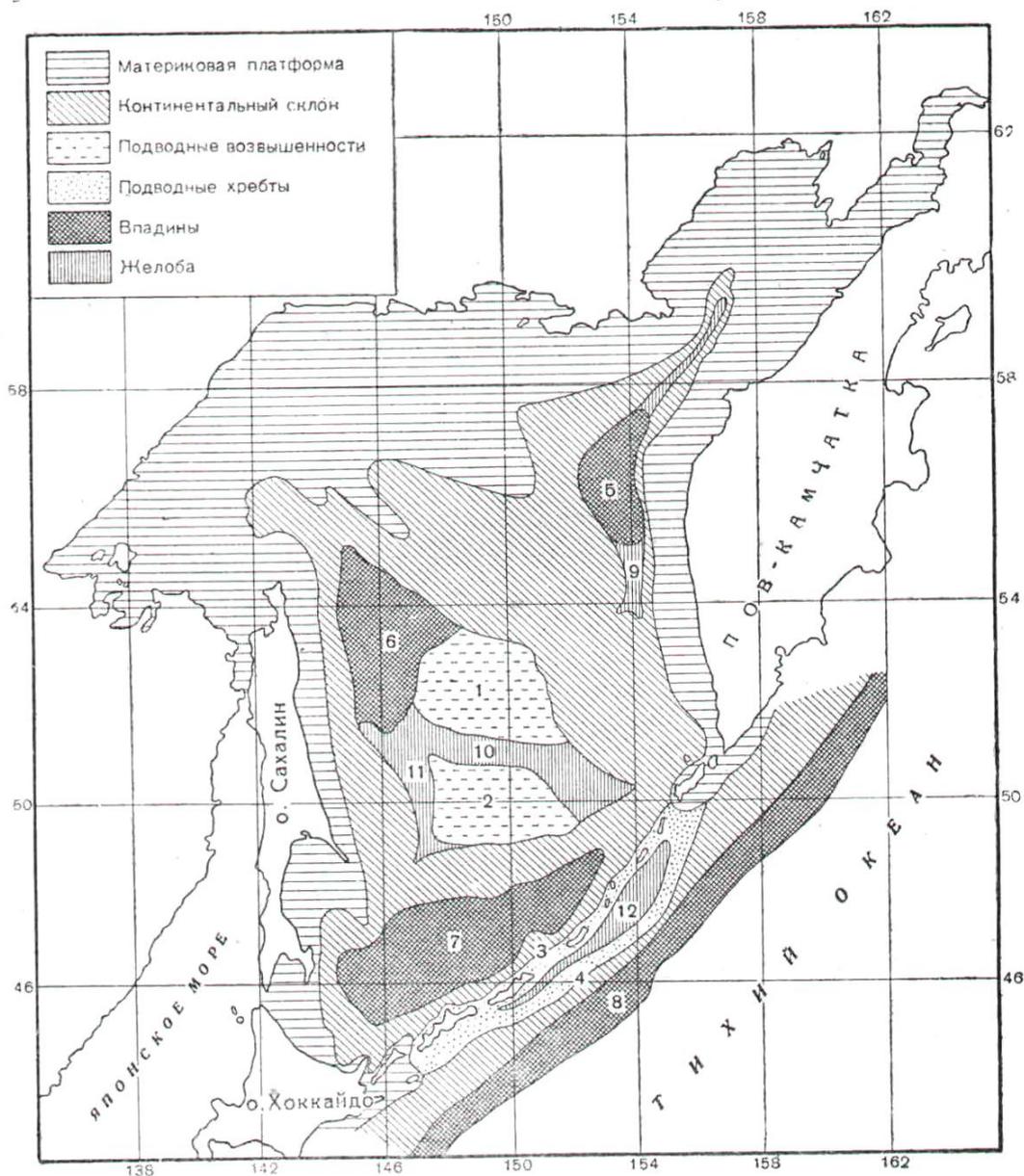


Рис. 2. Рельеф дна Охотского моря и прилегающей части Тихого океана: 1 –подводная возвышенность Института океанологии; 2 –подводная возвышенность Академии наук; 3 – подводный хребет Большой Курильской гряды; 4 – подводный хребет «Витязя»; 5 – впадина ТИНРО; 6 – впадина Дерюгина; 7 – южная глубоководная впадина Охотского моря; 8 – Курило-Камчатская океаническая впадина; 9 – желоб Лебедя; 10 – желоб Макарова; 11 – желоб Петра Шмидта; 12 – продольный желоб Курильской островной дуги (по: Корсунская, 1958).

Зона Курильской островной гряды занимает особое место в гидрологии Охотского моря и Тихого океана. Этот район характеризуется высокой степенью пространственной и временной изменчивости характеристик структуры и динамики вод (Мелекесцев, 1974).

Курильские острова, в отличие от других районов, расположенных у восточной окраины Азиатского материка, в меньшей степени подвержены влиянию муссона умеренных широт. Их климат морской, но достаточно суровый для своих широт. Продолжительная зима, прохладное лето, резкие смены погоды определяются, главным образом, влиянием течений, которые обуславливают гидрологический режим данного района (Корсунская, 1948).

Из Японского моря через пролив Лаперуза проходит ветвь теплого Цусимского течения – течение Соя, направляющееся вдоль северных берегов о-ва Хоккайдо на восток. Пройдя мыс Сиретоко, часть его идет в проливы Кунаширский, Измены и Южно-Курильский. Другие ответвления течения Соя идут на север и северо-восток. Одна часть теплого потока сворачивает в пролив Екатерины. Другая часть следует на некоторое расстояние вдоль северного берега о-ва Итуруп (рис. 3). Течение Соя оказывает некоторое тепляющее воздействие на климат островов Кунашир и Итуруп.



Рис. 3. Схема течений в южной части Охотского моря и Курильских остров. Сплошные линии – теплые течения, прерывистые линии – холодные течения (по: Кусакин, Лукин, 1995).

К востоку от Курильской гряды проходят два противоположно направленных течения. Холодное Курильское течение, по-японски Ойясио, направляется из Берингова моря вдоль восточного берега п-ова Камчатка и следует на юго-запад вдоль Курильской гряды до берегов о. Хоккайдо. В данном районе оно состоит из северного и южного потоков. Северный поток несет берингоморские воды в Охотское море через северные Курильские проливы. Южный поток формируется холодными водами Охотского моря; они выходят в океан через широкий и глубокий пролив Буссоль и частично через пролив Фриза между островами Уруп и Итуруп (Кусакин, Лукин, 1995). Здесь же по составу биоты проходит граница, которая разделяет две подобласти Тихоокеанской биогеографической области (рис. 4).

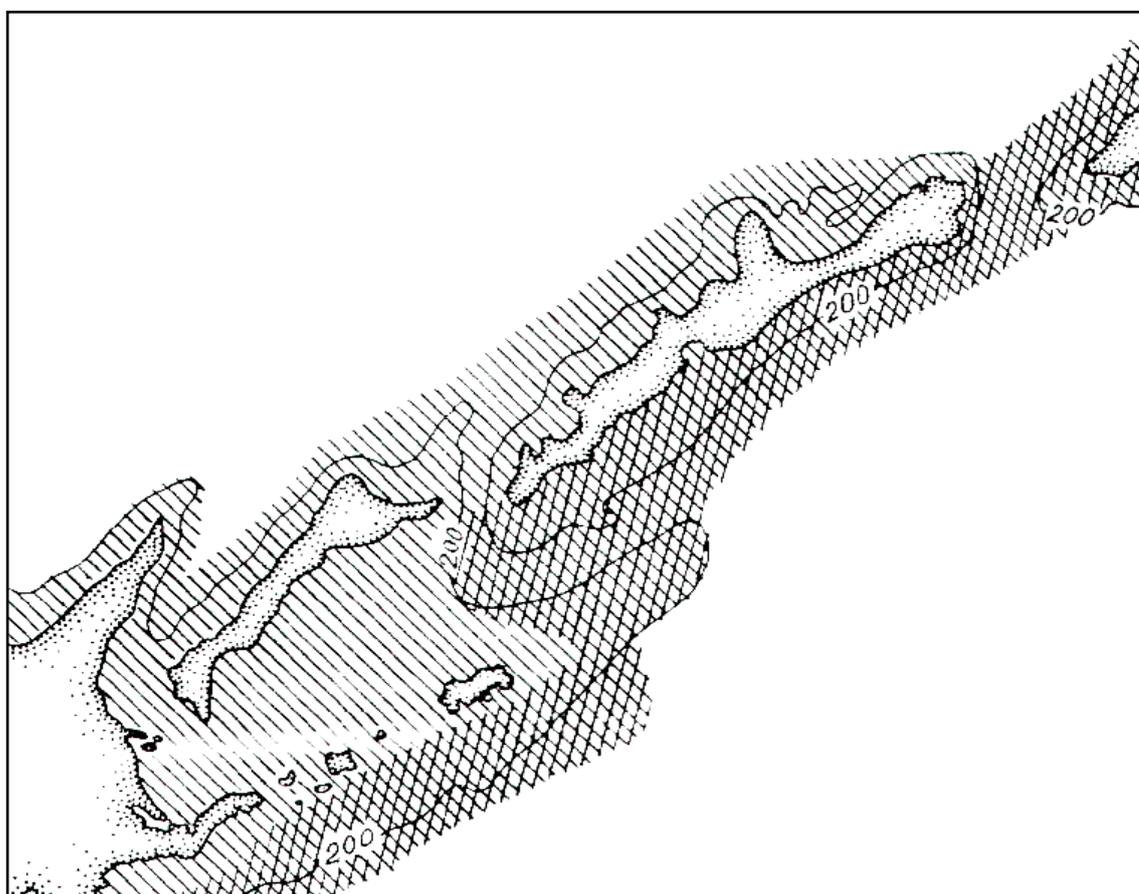


Рис. 4. Схема биогеографического деления донной фауны шельфа Курильских островов. Косо заштрихованы участки, относящиеся к Айнской (Северо-Японской) провинции Маньчжурской низкобореальной подобласти Тихоокеанской бореальной области. Клеткой заштрихованы участки, относящиеся к южной части Курильской провинции Берингийской высокобореальной подобласти Тихоокеанской бореальной области. Сплошная линия – двухсотметровая изобата (по: Кусакин, Лукин, 1995).

Температура воды течения Ойясио не бывает выше 7-10°C. Это холодное течение вызывает конденсацию теплых влажных тихоокеанским воздушных масс и является основной причиной возникновения с южной стороны гряды обильных густых туманов.

Второе течение – теплое, по-японски Куросио, проходит с юга на север к востоку от Японских островов. На широте около 35° Куросио отклоняется на северо-восток. К концу лета на широте около 40° оно поворачивает в северо-западную область Тихого океана. Температура воды этого течения колеблется от 20,5° зимой до 27,8° – летом. Однако зимой оно не оказывает согревающего влияния на Курильские острова из-за преобладания северо-западных ветров. Благодаря притоку теплого воздуха с Тихого океана течение Куросио согревает районы справа от него, а из-за притока холодных воздушных масс с севера охлаждает районы слева от него (Бобков, 2004).

Наблюдается существенная разница между климатом северных и южных Курильских островов. Климат северного района имеет более морской характер, чем климат южного. Это выражается в более слабых морозах зимой и меньших температурах летом. На севере гряды годовая амплитуда температуры составляет 16°–19°, на юге 23°–26,5°. Средняя годовая температура в северном районе 1,5°–3°, а в южном 4°–6°. На юге гряды скорость ветра и облачность в среднем несколько меньше, чем на севере. Осадков на южных Курильских островах обычно больше: от 1000 до 1400 мм в год. Осадки распределяются неравномерно по сезонам: зимой их выпадает в 2–2,5 раза меньше, чем летом. Наименьшее количество осадков приходится на февраль, наибольшее – на сентябрь (Корсунская, 1958).

Более высокая зимняя температура на северных Курильских островах объясняется воздействием морского воздуха, приносимого с Берингова моря. Южная часть гряды зимой подвержена постоянному воздействию более холодных потоков континентального полярного воздуха. При этом сплошного ледового покрова у западных берегов Курильских островов не образуется. Лед, принесенный из открытого моря, появляется здесь в январе.

В суровые зимы некоторые заливы, бухты и проливы забиваются тяжелыми льдами. В мягкие зимы район гряды целиком свободен ото льда. Со стороны Тихого океана лед наблюдается только на отдельных участках около южных островов. Район Курильской гряды очищается ото льда в марте – начале апреля (Леонтьев, 1961).

Распределение солнечной радиации на Курильских островах во многом зависит от облачности, не только значительно снижающей (на 40-60 %), но и искажающей нормальный годовой ход солнечной радиации, которая связана с высотой солнца и продолжительностью дня. Годовые значения суммарной радиации на северных Курильских островах составляют около 80 ккал/см², на южных – около 100 ккал/см². Максимальных месячных значений (10,8-12,8 ккал/см²) суммарная радиация достигает не в июне-июле, а в мае, когда облачность меньше. Минимальные значения суммарной радиации приходятся на декабрь (Баркалов, 2009).

Солёность вод Курильского района определяется многими процессами. К их числу относятся объём пресных осадков, величина речного стока, величина испарения, объём вноса в море тёплых вод повышенной солёности, образование и таяние льда, приливное перемешивание и апвеллинг. Неравномерное изменение этих составляющих на большой акватории моря и в разные сезоны определяет значительные изменения солёности как пространственные, так и временные (Ростов и др., 2003).

В течение года солёность поверхностных вод изменяется в широких пределах от менее, чем 20‰ до 33,2‰. Солёные воды со значениями более 32,5‰ располагаются, в основном, там, где проходят тёплые течения. Опреснённые воды с относительно низкими значениями (менее 32,0‰), в основном, отмечаются там, где значителен речной сток (Жуков, 1954).

Зимой солёность поверхностных вод максимальна. Она повсеместно возрастает с поступлением соли при образовании льда и зимнем уменьшении речного стока. В феврале солёность поверхностных вод, свободных ото льда, составляет 32,6-33,3‰. Весной при таянии льда и резком увеличении стока

рек соленость поверхностных вод в прибрежных зонах понижается до 30-31‰. В открытом море она составляет 32,5-33,0‰, в районе поступления тёплых вод вдоль о. Хоккайдо и Курильских островов – 33,0-33,5‰.

Летом солёность поверхностных вод минимальна. В устьевых заливах соленость понижается до 20‰, вдоль континента – до 32‰, а в открытом море – до 32,4‰. Лишь полоса тёплой и солёной (более 32,8‰) воды, протянувшаяся от 4-го Курильского пролива, и прибрежный район вдоль о. Хоккайдо отличаются высокой (до 33,2‰) солёностью. В ноябре-декабре соленость на всей акватории моря увеличивается с образованием льда. С глубиной соленость почти непрерывно возрастает во все сезоны.

На горизонте 50 м пространственные изменения солености снижаются до интервала 32-33,5‰, а сезонные не превосходят 0,5-1,5‰. В сентябре и октябре солёность повсеместно уменьшается, и только у берегов о-ва Хоккайдо она возрастает. В декабре соленость повсеместно возрастает и происходит сокращение площади вод низкой солёности. Наибольшие значения, как и на поверхности моря, приурочены к районам проникновения тёплых вод. При этом высокие (более 33,1‰) значения характерны не только для района 4-го Курильского пролива и прибрежных вод о-ва Хоккайдо.

На горизонте 100 м внутригодовые изменения солености уменьшаются ещё больше (до 0,5-1,0‰), при этом наибольшие значения её характерны для Курильских проливов. На горизонте 200 м пространственные изменения солёности уменьшаются до 0,2-0,3‰, а временные – до 0,1-0,15‰. На горизонте 500 м средняя солёность возрастает до 33,6-33,8‰. При этом величина солености возрастает в направлении с юго-востока на север-запад. На горизонте 1000 м соленость возрастает до 34,2-34,4‰. Величина солености также возрастает в направлении с юго-востока на северо-запад.

МКГ – это группа островов, простирающихся цепью на 55 миль к северо-востоку от восточной оконечности о-ва Хоккайдо. Самыми крупными в гряде являются острова Шикотан и Зеленый. Остров Шикотан гористый, местами покрытый лесом, отделен от других островов проливом Шпанберга

шириной 8-12 миль, глубиной 28-70 м. Остальные острова МКГ низменные, лишенные древесной растительности; и отделены друг от друга узкими мелководными проливами. В состав МКГ входит шесть островов (рис. 5). Самые южные острова МКГ, Танфильева и Анучина, отделены от п-ова Немуро о-ва Хоккайдо проливом Советский (Гоемай) шириной 8 км. Затем с юго-запада на северо-восток следуют острова Юрий, Зеленый, Осколки, Полонского, Шикотан (Корсунская, 1958).

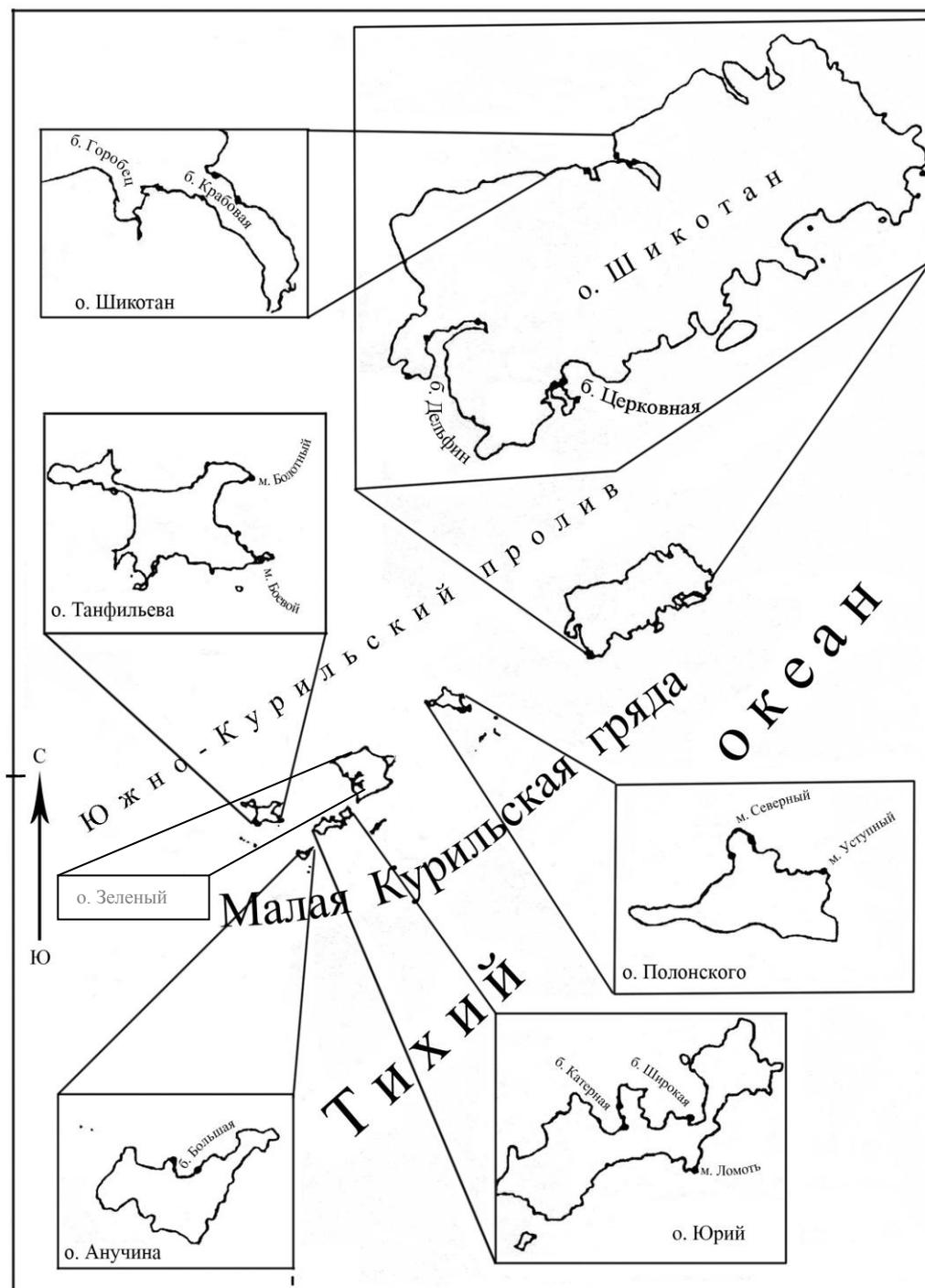


Рис. 5. Карта-схема Малой Курильской гряды.

МКГ представляет собой размытый морем остаток суши мелового периода, длиной около 100 км и площадью более 1 км². МКГ простирается параллельно большой гряде к юго-востоку от ее южной оконечности, ограничивая Южно-Курильский пролив шириной 60 км. Она по своему строению и геологическому прошлому сильно отличается от Большой Курильской гряды, и поэтому здесь отсутствуют молодые формы рельефа.

Климат МКГ имеет муссонный характер и, в целом, холоднее, чем в других местах на этих же широтах, без резких морозов зимой и сильной жары летом, с большим количеством атмосферных осадков, частыми и продолжительными туманами, сильными ветрами, метелями и выходами тропических циклонов из северо-западной части Тихого океана. С апреля по сентябрь в период летнего муссона преобладают юго-восточные ветры. При этих ветрах на МКГ туманов наблюдается больше, чем на БКГ. С октября по март господствует зимний муссон и сильные северные и северо-западные ветры. Зима мягкая, снега выпадает много, но сильными ветрам он сдувается в море, и поэтому толщина снежного покрова на равнинах не превышает 0,3 м. Таяние снега начинается в апреле, а к концу мая он исчезает.

Главное значение в формировании климата имеет циркуляция воздуха и температурный режим вод Охотского моря. Зимой острова испытывают влияние сибирского антициклона, обуславливающего довольно суровую ветреную погоду. Летом теплый влажный морской тропический воздух поставляет влагу для муссонных дождей и густых туманов. В конце лета – начале осени приходящие с юга тайфуны вызывают особенно сильные ветры, сопровождаемые дождями и ливнями, а также штормы на море. С октября по апрель острова испытывают сильное влияние южных циклонов, с которыми связаны практически все известные опасные явления погоды: гололеды, грозы, интенсивные осадки, штормовые ветры, метели. Южные циклоны определяют очень резкие изменения давления воздуха до 50 гПа и более за 3 часа (Атлас ..., 2008).

Во время летнего муссона наблюдается значительная облачность и

туманы. Количество дней с туманом местами доходит до 26-28°, т.е. туман бывает почти ежедневно. В летнее время очень высока влажность воздуха. Количество осадков за год в среднем равно 1000 мм. Осадки чаще всего выпадают в виде мелкого морозящего дождя в теплое время года и снега – зимой. Сильные ливни, как правило, бывают очень редко. Кроме того, здесь наблюдается разница в климате между противоположными побережьями одного и того же острова: температура воздуха выше и количество солнечных дней больше на охотоморском побережье Курильских островов. Во время зимнего муссона (с октября по март) с северо-западными ветрами приносятся холодные воздушные массы с материка, и наблюдается наименьшее количество туманов.

В период зимнего муссона при сильных ветрах северных румбов температура воздуха опускается ниже 10°C мороза. При прохождении глубоких циклонов и при поступлении влажных и относительно теплых воздушных масс с океана температура поднимается до 3°C мороза. Повторяемость сильных ветров со скоростью более 15 м/с составляет более 22% в северных районах гряды и около 20% – в южных районах. Сильные ветры приводят к возникновению значительного волнения. Повторяемость крупных волн (высотой 5 м и более) с тихоокеанской стороны Курильской гряды достигает 8%. Направление волнения – северо-западное и соседних с ним румбов (Кусакин, 1971).

На муссонную циркуляцию накладывается циклоническая. Над Южно-Курильским районом проходят циклоны полярного фронта, идущие с материка, и здесь же пролегают пути тропических циклонов – тайфунов, приходящих из района Маршалловых островов, чаще всего в сентябре (Атлас ..., 2008).

Годовой ход температуры воздуха на островах МКГ типично морской. В районе южных Курильских островов летний период длится с последней декады июня до первых чисел октября. Среднемесячная температура воздуха летом колеблется от +12-16°C до +18-19°C. Самый теплый месяц – август,

самый холодный – январь. Наиболее высокая температура воздуха на южных Курильских островах достигает 30-31°C. Снеговой покров держится с начала ноября до конца мая.

Большое влияние на климат МКГ имеет температурный режим вод. За летний период поверхностный слой воды прогревается до глубины 25 м. Прогревание происходит очень медленно, и в течение почти всего теплого периода года температура поверхностных вод холоднее температуры воздушных масс (Корсунская, 1958).

Гидрологический режим южнокурильского района формируется в результате взаимодействия значительно отличающихся по свойствам вод течений Ойясио и Куроисио (рис. 6).

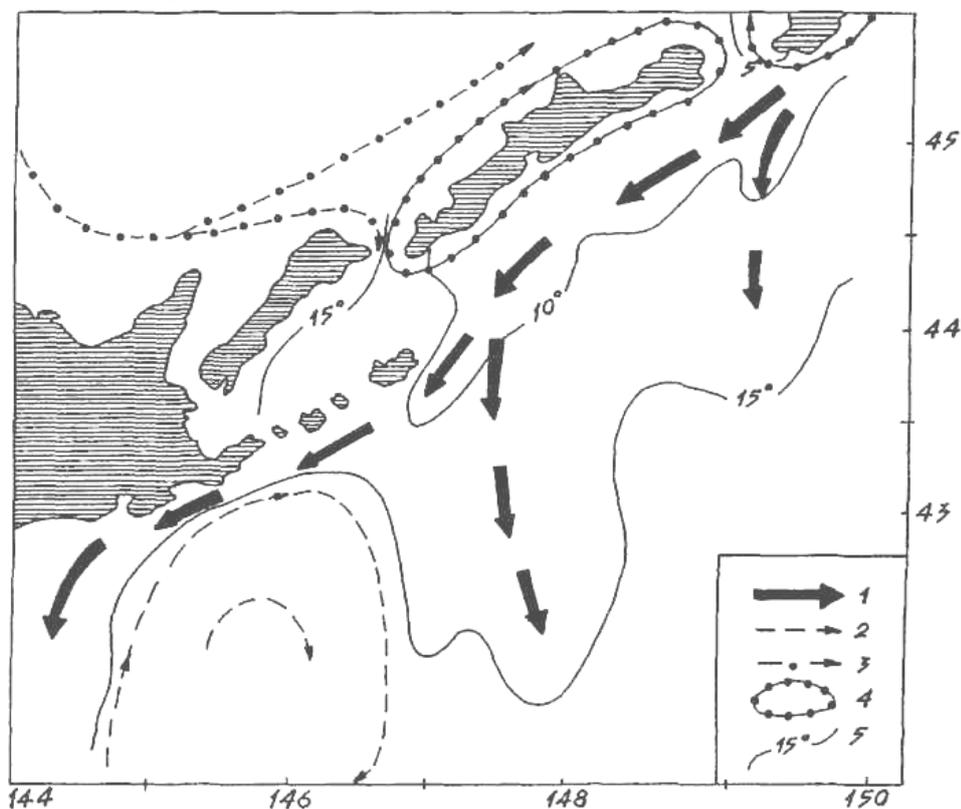


Рис. 6. Схема течений в южнокурильском районе (Мичурин, Фукс, 1988; по: Шунтов, 2001): 1 – Ойясио, 2 – северо-восточная ветвь Куроисио, 3 – Соя, 4 – циркуляция вокруг островов, 5 – изотермы.

К востоку от Курильских островов проходит холодное течение Ойясио, или Курильское течение. В структуре Ойясио выделяются два потока вод – берингоморский и охотоморский (Жуков, 1954). Поток вод из Берингова моря следует в юго-западном направлении и не распространяется дальше

средних Курильских островов. Южная часть течения Ойясио, представленная охотоморскими водными массами, проходит через южные Курильские проливы и доходит до 35° с.ш.

При приближении к о-ву Шикотан основной поток течения Ойясио обычно делится на две ветви. Первая (прибрежная) распространяется на юго-запад вдоль островов МКГ. Вторая ветвь уходит в южном или юго-восточном направлении мористее о. Шикотан. В некоторых случаях, приблизительно на траверсе пролива Фриза (между островами Итуруп и Уруп), от основного потока течения Ойясио отходит его третья ветвь, направленная на восток или юго-восток. Температура поверхностных вод этого течения даже в самые теплые летние месяцы не превышает 7-10°C. Летние ветры, дующие чаще с юга и юго-востока, местами прижимают течение к самой гряде (Корсунская, 1958). С юга, приблизительно на 42-44°с.ш., течение Ойясио подпирается водами северо-восточной ветви Куроисио, и зона их контакта известна как Субарктический фронт (Бобков, 2004).

Теплое течение Куроисио, несущее субтропическую водную массу, проходит с юго-запада на северо-восток в северной части Тихого океана. Оно является одним из наиболее мощных течений Мирового океана. В восточной части Восточно-Китайского моря Куроисио отдает часть вод в Японское море, образуя Цусимское течение. Минуя пролив Такара, основная масса вод Куроисио продолжает двигаться на северо-восток вдоль берегов островов Кюсю, Сикоку и Хонсю. Начиная от о-ва Сикоку, течение Куроисио оттесняется от берега холодными водами Ойясио, а в районе м. Инубо (36° с.ш.) круто поворачивает в океан (Леонтьев, 1961). Таким образом, течение Куроисио проходит вдалеке от берега и не оказывает постоянного тепляющего действия на тихоокеанское побережье островов МКГ.

Существенное влияние на гидрологический режим Южно-Курильского района оказывает ответвление Куроисио – течение Соя. Это течение не представляет из себя единого потока, а является системой вод, состоящей из основного потока, распространяющегося только у о-ва Хоккайдо, и его

продолжения в виде пяти ветвей, проявляющихся в виде различных комбинаций (рис. 7). На участке м. Соя – м. Сиретоко течение Соя представляет собой основной поток, с температурой воды 14-17 °С и соленостью 33,5-33,9‰, придерживающийся береговой линии. В районе п-ова Сиретоко формируется первая область трансформации вод течения Соя, положение которой в пространстве изменяется. Ее зарождение обусловлено началом деления основного потока на первую, четвертую и пятую ветви.

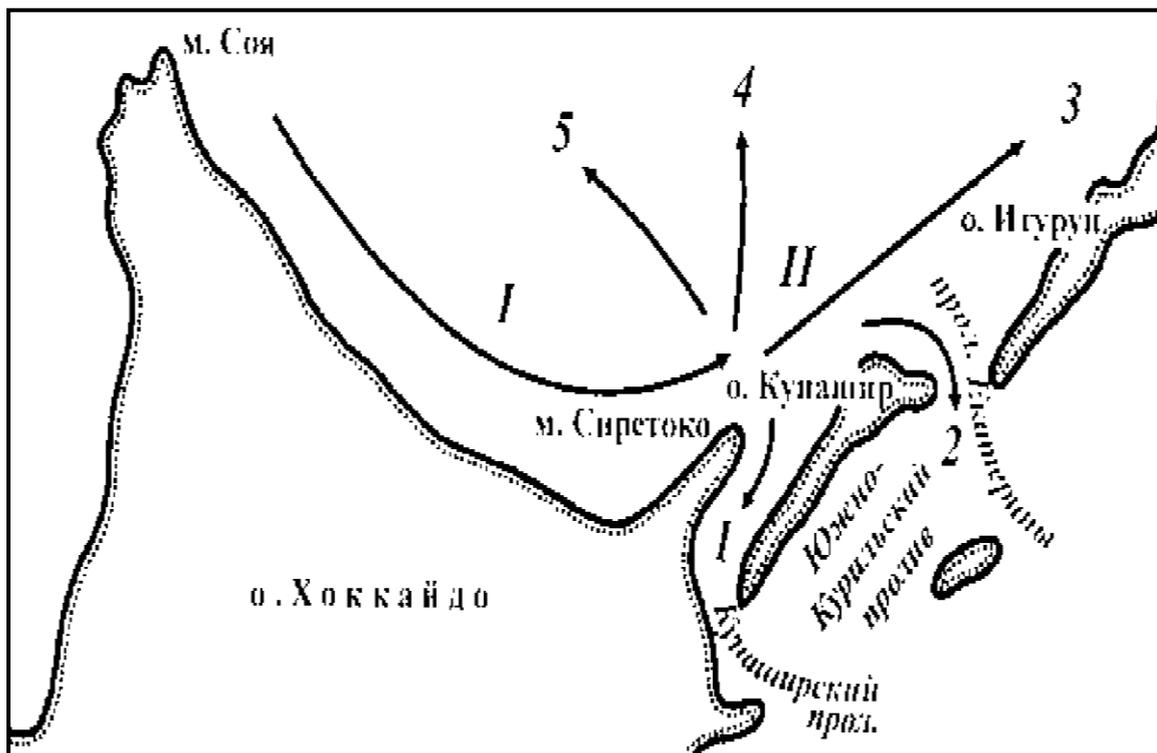


Рис. 7. Течение Соя и его ветви. I – основной поток, II – продолжение основного потока, 1–5 – первая–пятая ветви (по: Бобков, 2004).

В районе Южно-Курильского пролива, к которому примыкает северо- и юго-западное побережье о-ва Шикотан, гидрологический режим резко меняется по сезонам. Летом Южно-Курильское мелководье заполнено сильно прогретыми и относительно солеными япономорскими водными массами, поступающими сюда с течением Соя (Ушаков, 1951). Поэтому тихоокеанское побережье острова летом несколько холоднее охотоморского побережья, примыкающего к Южно-Курильскому проливу. Зимой через Курильские проливы с течением Ойясио выносятся сильно охлажденные охотоморские воды (рис. 8). В результате этого поверхность вод сильно охлаждается, и у

берегов МКГ образуется лед. Местный лед образуется не каждый год в декабре, только в опресненных участках бухт и в местах, защищенных от прилива (Кусакин, 1958). Местный лед не оказывает большого влияния на литоральную биоту, в отличие от охотоморского, приносимого течениями и ветрами. Узость курильских проливов способствует скапливанию больших количеств льда на северо-западных побережьях островов и в проливах.

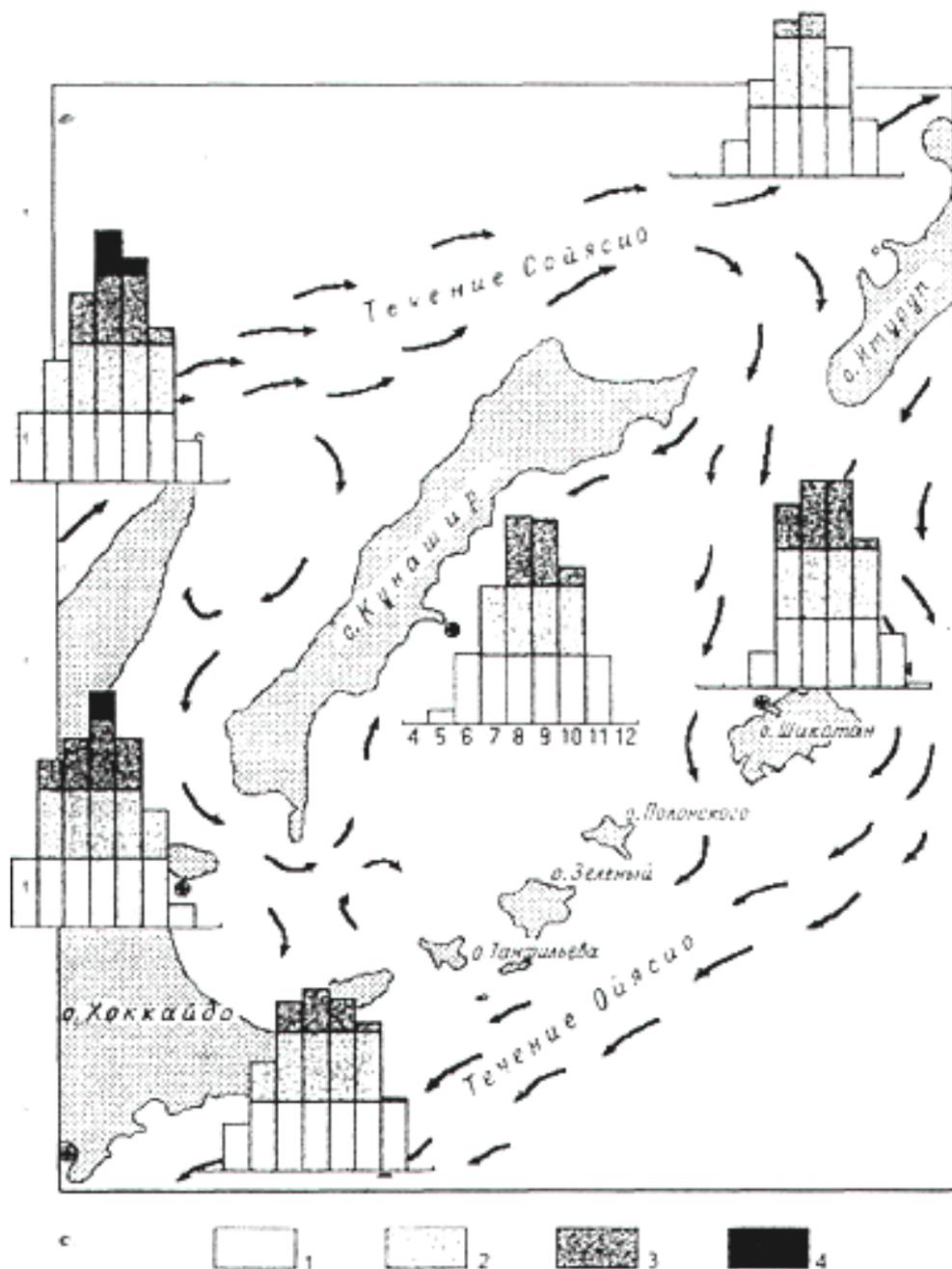


Рис. 8. Основные течения и распределение среднемесячных температур поверхностного слоя воды в апреле-декабре в районе Южно-Курильского мелководья (по: Жуков, 1954). Температуры: 1 – 4-8°C, 2 – 8-12°C, 3 – 12-16°C, 4 – выше 16°C.

Весной этот лед выносится в океан, где и тает. Характер ледяного покрова, время его появления и степень его подвижности оказывает двойное действие на литоральную биоту. Положительное влияние сказывается в том, что постоянный ледяной покров защищает обитателей литорали от непосредственного действия низких температур воздуха, губительных зимних штормов, а в прилив под лед проникает вода. Отрицательное влияние на литоральные организмы проявляется в истирающем действии льда в случае его большой подвижности (Кусакин, 1974).

Соленость вод Курильского района сравнительно невысока для открытых частей моря и в среднем составляет 33‰. Повышение солености, связанное с образованием льда, здесь не наблюдается. Наоборот, опреснение, вызываемое таянием льда и снега в конце зимы и в первой половине весны, ясно выражено, но довольно быстро сходит на нет, т.к. большая часть льда выносится в открытое море. Соленость прибрежных вод, особенно на литорали, довольно сильно варьирует в различных участках (Кусакин, 1958).

Для данного района характерны неправильные полусуточные приливы. То есть, в течение суток здесь наблюдаются две полных и две малых воды. Приливная волна имеет сложный характер. В сизигийные приливы бывает одна высокая и вторая, выраженная крайне слабо, волна. В квадратурные приливы волны менее высоки и мало отличаются друг от друга по амплитуде. Наивысший уровень прилива у о-ва Шикотан составляет 1,47 м (Люция, 1984). Приливная волна направлена из Тихого океана на северо-запад, в Охотское море, поэтому на юго-восточной стороне островов прилив начинается раньше, чем на северо-западной. За границы литорали принимается наибольшее и наименьшее (нуль глубин) теоретически возможное, в силу астрономических причин, изменение уровня воды.

Приливы в районе Курильских островов так же, как и в Охотском море, формируются в основном приливными волнами, распространяющимися из северо-западной части Тихого океана. Эти волны движутся преимущественно в юго-западном направлении вдоль Курильской гряды. При подходе к гряде

скорость их перемещения варьирует от 12 до 20 м/с. Амплитуда приливных колебаний уровня в зоне гряды – около 1 м. Скорость приливных течений составляет 0,1-0,15 м/с. В проливах амплитуда приливных колебаний уровня возрастает до 1,7-2,5 м. Скорость течений достигает 2,5 м/с и более.

В курильских проливах из-за многократного отражения приливных волн от охотоморских берегов возникают сложные поступательно-стоячие волны. Приливные течения в проливах Буссоль, Фриза, Екатерины имеют выраженный реверсивный характер (Ростов и др., 2003). Горизонтальные орбиты приливных течений, как правило, близки по своей форме к прямым линиям, ориентированным вдоль проливов.

Обусловленное сильными приливными течениями приливное перемешивание в проливах играет существенную роль при трансформации вод, определяя термогалинную структуру вод конкретного пролива. Трансформированная структура вод наблюдается в основном на шельфе островов. Она характеризуется отрицательными аномалиями температуры и положительными аномалиями солености на поверхности в теплое полугодие, более мощным холодным промежуточным слоем и более сглаженными экстремумами промежуточных водных масс. На мелководье за счет приливной трансформации образуется однородная по вертикали структура вод. В глубоководных областях курильских проливов наблюдаются хорошо стратифицированные воды (Ростов и др., 2003).

Кроме того, в зоне курильских проливов при вихреобразовании и фронтогенезе в процессе контакта струй прикурильских течений на фоне приливного перемешивания образуются разномасштабные неоднородности. Структура вод корректируется также изменчивостью водообмена в проливах. В каждом из основных курильских проливов в различные годы, в зависимости от развития того или иного звена системы течений района, возможен либо преобладающий сток охотоморских вод, либо преобладающее влияние тихоокеанских вод, либо двусторонняя циркуляция.

Остров Анучина имеет длину 7,4 км, ширину около 2 км, высоту над

уровнем моря 30-40 м, площадь 3 км². На северном берегу протекает ручей.

Остров Танфильева находится к северо-западу от о-ва Анучина. Он плоский, имеющий неправильную форму с двумя выступами на северном побережье. Наибольшая длина острова 8,3 км, ширина 6,4 км, площадь порядка 25 км². Поверхность его равнинная, высота над уровнем моря – 18 м. Остров покрыт травянистой растительностью, имеются болота и несколько небольших пресных озёр. Остров окружён скалами, рифами и камнями, находящимися от него на расстоянии до 1 мили (Корсунская, 1958).

Остров Юрий находится в 1,6 мили к северо-востоку от острова Анучина. Высота острова колеблется от 20 до 36 м, поверхность холмистая. Остров имеет удлиненную форму с извилистой, но не сильно изрезанной береговой линией. В ней имеется лишь две защищенные от прибоя и ветров бухты: Катерная и Широкая на северо-западном побережье. От входных мысов б. Широкая выступают рифы, вблизи скалистых выступов разбросаны подводные камни. Глубины в бухте колеблются от 5 до 17 м. Бухта Широкая открыта действию северных ветров (Лоция ..., 1968).

Остальная часть побережья о-ва Юрий имеет открытый характер. Берега крутые, скалистые, лишь в отдельных местах отлогие, с галечными и песчаными пляжами. Они окаймлены большим количеством подводных и надводных рифов, которые простираются в море на расстоянии до 1 км (Рыбаков, 1968). В середине острова есть два озера, соединяющиеся с близлежащими бухтами. В одной из них стекает ручей, стекающей с заболоченной площади (Корсунская, 1958).

Остров Зеленый расположен к северо-востоку от острова Юрий и отделен от него проливом Воейкова. Высота острова 23-25 м. поверхность ровная. В юго-западной части острова имеется система из 5 пресных озер. В северо-восточной его части расположено узкое длинное солоноватое озеро Долгое, соединяющееся с морем протокой. Глубины в протоке во время прилива 2 м. Берега острова мало изрезаны, преимущественно песчаные, юго-восточный берег каменистый. Остров окружен отмелью, на которой

разбросано большое количество камней, скал и рифов (Лоция ..., 1968).

Остров Зеленый по форме близкий к пятиугольнику. Длина острова составляет порядка 10 км, ширина достигает 9 км, площадь 51 км². Береговая линия острова довольно извилиста; вблизи его берегов также разбросано много кекур и рифов. Поверхность острова равнинная, безлесная, покрыта осоково-злаково-разнотравные лугами, местами заболочена. На его юго-западном побережье расположены несколько озёр, соединяющихся протокой с океаном. Остров с четырьмя речками, имеет довольно мягкий океанический климат с холодной затяжной весной; прохладным летом; тёплой, ясной и сухой осенью и довольно мягкой зимой. В самые холодные месяцы температуры редко опускаются ниже – 6°С. Море вокруг острова не замерзает, но в суровые зимы с февраля по апрель может заполняться плавучими льдами из Охотского моря. Зимы многоснежны, летом много дождей. Небольшие бухты открытые и мелководные (Корсунская, 1958).

Остров Полонского имеет длину 7 км, ширину 4 км и отделен от о-ва Шикотан проливом Шпанберга, а от о-ва Кунашир Южно-Курильским проливом. На северной стороне острова расположены две бухточки. В устье единственной речки простирается отлогий песчаный берег. Поверхность о-ва Полонского равнинная, низменная (максимальная высота 16 м), покрыта травянистой растительностью, заболоченная. К юго-востоку расположена группа мелких островов и скал, называемая Осколки, или скалы Демина.

Остров Шикотан является самым крупным из островов МКГ. Остров имеет форму прямоугольника, вытянутого с северо-запада на юго-восток. Длина острова – 27,7 км, ширина от 5,2 до 13,5 км, площадь 260 км². Береговая линия очень сильно изрезана. Здесь имеется 9 крупных бухт и множество мелких бухточек. В вершины ряда бухт впадают небольшие речки, сильно опресняющие воду этих участков. В переводе с айнского Шикотан означает «лучшее место» (Корсунская, 1958).

Климат о. Шикотан является морским муссонным, характеризуется относительно теплой зимой и прохладным летом с большим количеством

туманных дней. Ветровой режим характеризуется хорошо выраженной сезонной циркуляцией, причем зимний, весенний и осенний муссон выражен сильнее летнего. В зимний период с декабря по март господствуют северо-западные ветры. Весной велика повторяемость ветров северо-западных, северо-восточных и южных направлений. Летом преобладают ветры северо-восточного, восточного, юго-восточного и южного направлений. Осенью наблюдается учащение ветров северо-западного направления. Тогда же часты тайфуны (тропические циклоны), характеризующиеся ураганым ветром 25-30 м/с и большим количеством осадков (Кусакин, Лукин, 1995).

Гидрологический режим у берегов о. Шикотан достаточно суров, температура воды здесь колеблется от $-2,0-1,8^{\circ}\text{C}$ зимой до $+16^{\circ}\text{C}$ в августе и сентябре. Летом в бухтах температура воды у берега может подниматься до $+20-23^{\circ}\text{C}$. Такой температурный режим характерен для северной окраины низкобореальной подзоны бореальной зоны в северо-западной части Тихого океана (Кусакин, 1971).

Соленость в открытых частях бухт о. Шикотан в летний период равна в среднем 33,7‰. Наибольшая соленость отмечена на тихоокеанском побережье в бухтах Ноторо и Мацуба и составляет 33,8-33,96‰.

В заливах побережье обычно низменное, песчаное или галечное, с широкими приустьевыми участками долин, речек и ручьев. Остров по условиям рельефа легко проходим во всех направлениях. Крупных рек нет.

В бухтах острова встречаются разнообразные типы литорали – от скалистой прибойной в устьевой части до илисто-песчаной защищенной в кутовой части. Мысы по берегам бухт высокие и скалистые, сложены в основном из вулканических туфов и брекчий. Они окаймлены скалистыми, слабо наклоненными, почти плоскими платформами. Коренной берег на мысах часто образует непропуски, особенно в прилив. Между мысами бухт берег составлен продуктами разрушения вулканических туфов и брекчий – глыбами, валунами, галькой и песком. Однако в чистом виде песчаных пляжей и валунных россыпей в бухтах не образуется (Корсунская, 1958).

Формы рельефа мягкие. Остров пересекается неглубоко врезанными плоскодонными долинами рек и ручьев, а также небольшими бухтами. Общий характер рельефа низкогорный и холмистый. Господствуют выпуклые очертания склонов, сглаженные поверхности с отдельными круглыми или плоскими вершинами, ровные пространства морских террас. Редко встречаются вершины, поднимающиеся над уровнем моря выше 300 м. Северо-западную часть острова слагают древние породы мелового возраста. В средней пониженной части выходят на поверхность верхнемеловые осадочные породы. Выделяются 4 геоморфологические зоны:

1. Зона северо-западных возвышенностей. Вдоль северо-западного берега о-ва Шикотан вытянута полого-волнистая равнина (рис. 9). С северо-западной стороны она срезана громадными береговыми обрывами. У их подножья есть волно-прибойные желоба и ниши, выработанные морских прибоем. Нависшие над желобами и нишами глыбы обрушиваются вниз и загромождают узкую полосу каменистого пляжа. Три длинные бухты с узким крутостенным горлом врезаются вглубь острова, принимая в свои вершины устья наиболее длинных рек. Самая северная бухта – Малокурильская, раскинувшаяся у подножья горы Шикотан имеет округлую форму и узкое горло. По берегам бухты заметен два террасовидных уступа. На месте бухты по-видимому, раньше было озеро (Корсунская, 1958).

2. Центральная пониженная зона. В юго-восточном направлении ровная поверхность северо-западной возвышенной зоны полого понижается, склон расчленяется быстрыми ручьями, образующими довольно глубокие крутосклонные долины. Ручьи стекают в притоки пяти крупных рек острова, пересекающих его поперек. Равнина местами заболочена (Корсунская, 1958).

3. Зона главного несимметричного водораздела включает два вулкана третичного возраста: Томари и Ноторо. С более пологого и длинного северо-западного водораздела стекают самые длинные реки острова. С более крутого и короткого юго-восточного склона стекают быстрые ручьи. Они теряют горный характер лишь вблизи берега Тихого океана, куда впадают.

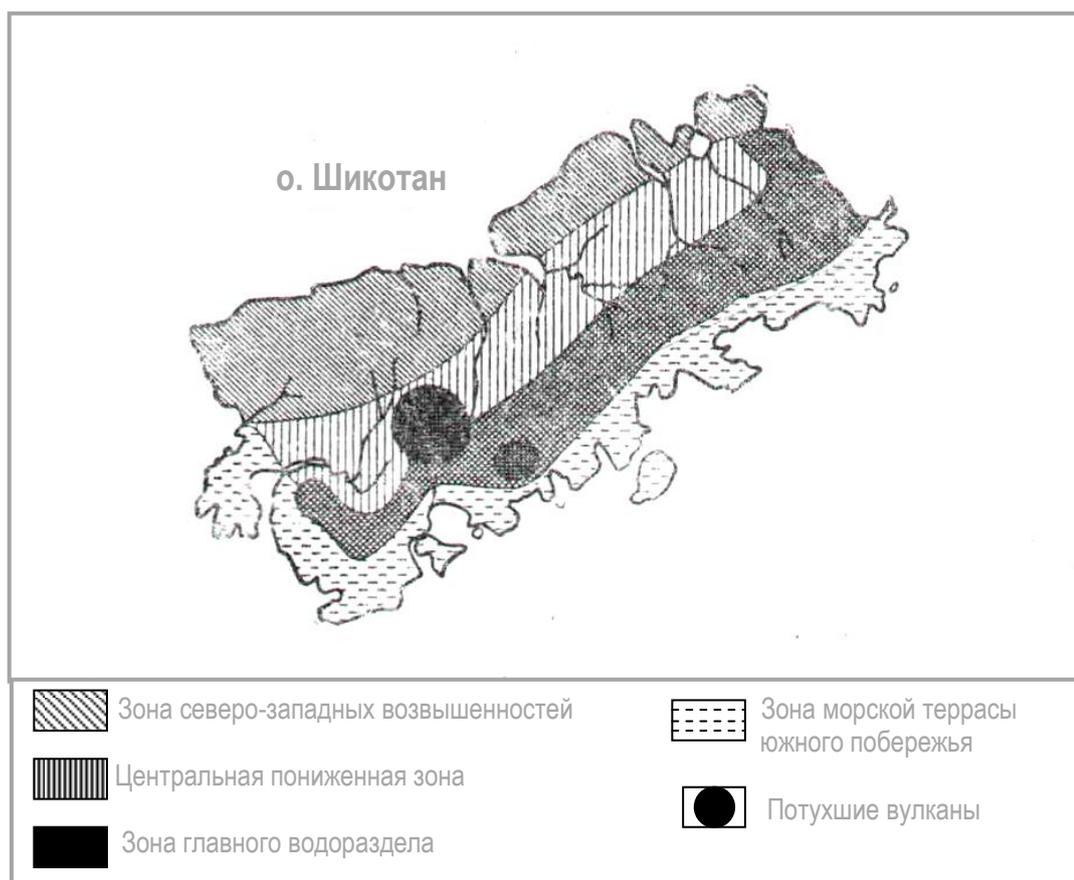


Рис. 9. Схематическая геоморфологическая карта о. Шикотан (по: Корсунская, 1958).

4. Морская терраса южного побережья о. Шикотан представляет собой пологонаклонную к океану поверхность, обрамляющая весь юго-восточный и часть юго-западного берега. Ширина террасы от 700 до 2 500 м. Берег абразионно-бухтовый с чередованием скалистых береговых обрывов и участков песчано-галечного пляжа в вершинах бухт. Многочисленные полуостровки и прибрежные острова является частями морской террасы, отделенные морским прибоем от массива острова (Корсунская, 1958).

Остальные острова МКГ очень невелики по площади и являются остатками морской террасы, раздробленной на отдельные участки тектоническим разломами и размытой морем. Они сложены туфагенными песчаниками и сланцами мелового возраста. Только на мысах сохранились изверженные породы, труднее поддающиеся разрушению. Ландшафт островов разнообразный; в средних частях большие площади заболочены. Равнина изредка пересечена долинами ручьев. Берега в основном обрывисты.

Песчаные или галечные пляжи расположены только в вершинах бухт.

Сильное землетрясение, которое произошло 5 октября 1994 г. в районе южных Курильских островов, проявилось на о. Шикотан с интенсивностью 8-9 баллов (по 12-бальной шкале). Одним из важнейших его последствий явилось общее тектоническое опускание острова на 0,5-0,7 м (Иващенко и др., 1996). В некоторых бухтах на литорали произошли обвалы, образовались новые осыпи, почти полностью погрузились ниже 0 глубин богато населенные абразионные скалистые платформы с расселинами и ваннами, в результате чего на мысах значительно уменьшилась площадь литорали.

Если учесть, что величина прилива и, следовательно, протяженность по вертикали литоральной зоны здесь составляет 1,5 м, то резкое погружение берега на 0,6 м, когда 40% литорали оказалось ниже 0 глубин, можно считать катастрофическим для многих организмов. Весь нижний горизонт литорали ушел под воду, его место заняли средний и частично верхний горизонт, а часть супралиторали опустилась в литораль (Кусакин и др., 1999а, б).

Таким образом, сложная геологическая история образования островов Курильской гряды, непосредственно связанных с близлежащими территориями, периодическая смена климатической обстановки, проявление вулканической деятельности и другие абиотические факторы отражаются на составе как морской, так и наземной биоты. Это обуславливает флоро-фаунистическое своеобразие архипелага в целом и его отдельных участков.

Курильские острова являются одной из немногих островных систем, где проходит граница между областями распространения как морских, так и наземных организмов. Для наземной флоры по Курильскому архипелагу проходит граница между Циркумбореальной и Восточноазиатской флористическими областями (Баркалов, 2009). Поэтому острова БКГ и МКГ представляют особый интерес как в ботанико-географическом, так и в экологическом аспекте.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для работы послужили сборы, выполненные сотрудниками ИБМ ДВО РАН в 1987 и 1997 г., а также собственные данные, полученные в ходе литоральной экспедиции на НИС «Профессор Гагаринский» в 2013 г. на трех островах МКГ: Шикотан, Зеленый и Юрий (рис. 10).

На о. Шикотан была обследована литораль и супралитораль 9 бухт. Берега острова большей частью высокие, скалистые, окаймлены камнями, рифами и скалами. Берега приглубы и изрезаны большим количеством бухт.

Бухта Дельфин вдается в западный берег острова в 2,4 мили (1 миля = 1852 м) к северо-северо-западу от мыса Волошина. В вершину бухты впадает река Островная, образующая в устьевой части большую лагуну. Вход в бухту загроможден камнями и рифами. Глубины во входе в бухту и в средней части бухты 3 м, а вблизи ее западного берега около 8 м (Лоция ..., 1984).

Бухта Горобец находится в 5,2 мили к востоку-северо-востоку от мыса Угловой, являющегося северо-западной оконечностью острова Шикотан. Восточный и западный берега бухты высокие, скалистые и обрывистые с нагромождением у самой воды крупных обломков скал. Берег вершины бухты низкий, окаймлен песчаным пляжем. Глубины в бухте постепенно уменьшаются по направлению к ее вершине; грунт – песок. В юго-восточную часть бухты впадает река Горобец.

Бухта Крабовая находится в 5 кбт. (1 кбт. = 185,2 м) восточнее бухты Горобец. Берега бухты в районе входа высокие и скалистые, а по направлению к вершине бухты они понижаются. Вдоль берегов разбросаны скалы и камни. В вершину бухты впадают две речки, большая из которых называется Анама. Глубины в бухте неровные, грунт при входе в бухту песок, а в вершине – илистый песок (Лоция ..., 1984).

Бухта Отрадная расположена в 3,5 мили к северо-востоку от бухты Крабовая. Берега бухты высокие и крутые; в вершине берег низкий и окаймлен песчано-галечным пляжем. В вершину бухты впадают две речки, большая из которых называется Свободная. Глубины в бухте по направлению

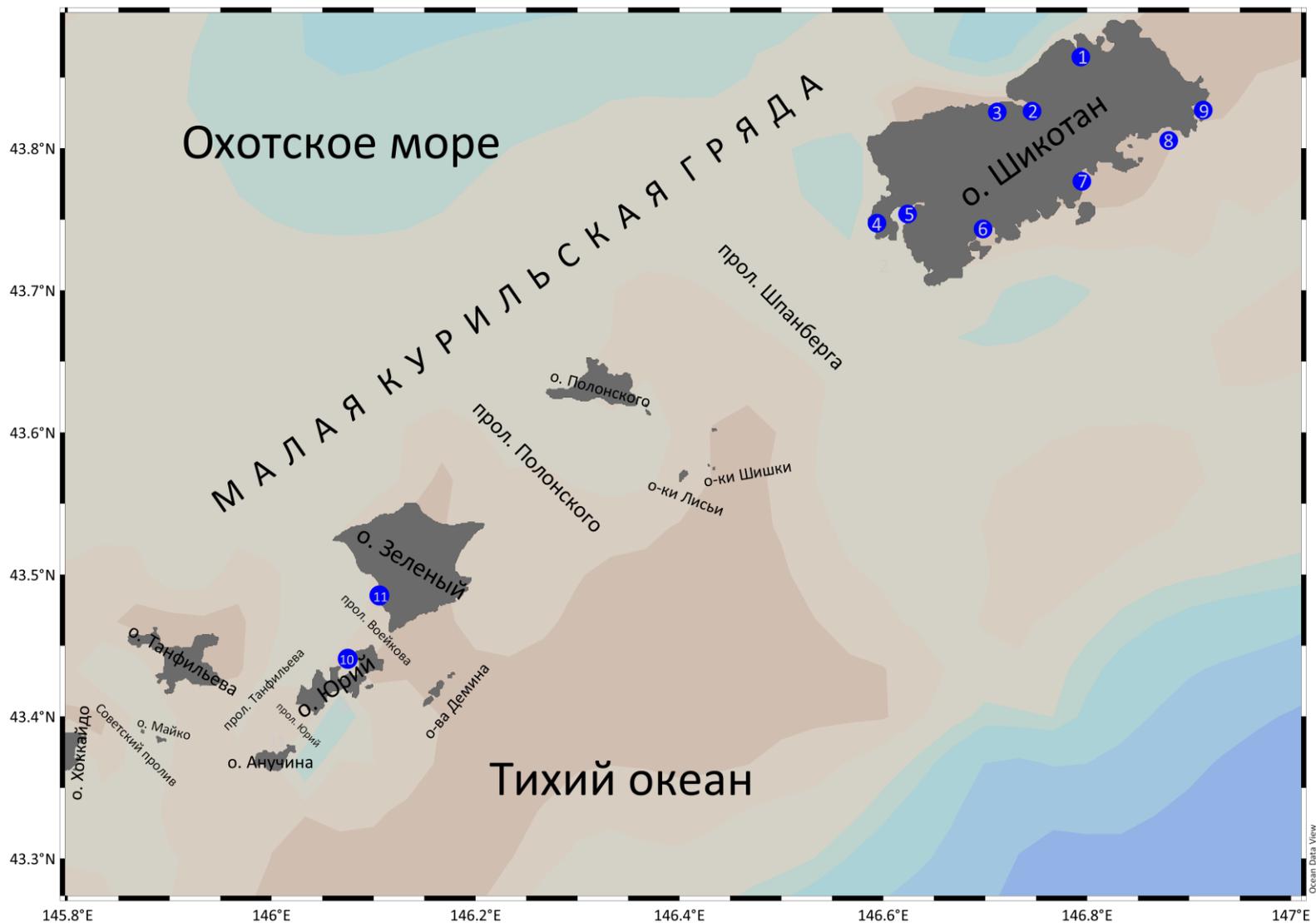


Рис. 10. Карта-схема района исследований в прибрежной зоне островов МКГ в 1987–2013 гг. Обозначения: 1 – б. Отрадная, 2 – б. Крабовая, 3 – б. Горобец, 4 – б. Гольцова, 5 – б. Дельфин, 6 – б. Церковная, 7 – б. Снежкова, 8 – б. Димитрова, 9 – б. Маячная (все о. Шикотан), 10 – б. Широкая (о. Юрий), 11 – м. Глушневского (о. Зеленый).

к ее вершине уменьшаются равномерно, грунт – песок. Северные и северо-западные ветры создают в бухте большое волнение (Лоция ..., 1984).

Бухта Маячная расположена в 5 кбт. к югу от мыса Краб, являющегося восточной оконечностью острова Шикотан. Северный берег бухты высокий и скалистый, а западный пологий и прорезан ручьями. От северного берега отходит гряда надводных остроконечных скал, соединенных между собой подводным рифом. Бухта закрыта от восточных ветров. Глубины на входе в бухту 12 м; к берегам они постепенно уменьшаются.

Бухта Димитрова вдается в юго-восточный берег острова Шикотан в 3 милях к западу-юго-западу от бухты Маячная. В средней части бухт лежит островок Средний высотой 42 м, а у южного входного мыса – островок Дальний высотой 62 м. Оба островка окаймлены камнями и рифами. Глубины во внешней части бухты 13-15 м, а во внутренней ее части они резко уменьшаются до 2-3 м; грунт – песок. Бухта укрыта от ветров северных и западных направлений (Лоция ..., 1984).

Бухта Снежкова вдается в юго-восточный берег между бухтами Димитрова и Церковная. Она является небольшой и типично морской, так же, как и бухта Гольцова, расположенная на юго-западном берегу о-ва Шикотан в непосредственной близости от бухты Дельфин (рис. 10).

Бухта Церковная находится в 6,5 мили к юго-западу от бухты Димитрова. Берега бухты гористые, обрывистые, окаймлены рифами. На северо-западном берегу бухты имеется низменный участок протяженностью 3,5 кбт., окаймленный песчаным пляжем. В бухту впадает много ручьев. У северо-восточного берега бухты лежит скалистый остров Девятый Вал, а у юго-западного берега – остров Айвазовского с преимущественно песчаными пляжами. Проходы между островами, окаймленными рифами, и берегом бухты узкие (шириной до 2 кбт.) и мелководные (глубиной не более 9 м). Глубины в бухте неровные, особенно в западной ее части, где имеется много банок с глубинами 2,3-5 м. Грунт в южной части – камень, в вершине бухты – песок (Лоция ..., 1984).

Водоросли и морские травы собирали на литорали в период отлива по стандартной хронологической методике (Кусакин и др., 1974); сосудистые растения – на супралиторали. На изучаемом участке перпендикулярно береговой линии выполняли гидробиологический разрез. Предварительно визуально оценивали распределение литоральных сообществ, выделяя их по доминирующим (часто поясообразующим) видам макрофитов. При сборе количественных проб пробные площадки ограничивали металлическими рамками площадью 100, 250, 500 и 1000 см².

Растения промывали в морской воде, затем известковые формы и мелкие водоросли, прикрепленные к камням, этикетировали, сушили на воздухе и закладывали в герметичные пакеты. Крупные формы водорослей с мясистым слоевищем после морфометрических измерений и определения сырого веса каждого экземпляра сушили целиком: сначала под навесом, а затем в скатках в сухом вентилируемом помещении. Средние формы макрофитов раскладывали на листах и сушили в гербарных папках путем удаления излишков влаги. Мелкие формы фиксировали 70% спиртом.

Общий объем изученных гербарных экземпляров морских макрофитов, собранных разными исследователями на литорали островов МКГ, составил около 700 гербарных листов, из которых 40% – образцы сборов 2013 г. В 2013 г. также были собраны 48 образцов высших сосудистых растений, произрастающих в супралиторальной зоне района исследований.

Исследованные бухты островов МКГ отличаются по своему географическому положению, орографическим и гидрологическим особенностям (табл. 1). Кроме того, они были изучены в разные по уровню сейсмической активности периоды времени. Литораль большинства бухт о-ва Шикотан исследовали дважды: до землетрясения – в 1987 г. и через 19 лет после землетрясения – в 2013 г. Литоральную флору б. Крабовая изучали многократно в течение 50 лет, в том числе в последний раз до землетрясения – в 1987 г., через три года после него – в 1997 г., а также в 2013 г.

Таблица 1

Условия обитания литоральных макрофитов в районе исследования

Остров, бухта	Глубина; грунт	Биономический тип литорали; открытость ветрам	Опреснение	Основные биотопы литорали
о. Юрий, б. Широкая	5-16 м; камни, песок	2-й, 3-й тип; N, NW	не выражено	скалистые мысы, рифы, песчано-галечные пляжи
о. Зеленый, у м. Глушневского	8-10 м; валуны, галька, песок	2-й тип; W	не выражено	рифы, песчано-каменистые пляжи
о. Шикотан, б. Отрадная	7-8 м; песок, галька, ил	1-й, 2-й, 5-й тип; глубоко вдается; N, NW	умеренно-слабое	скалистые мысы, песчано-галечные пляжи
о. Шикотан, б. Крабовая	12-13 м; скала, песок, галька, ил	1-й, 2-й, 5-й, 6-й тип; глубоко вдается; W	умеренно-слабое	скалистые мысы, рифы, песчано-галечные пляжи, литоральные ванны
о. Шикотан, б. Горобец	10-12 м; скала, песок	1-й, 2-й, 5-й тип; глубоко вдается; W	умеренное	скалистые плато, валуны, песчаные пляжи
о. Шикотан, б. Гольцова	5-7 м; песок, галька	1-й, 2-й тип; глубоко вдается; W	не выражено	скалистые мысы, песчано-галечные пляжи
о. Шикотан, б. Дельфин	3-8 м; песок, галька	1-й, 2-й, 5-й тип; глубоко вдается; W	сильное	надводные и подводные камни и рифы, песчано-галечные пляжи
о. Шикотан, б. Церковная	2-11 м; песок, галька, валуны	1-й, 2-й тип; S, SO	умеренное	скалистые мысы, рифы, песчано-галечные пляжи
о. Шикотан, б. Снежкова	6-8 м; песок, галька	2-й тип; S, SO	не выражено	скалистые мысы, песчано-галечные пляжи
о. Шикотан, б. Димитрова	3-13 м; галька, песок	1-й, 2-й тип; S, SO	не выражено	скалистые плато, рифы, песчаные пляжи
о. Шикотан, б. Маячная	6-12 м; скала, галька, валуны	2-й тип; S	слабое	скалистые мысы, подводные рифы, песчаные пляжи

Примечание: Направление ветров: N – северные, NW – северо-западные, W – западные, S – южные, SO – юго-восточные ветры; биономические типы литорали см. в главе 1.

Идентификацию водорослей проводили под световым микроскопом Olympus, временные и постоянные срезы изготавливали вручную. Для идентификации макроводорослей использовали определители, атласы и статьи следующих авторов: К.Л. Виноградова (1979); Ю.Е. Петров (1966, 1968, 1972, 1974); Л.П. Перестенко (1975, 1980, 1983а, 1983б, 1984, 1994), Зинова Е.С. (1928, 1929, 1940); Н.Г. Клочкова (1996); Н.Г. Клочкова и Ж.В. Демешкина (1985, 1987), Н.Г. Клочкова и О.Н. Селиванова (1989), Н.Г. Клочкова, Королева и Кусиди (2009,), Э.А. Титлянов, Т.В. Титлянова (2012), S. Segawa (1965), J. Tokida (1954), M. Nagai (1940, 1941).

Названия таксонов макрофитов приведены с учетом современных систематических воззрений (Селиванова, 2008; Селиванова, Жигадлова, 2009; Skriptsova, Choi, 2010; Guiry, Guiry, 2016). Понятие локальной флоры трактуется как совокупность видов, встреченных в конкретном районе (Клочкова, 1996). Видовое богатство понимается как общее количество видов (Словарь ботанических терминов, 1984). Для установления и анализа зонально-географического состава флоры использовали фитогеографическую систему Л.П. Перестенко (1982) и биогеографическую систему А.И. Кафанова, В.А. Кудряшова (2000).

Таксономическую принадлежность сосудистых растений определяли по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996). Типы ареалов и эколого-ценотические комплексы флоры выделяли с учетом рекомендаций В.Ю. Баркалова (Баркалов, 2009) по системе А.Л. Тахтаджяна (1978). Жизненные формы сосудистых растений характеризовали по классификации А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой (Безделев, Безделева, 2006).

Для интегральной оценки качества среды использовали флористический коэффициент, рассчитываемый по формуле:

$$\Phi = 3 + \frac{K}{B}$$

где 3 – число видов зеленых, К – красных, Б – бурых водорослей.

Для сравнительной характеристики видового состава использовали коэффициент флористической общности, или индекс Жаккара, который

рассчитывали по следующей формуле:

$$K_j = \frac{c}{a+b-c},$$

где a – количество видов в первой бухте, b – количество видов во второй бухте, c – количество видов, общих для обеих бухт (Андреев, 1980; Мэгарран, 1992).

Расчеты проводили с помощью программ Excel 2010, картирование распределений осуществляли в пакете Ocean Data View. Сравнение видовых списков (присутствие-отсутствие видов) макрофитов различных районов проводили методами иерархического кластерного анализа (метод полной связи) с использованием пакета анализа данных STATISTICA v. 6.1.

ГЛАВА 4. СОСТАВ ЛИТОРАЛЬНОЙ ФЛОРЫ О. ШИКОТАН ДО ЗЕМЛЕТРЯСЕНИЯ

4.1. Таксономический состав литоральной флоры

Макрофлора литорали острова Шикотан в 1987 г. насчитывала 82 вида, относящихся к 61 роду, 31 семейству, 17 порядкам и 4 отделам. Красные водоросли – отдел Rhodophyta – представлены 36 видами, что составляет 43% от общего видового состава флоры (табл. 2).

Таблица 2

Состав красных водорослей в литоральной флоре о. Шикотан в 1987 г.

Таксон	Район							
	О	К	ГЦ	Д	Ц	С	ДМ	М
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ordo Bangiales								
Fam. Bangiaceae								
<i>Porphyra ochotensis</i> Nagai	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>Pyropia pseudolinearis</i> (Ueda) Kikuchi, Miyata, Hwang et Choi	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Wildemania variegata</i> (Kjellman) De Toni	-	-	-	-	-	+	+	+
Ordo Corallinales								
Fam. Corallinaceae								
<i>Bossiella compressa</i> Kloczcova	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Clathromorphum circumscriptum</i> (Strömfelt) Foslie	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>C. compactum</i> (Kjellman) Foslie	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. loculosum</i> (Kjellman) Foslie	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. reclinatum</i> (Foslie) Adey	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Corallina pilulifera</i> Postels et Ruprecht	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>Pachyarthron cretaceum</i> (Postels et Ruprecht) Manza	+	-	-	-	-	-	+	-
Ordo Palmariales								
Fam. Palmariaceae								
<i>Devaleraea yendoi</i> (Lee) Kützing	+	+	-	-	-	-	+	-
<i>Halosaccion glandiforme</i> (Gmelin) Ruprecht	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>Palmaria marginicrassa</i> Lee	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. stenogona</i> (Perestenko) Perestenko	+	+	+	+	-	-	+	-
Ordo Gigartinales								
Fam. Dumontiaceae								
<i>Constantinea rosamarina</i> (Gmelin) Postels et Ruprecht	-	-	-	-	-	+	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>C. subulifera</i> Setchell	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>Dumontia contorta</i> (Gmelin) Ruprecht	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Neodilsea yendoana</i> Tokida	-	+	+	-	+	+	-	+
Fam. Phylloporaceae								
<i>Masudaphycus irregularis</i> (Yamada) Lindstrom	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Mastocarpus pacificus</i> (Kjellman) Perestenko	+	+	+	+	-	+	-	-
Fam. Tichocarpaceae								
<i>Tichocarpus crinitus</i> (Gmelin) Ruprecht	-	+	+	-	+	+	-	-
Fam. Endocladiaceae								
<i>Gloiopeltis furcata</i> (Postels et Ruprecht) J. Agardh	+	+	+	+	-	+	-	-
Fam. Gigartineae								
<i>Chondrus pinnulatus</i> (Harvey) Okamura	+	+	-	+	-	+	+	-
<i>Mazzaella japonica</i> (Mikami) Hommersand	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>M. parksii</i> (Setchell et Gardner) Hughey, Silva et Hommersand	+	+	+	-	-	+	+	-
Ordo Ahnfeltiales								
Fam. Ahnfeltiaceae								
<i>Ahnfeltia tobuchiensis</i> (Kanno et Matsubara) Makienko	-	-	-	+	-	-	-	-
Ordo Gracilariales								
Fam. Gracilariaceae								
<i>Gracilariopsis longissima</i> (Gmelin) Steentoft, Irvine et Farnham	-	-	-	+	-	-	-	-
Ordo Ceramiales								
Fam. Rhodomelaceae								
<i>Neorhodomela aculeata</i> (Perestenko) Masuda	+	+	+	-	+	+	-	-
<i>N. oregona</i> (Doty) Masuda	+	-	-	-	+	+	-	+
<i>Odonthalia annae</i> Perestenko	+	+	-	-	-	+	+	-
<i>O. corymbifera</i> (Gmelin) Greville	+	-	-	-	-	+	+	-
<i>O. ochotensis</i> (Ruprecht) J. Agardh	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Polysiphonia morrowii</i> Harvey	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pterosiphonia bipinnata</i> (Postels et Ruprecht) Falkenberg	-	-	-	-	-	+	-	-
Fam. Wrangeliaceae								
<i>Neoptilota asplenioides</i> (Turner) Kylin	-	+	+	-	+	+	-	+
<i>Ptilota filicina</i> J. Agardh	+	+	+	-	+	-	-	-
Общее количество видов	22	21	16	9	18	7	15	7

Примечание в табл. 2-5 приняты следующие обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, ГЦ – б. Гольцова, Д – б. Дельфин, Ц – б. Церковная, С – б. Снежкова, ДМ – б. Димитрова, М – б. Маячная.

На охотоморском побережье чаще всего встречались следующие виды:

Pyropia pseudolinearis, *Bossiella compressa*, *Corallina pilulifera*, *Halosaccion*

glandiforme, *Palmaria stenogona*, *Constantinea subulifera*, *Gloiopeltis furcata*, *Mazzaella parksii*, *M. japonica*, *Mastocarpus pacificus*, *Neorhodomela aculeata* и *Ptilota filicina*. На тихоокеанском побережье преимущественно встречалось 5 видов: *Wildemania variegata*, *Halosaccion glandiforme*, *Neodilsea yendoana*, *Neorhodomela oregona* и *Neoptilota asplenioides* (Butov, Levenets, 2013).

Бурые водоросли (отдел Ochrophyta, класс Phaeophyceae) представлены 29 видами, что составляет 35% от общего видового состава флоры (табл. 3). Почти повсеместно на литорали встречались три вида, из них два вида фукусовых: *Analipus japonicus*, *Stephanocystis crassipes* и *Silvetia babingtonii*.

Таблица 3

Состав бурых водорослей в литоральной флоре о. Шикотан в 1987 г.

Таксон	Район							
	О	К	ГЦ	Д	Ц	С	ДМ	М
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ordo Ectocarpales								
Fam. Acinetosporaceae								
<i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman	+	+	-	-	+	-	-	+
Fam. Chordariaceae								
<i>Chordaria flagelliformis</i> (Müller) C. Agardh	-	+	-	-	+	-	+	-
<i>C. gracilis</i> Setchell et N.L.Gardner	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Coilodesme japonica</i> Yamada	+	+	-	+	+	-	+	+
<i>C. californica</i> (Ruprecht) Kjellman	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> (Hudson) Greville	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Leathesia marina</i> (Lyngbye) Decaisne	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Saundersella simplex</i> (Saunders) Kylin	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sphaerotruchia divaricata</i> (C.Agardh) Kylin	-	-	+	-	-	-	-	-
Fam. Scytosiphonaceae								
<i>Petalonia fascia</i> (Müller) Kuntze	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. zosterifolia</i> (Reinke) Kuntze	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) J. Agardh	+	+	-	-	+	-	+	+
Ordo Ralfsiales								
Fam. Ralfsiaceae								
<i>Ralfsia fungiformis</i> (Gunnerus) Setchell et Gardner	-	+	-	+	-	-	-	-
Fam. Heterochordariaceae								
<i>Analipus japonicus</i> (Harvey) Wynne	+	+	+	+	+	-	+	+
Ordo Desmarestiales								
Fam. Desmarestiaceae								

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Desmarestia kurilensis</i> Yamada	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. viridis</i> (Müller) Lamouroux	+	-	-	-	-	-	-	-
Ordo Laminariales								
Fam. Pseudochordaceae								
<i>Pseudochorda nagaii</i> (Tokida) Inagaki	-	+	-	-	-	+	-	-
Fam. Laminariaceae								
<i>Arthrothamnus bifidus</i> * (Gmelin) J. Agardh	+	+	-	-	+	+	+	-
<i>Laminaria yezoensis</i> * Miyabe	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Saccharina angustata</i> * (Kjellman) Selivanova, Zhigadlova et Hansen	-	+	+	-	+	+	+	-
<i>S. gyrata</i> ** (Kjellman) Lane, Mayes, Druehl et Saunders	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>S. japonica</i> (Areschoug) Lane, Mayes, Druehl et Saunders	-	-	-	-	+	+	-	-
Fam. Costariaceae								
<i>Costaria costata</i> ** (C. Agardh) Saunders	+	-	-	-	-	-	-	-
Fam. Alariaceae								
<i>Alaria angusta</i> ** Kjellman	-	+	+	-	+	+	-	-
<i>A. marginata</i> ** Postels et Ruprecht	+	-	-	-	-	-	-	-
Ordo Fucales								
Fam. Sargassaceae								
<i>Stephanocystis crassipes</i> (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, Rousseau et Thibaut	+	+	-	+	+	+	+	+
Fam. Fucaceae								
<i>Fucus evanescens</i> ** C. Agardh	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>Silvetia babingtonii</i> ** (Harvey) De Toni	+	+	+	-	+	+	-	+
Общее количество видов	14	16	9	7	10	9	9	12

* - промысловые виды, ** - потенциально промысловые виды.

Среди бурых водорослей 4 вида ламинариевых: *Arthrothamnus bifidus*, *Laminaria yezoensis*, *Saccharina angustata* и *Saccharina japonica* являются промысловыми, а 4 вида: *S. gyrata*, *Costaria costata*, *Alaria angusta*, *A. marginata* потенциально промысловыми видами (Суховеева, Подкорытова, 2006). Также к группе потенциально промысловых относятся 3 вида фукусовых: *Stephanocystis crassipes*, *Fucus evanescens* *Silvetia babingtonii* (Кизеветтер и др., 1981). Потенциально промысловые виды Phaeophyceae встречаются у побережья острова почти повсеместно.

Зеленые водоросли – отдел Chlorophyta – представлены 14 видами, что составляет около 17% от общего видового состава флоры (табл. 4). Чаще других были обнаружены следующие виды: *Acrosiphonia duriuscula*, *Ulva lactuca*, *M. crassidermum*, *B. chadefaudii*, *Chaetomorpha ligustica*. Половина встреченных видов (7) обитают как на литорали охотоморского, так и тихоокеанского побережий острова. Только на охотоморском побережье о. Шикотан распространены виды *Monostroma grevillei* и *Ulva prolifera*.

Таблица 4

Состав зеленых водорослей в литоральной флоре о. Шикотан в 1987 г.

Таксон	Район							
	О	К	ГЦ	Д	Ц	С	ДМ	М
Ordo Cladophorales								
Fam. Cladophoraceae								
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kützing) Kützing	-	+	-	+	-	-	-	+
<i>C. linum</i> (Müller) Kützing	-	-	-	+	-	-	-	-
Ordo Ulotrichales								
Fam. Ulotrichaceae								
<i>Acrosiphonia duriuscula</i> (Ruprecht) Yendo	+	+	+	-	+	-	+	+
<i>Spongomorpha aeruginosa</i> (Linnaeus) Hoek	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Ulotrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret	-	-	-	+	-	-	-	-
Ordo Ulvales								
Fam. Gomontiaceae								
<i>Monostroma crassidermum</i> Tokida	+	-	+	-	-	-	+	+
<i>M. grevillei</i> (Thuret) Wittrock	+	+	-	-	-	-	-	-
Fam. Kornmanniaceae								
<i>Blidingia chadefaudii</i> (Feldmann) Bliding	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>B. minima</i> (Naegeli) Kylin	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kornmannia leptoderma</i> (Kjellman) Bliding	-	-	+	-	-	-	+	-
Fam. Ulvaceae								
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>U. prolifera</i> (Müller) J. Agardh	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ulvaria splendens</i> (Ruprecht) Vinogradova	+	-	-	-	-	-	-	-
Fam. Ulvellaceae								
<i>Ulvella scutata</i> (Reinke) Nielsen, Kelly et Wysor	-	-	-	+	-	-	-	-
Общее количество видов	7	5	5	6	0	4	6	1

Высшие растения в литоральной флоре острова представлены 3 видами распространенных на побережье морей Дальнего Востока морских трав

зостеры и филлоспадикса (табл. 5). Доля их в видовом составе литоральной флоры наименьшая и составляет около 5%.

Таблица 5

Состав морских трав в литоральной флоре о. Шикотан в 1987 г.

Таксон	Район							
	О	К	ГЦ	Д	Ц	С	ДМ	М
Ordo Alismatales								
Fam. Cymodoceaceae								
<i>Phyllospadix iwatensis</i> Makino	+	+	+	-	-	-	+	-
Fam. Zosteraceae								
<i>Zostera marina</i> Linnaeus	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Z. japonica</i> Asch. et Graebn.	+	-	-	+	-	-	-	-
Общее количество видов	3	1	1	2	0	0	1	0

Из полученных данных видно, что красные водоросли доминируют по числу видов над бурыми и зелеными во всей флоре острова. Наибольшее количество видов Rhodophyta встречено в б. Отрадная (22) и б. Крабовая (21), наименьшее – по 7 видов – в б. Церковная и Маячная. Морские травы представлены всего тремя видами, причем два из них обнаружены в б. Дельфин. Доля бурых водорослей наиболее значительна в б. Церковная и б. Снежкова. Присутствие же зеленых водорослей заметнее в б. Дельфин, которая подвержена значительному опреснению (рис. 11).

По числу надвидовых таксонов во всех исследованных бухтах острова наблюдается примерное равенство между красными и бурыми водорослями (табл. 6). В среднем на каждый род флоры приходится 1.3 вида, на каждое семейство 2.3 вида и 1.8 рода, на каждый порядок 1.7 семейства. Такие результаты указывают на большую пестроту систематического состава и ее аллохтонное происхождение, за счет выявления «пришельцев», то есть видов, нехарактерных для данного района. Кроме того, литоральная зона очень изменчива, а виды, произрастающие в ней, зачастую являются однолетними, что приводит к сезонной неоднородности состава флоры.

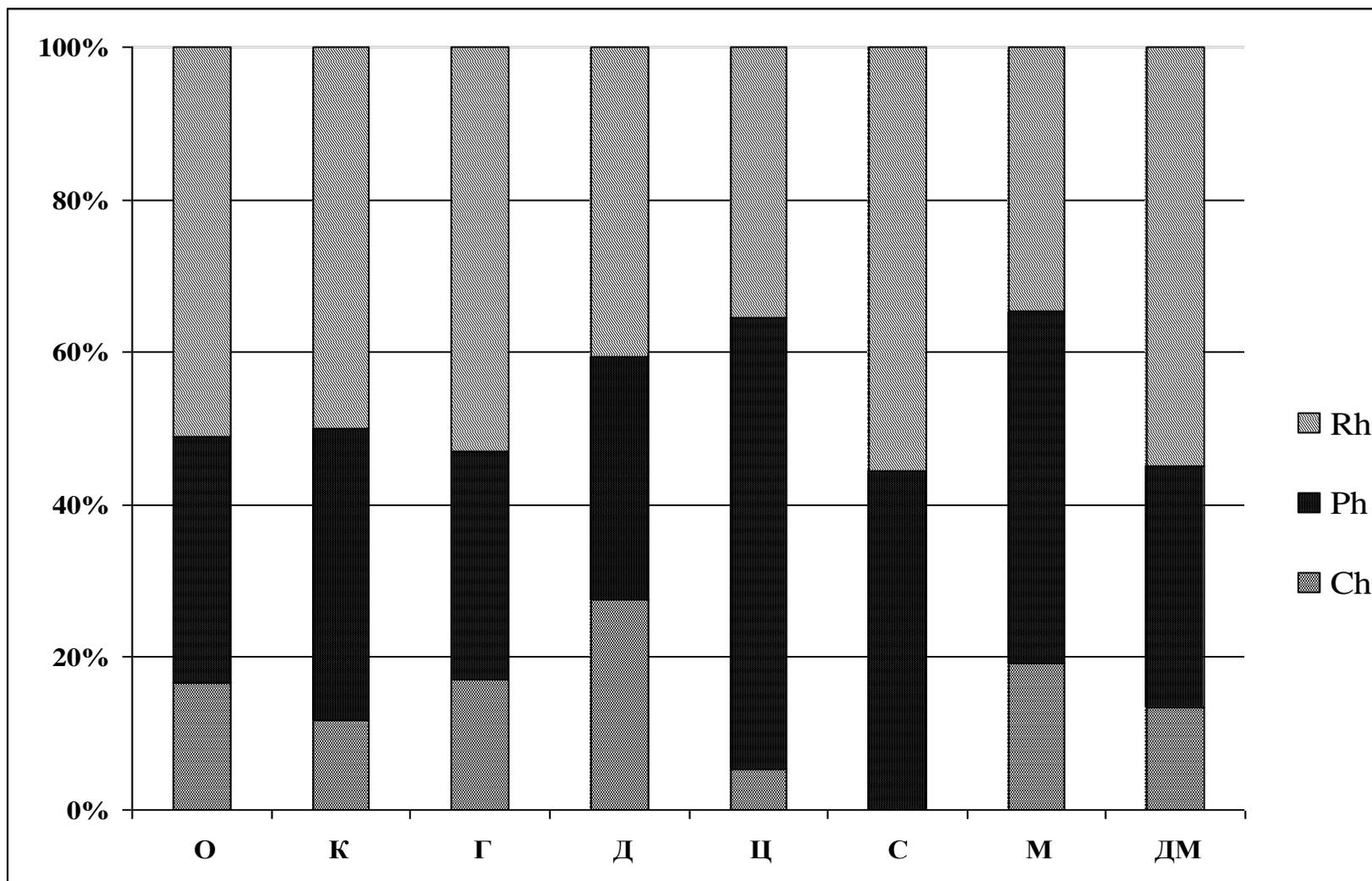


Рис. 11. Соотношение основных групп водорослей во флоре о. Шикотан в 1987 г. Обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, Г – б. Гольцова, Д – б. Дельфин, Ц – б. Церковная, С – б. Снежкова, ДМ – б. Димитрова, М – б. Маячная. Rh – Rhodophyta (красные водоросли), Ph – Phaeophyceae (бурые водоросли), Ch – Chlorophyta (зеленые водоросли).

Таблица 6

Таксономический состав литоральной флоры о. Шикотан в 1987 г.

Отделы (Классы)	Порядки	Семейства	Роды	Виды	Вид/ род	Вид/ сем.	Род/ сем.	Сем./ пор.
Rhodophyta	7	12	27	36	1.3	3.0	2.3	1.7
Ochrophyta/ Phaeophyceae	7	13	22	29	1.3	2.2	1.7	1.9
Chlorophyta	3	5	10	14	1.4	2.8	2.0	1.7
Tracheophyta	1	2	2	3	1.5	1.5	1.0	2
Всего	17	30	59	79	1.3	2.3	1.8	1.7

Доминирующее положение занимает отдел Rhodophyta, включающий 36 видов из 7 порядков, 12 семейств и 27 родов (табл. 7). Среди красных водорослей по количеству видов преобладает порядок Gigartinales – 11 видов.

Таблица 7

Крупнейшие надвидовые таксоны флоры острова Шикотан

Порядок	N	Семейство	N	Роды	N
Rhodophyta					
Gigartinales	11	Dumontiaceae	5	Constantinea	2
Ceramiales	9	Rhodomelaceae	7	Odonthalia	3
Corallinales	7	Corallinaceae	7	Clathromorphum	4
Ochrophyta/Phaeophyceae					
Ectocarpales	13	Chordariaceae	8	Coilodesme	2
				Chordaria	2
		Scytosiphonaceae	4	Petalonia	2
Laminariales	9	Laminariaceae	5	Saccharina	3
Chlorophyta					
Ulvales	9	Ulvaceae	4	Ulva	2

Примечание: N – число видов.

Затем следуют порядки Ceramiales (9) и Corallinales (7). В состав этих же порядков входят наиболее многочисленные семейства: Dumontiaceae, Rhodomelaceae и Corallinaceae. Только один род Clathromorphum включает 4 вида, а остальные рода представлены 1-3 видами.

Класс Phaeophyceae отдела Ochrophyta занимает второе место по числу видов. 29 видов бурых водорослей относятся к 7 порядкам, 13 семействам и 22 родам. Наиболее весомым по числу видов является порядок Ectocarpales, он включает 3 семейства, 9 родов и 13 видов. Вторым по числу видов является порядок Laminariales (табл. 6). Самыми крупными семействами являются Chordariaceae – 8 видов, Laminariaceae (5) и Scytosiphonaceae (4). Род Saccharina содержит 3 вида. Другие роды представлены 1-2 видами.

Отдел Chlorophyta представлен наименьшим среди водорослей числом видов, он объединяет 3 порядка, 5 семейств и 10 родов. Самым крупным является порядок Ulvales, представленный 3 семействами, 6 родами и 9 видами. Больше всего видов содержит семейство Ulvaceae (4), семейства Kornmanniaceae и Ulotrichaceae по три. Все роды содержат 1-2 вида (табл. 6).

Отдел Tracheophyta включает 3 вида из 1 порядка, 2 семейств и 2 родов. Самым крупным является семейством является Zosteraceae; оно представлено 2 родами и 2 видами.

Таким образом, макрофлора литоральной зоны острова Шикотан в 1987 г. насчитывала 82 вида, относящихся к 61 роду, 31 семейству, 17 порядкам и 4 отделам. Красные водоросли (отдел Rhodophyta) представлены 36 видами, что составляет 43% от общего видового состава флоры. Бурые водоросли (отдел Ochrophyta, класс Phaeophyceae) представлены 29 видами, что составляет 35% от общего видового состава флоры. Из них 4 вида ламинариевых являются промысловыми, а 3 вида фукусовых и 4 вида ламинариевых – потенциально промысловыми видами. Зеленые водоросли (отдел Chlorophyta) представлены 14 видами, что составляет 16,5% от общего видового состава флоры. Морские травы (отдел Tracheophyta) представлены 3 видами. Доля их в литоральной флоре о. Шикотан самая низкая; она составляет около 5%.

Как по видовому богатству, так и по видовому разнообразию представители отдела Rhodophyta превосходят все остальные отделы. Самыми большими у красных водорослей являются порядки Gigartinales (11

видов) и Ceramiales (9), семейства Rhodomelaceae (7) и Corallinaceae (7), род Clathromorphum (4). У бурых водорослей крупнейшие порядки Ectocarpales (13) и Laminariales (9), семейства Chordariaceae (8) и Laminariaceae (5), род Saccharina (3). У зеленых водорослей самый крупный порядок Ulvales (9) с семейством Ulvaceae (4) и родом Ulva (2). Как видно, таксономический состав литоральной флоры о. Шикотан в стабильных сейсмических условиях характеризуется значительной пестротой, что указывает на ее аллохтонное происхождение за счет видов, принесенных из других районов и зон.

За весь период исследований во второй половине 20 в. на литорали наиболее подробно изученной бухты острова Шикотан – б. Крабовая – было зарегистрировано 94 вида макрофитов, том числе 45 видов красных водорослей, 28 – бурых, 18 – зеленых и 3 вида морских трав. Самое крупное семейство Rhodomelaceae (Rhodophyta) включало 13 видов. Семейства Laminariaceae и Chordariaceae (Phaeophyceae) и Gigartinaceae (Rhodophyta) содержали по 6 видов; семейства Cladophoraceae и Ulvaceae (Chlorophyta) – по 5 видов. Крупнейшими родами являлись *Odonthalia*, *Saccharina* и *Ulva*, включавшие по 5 видов (Бутов и др., 2012).

Таким образом, результаты исследования таксономического состава литоральной флоры о. Шикотан до землетрясения 1994 г. показали, что данная флора характеризуется высоким уровнем видового богатства и разнообразия водорослей преимущественно за счет видов Rhodophyta.

4.2 Зонально-географический состав литоральной флоры

Охотоморское побережье, северо-западный берег.

Данный район представлен двумя соседними бухтами со сходной орографией берегов: Отрадная и Крабовая (Бутов, Баранов, 2012). Соотношение широтно-зональных элементов во флоре этих бухт таково, что преобладают тихоокеанские широкобореальные виды, составляющие 37% от общего числа видов (рис. 12).

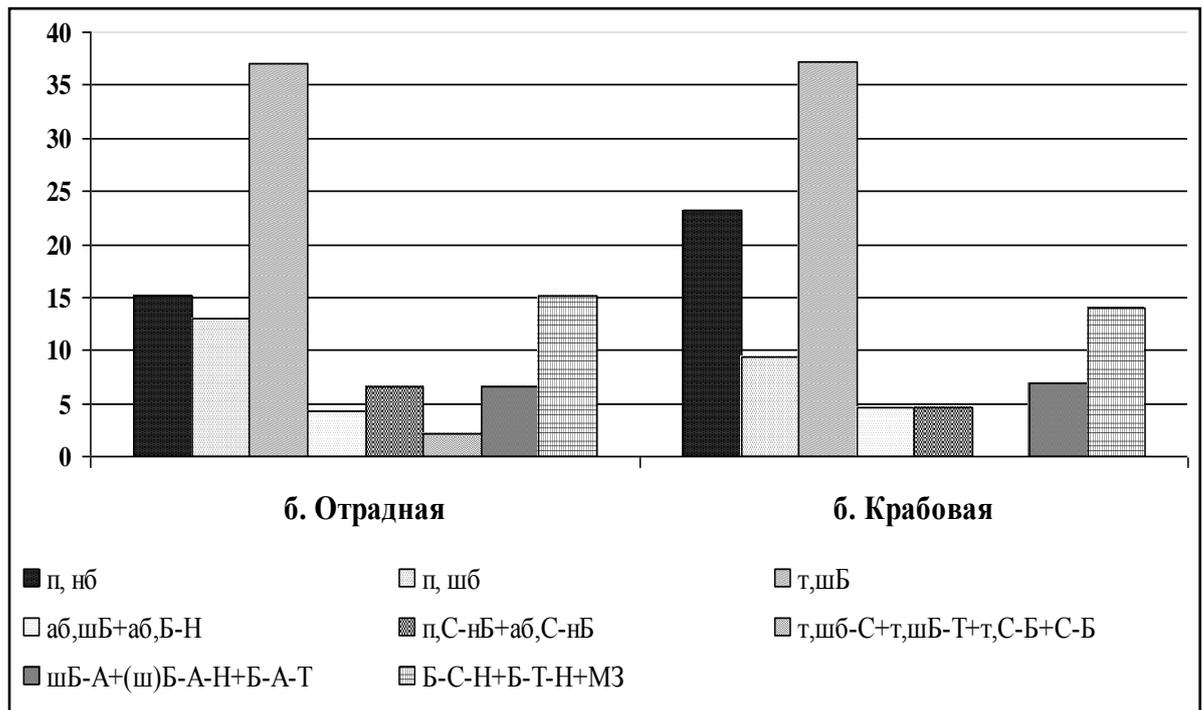


Рис. 12. Зонально-географический состав литоральных флор (%) бухт Отрадная и Крабовая. Обозначения в рис. 12-18: п – приазиатский, т – тихоокеанский, аб – амфибореальный; нБ – низкобореальный, шБ – широкобореальный, шБ-А – широкобореально-арктический, шБ-С – широкобореально-субтропический, нБ-С – низкобореально-субтропический, С-Б – субтропическо-бореальный, Б-Н – бореально-нотальный, шБ-А-С – широкобореально-арктическо-субтропический, шБ-А-Н – широкобореально-арктическо-нотальный, Б-А-Т – бореально-арктическо-тропический, Б-А-Н – бореально-арктическо-нотальный, Б-С-Н – бореально-субтропическо-нотальный, Б-Т-Н – бореально-тропическо-нотальный, МЗ – мультизональный.

Заметно влияние на флору приазиатских низкобореальных, бореально-субтропическо-нотальных, бореально-тропическо-нотальных, а также мультизональных видов. В б. Крабовая не встречены виды широкобореально-(суб)тропического и субтропическо-бореального комплексов. В б. Отрадная доля таких видов минимальна и составляет 2%. Виды с широкобореально-

арктическими, бореально-арктическо-нотальными, бореально-арктическо-тропическими ареалами в данных бухтах составляют по 7% видовой состава макрофитов. Доля амфибореальных широкобореальных и бореально-нотальных видов составила в б. Отрадная 4%, в б. Крабовая – 5%. Столько же – 5% – было в б. Крабовая приазиатских субтропическо-низкобореальных и амфибореальных субтропическо-низкобореальных видов. В б. Отрадная доля таких видов немного выше и составила 7%.

Охотоморское побережье, юго-западный берег.

В данном районе исследование проводили в соседних бухтах Гольцова и Дельфин. Доминирующие зонально-географические элементы литоральных флор оказались различными (Butov, Levenets, 2012) (рис. 13).

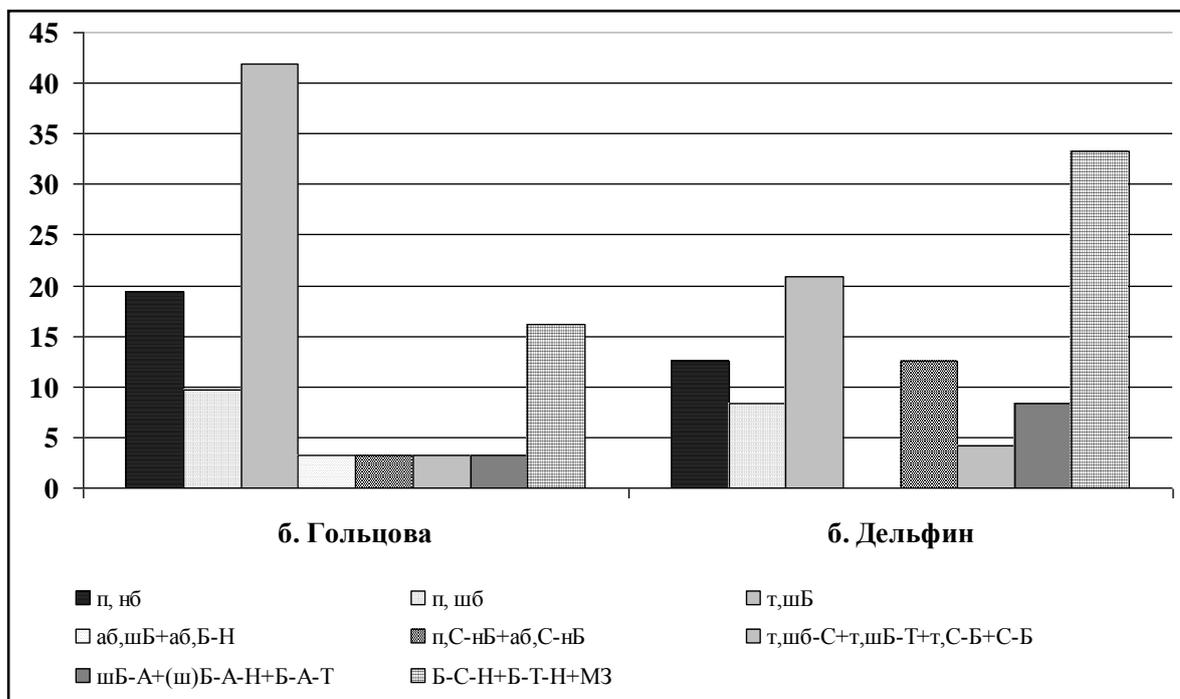


Рис. 13. Зонально-географический состав литоральных флор (%) бухт Гольцова и Дельфин охотоморского побережья о. Шикотан.

Во флоре б. Гольцова, являющейся типично морской, лидирующее положение заняли тихоокеанские широкобореальные виды (42%), а во флоре значительно опресненной б. Дельфин – виды бореально-субтропическо-нотальные, бореально-тропическо-нотальные и мультizonальные (33%). Приазиатских низкобореальных видов было больше во флоре б. Гольцова – 19%; в б. Дельфин их доля составила 13%.

Приазиатских широкобореальных видов в б. Гольцова было на 2% больше, чем в б. Дельфин, 10 и 8% соответственно. В целом, зонально-географическая структура флоры б. Гольцова очень своеобразна. Она в равных долях (по 3% всех видов макрофитов) образована следующими четырьмя фитогеографическими комплексами:

- 1) амфибореальные широкобореальные и бореально-нотальные виды;
- 2) приазиатские субтропическо-низкобореальные и амфибореальные субтропическо-низкобореальные виды;
- 3) тихоокеанские субтропическо-низкобореальные, субтропическо-бореальные и широкобореально-(суб)тропические;
- 4) широкобореально-арктические, бореально-арктическо-нотальные и бореально-арктическо-тропические.

В б. Дельфин представители данных комплексов имели следующие доли: 1) 0%; 2) 13%; 3) 4%; 4) 8%.

Охотоморское побережье о. Шикотан в целом.

В данном районе прослеживается сходная тенденция по преобладанию в большинстве изученных флор тихоокеанских широкобореальных видов. Во флорах бухтах Отрадная, Крабовая и Гольцова доля этих видов значительна и составляет 37, 37 и 42%, соответственно. В б. Дельфин этих видов немного – 5, что составляет 21% от общего числа видов.

Присутствие приазиатских низкобореальных видов в отдельных флорах характеризуется следующими долями: в б. Отрадная – 15%, б. Крабовая – 23%, б. Гольцова – 19%, б. Дельфин – 13% от общего числа видов. Также высокими оказались доли видов, широко распространенных в Мировом океане (бореально-(суб)тропическо-нотальные и мультizonальные). Их вклад в видовой состав флор был 15, 14, 16 и 33%, соответственно. Приазиатские широкобореальные виды имели сходные процентные соотношения: 13, 9, 10 и 8%, соответственно (рис. 14).

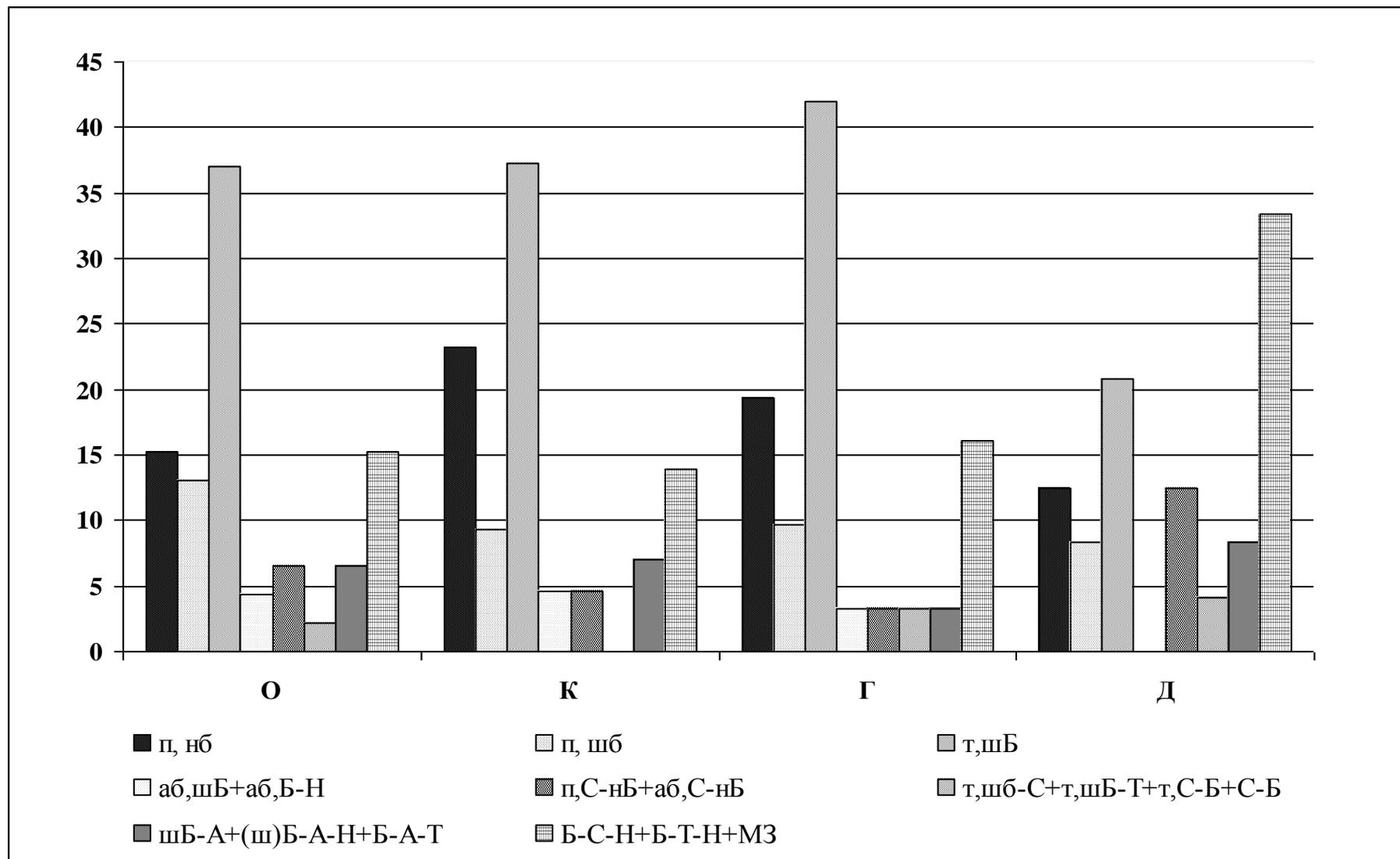


Рис. 14. Зонально-географический состав (%) литоральной флоры охотоморского побережья о. Шикотан до землетрясения. Обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, Г – б. Гольцова, Д – б. Дельфин.

Незначительно представлены во флорах охотоморского побережья о. Шикотан тихоокеанские широкобореально-(суб)тропические, тихоокеанские субтропическо-бореальные и субтропическо-бореальные виды. Они не были отмечены в составе флоры б. Крабовая. В б. Отрадная их доля составила 2%, в б. Гольцова – 3%, и в б. Дельфин – 4% от общего числа видов. Амфибореальные широкобореальные и бореально-нотальные виды составили: в б. Отрадная – 4%, в б. Крабовая – 5%, в б. Горобец – 3% всех видов; во флоре б. Дельфин они не были найдены.

Широкобореально-арктические, бореально-арктическо-нотальные и бореально-арктическо-тропические виды в сумме составляли: по 7% всех видов макрофитов в бухтах Отрадная и Крабовая, в б. Дельфин – 8%. В б. Гольцова – 3%, Субтропическо-низкобореальные виды были представлены 1-3 видами. В б. Дельфин они составляли 13% видового состава, в б. Гольцова – 3%, в б. Крабовая – 5%, в б. Отрадная – 7%.

Тихоокеанское побережье. Северо-восточный берег.

Данный район включает две бухты: Димитрова и Маячная (рис. 15).

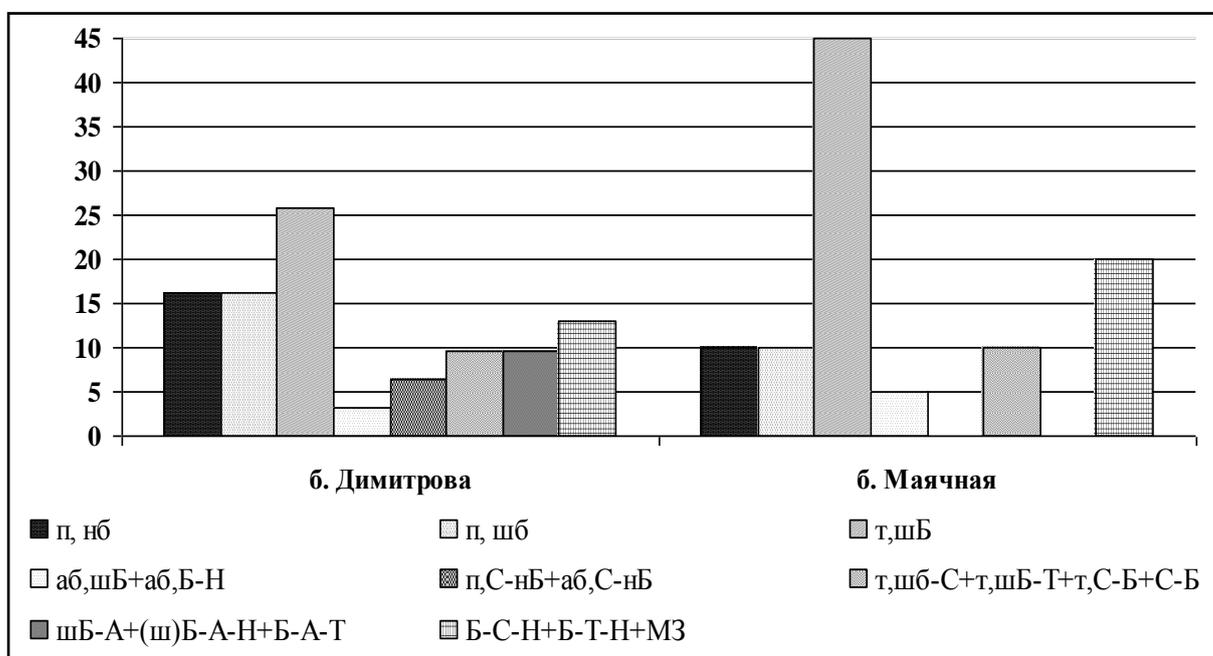


Рис. 15. Зонально-географический состав литоральных флор (%) бухт Димитрова и Маячная.

Зонально-географический анализ показал, что флоры этих бухт очень сходны по числу тихоокеанских широкобореально-(суб)тропических,

субтропическо-бореальных, субтропическо-бореальных и амфибореальных широко-бореальных, бореально-нотальных видов. Доля первых составила по 10%; вторых – в б. Димитрова 3% и в б. Маячная 5% видов макрофитов. На приазиатские низкобореальные виды и приазиатские широкобореальные виды во флоре б. Димитрова приходилось по 16% всех макрофитов. Во флоре б. Маячная эти группы видов имели меньшие значения – по 10% каждая.

Отличительной особенностью флоры б. Маячная является отсутствие в ней субтропическо-низкобореальных видов, а также широкобореально-арктических, бореально-арктическо-нотальных и бореально-арктическо-тропических. Во флоре б. Димитрова они составили 6 и 10%, соответственно.

Доля тихоокеанских широкобореальных видов во флоре б. Димитрова была 25%, во флоре б. Маячная – 45% всех видов. Значителен вклад широко распространенных в Мировом океане видов: 13 и 20%, соответственно.

Тихоокеанское побережье. Юго-восточный берег.

В этом районе исследовали флоры бухт Церковная и Снежкова. В них преобладали тихоокеанские широкобореальные виды (рис. 16).

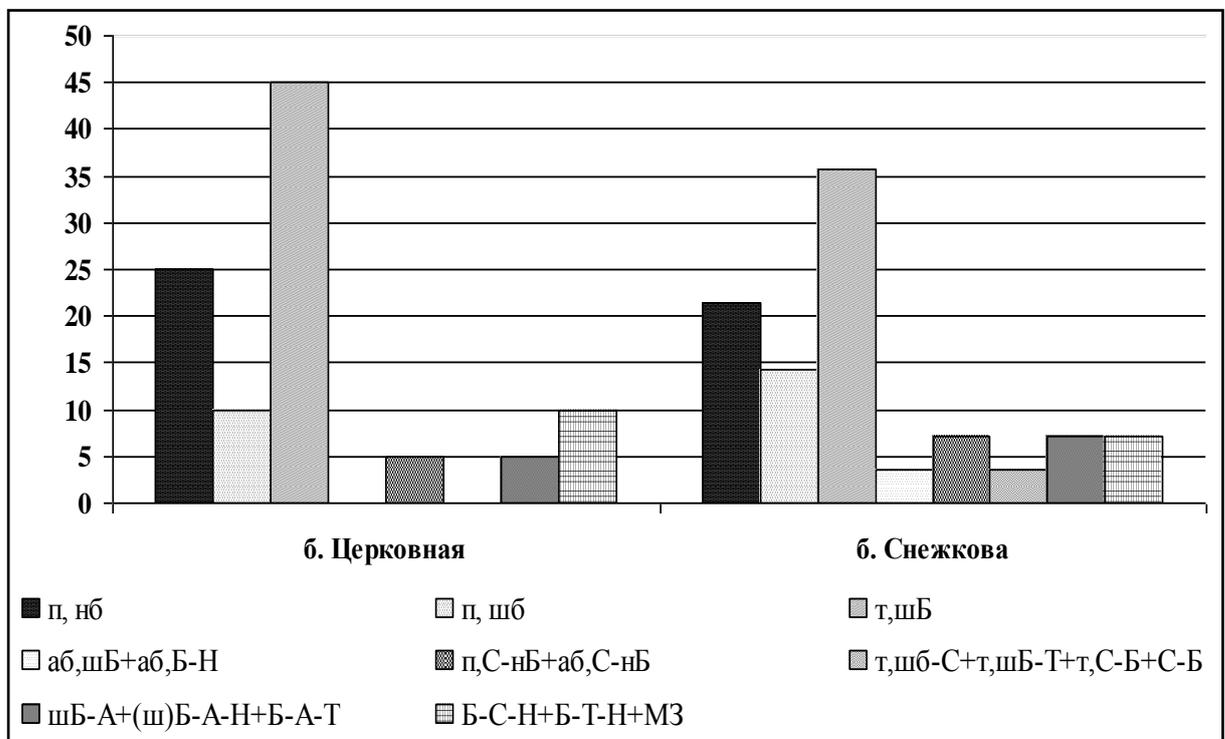


Рис. 16. Зонально-географический состав литоральных флор (%) бухт Церковная и Снежкова.

Доля их во флоре б. Церковная составила 45%, во флоре б. Снежкова – 36%.

Соотношения остальных групп видов были сходны. Приазиатские низкобореальные виды во флоре б. Церковная составляли 25%, в б. Снежкова – 21% всех макрофитов (рис. 16). Субтропическо-низкобореальные виды, а также широкобореально-арктические, бореально-арктическо-нотальные и бореально-арктическо-тропические виды во флоре б. Церковная составляли по 10% всех видов, во флоре б. Снежкова – по 7% всех видов.

Доли приазиатских широкобореальных и широко распространенных в Мировом океане видов во флоре б. Церковная были равны – по 10% видового состава. Во флоре б. Маячная он составляли 14 и 7%, соответственно.

Характерной особенностью флоры б. Церковная является отсутствие в ней двух видовых комплексов: амфибореальные широкобореальные и бореально-нотальные, а также тихоокеанские широкобореально-(суб)тропические и субтропическо-бореальные. В литоральной флоре б. Снежкова на долю этих групп приходилось по 4% всех видов макрофитов.

Тихоокеанское побережье о. Шикотан в целом.

В данном районе наблюдается отчетливо выраженная пестрота распределения зонально-географических комплексов в пределах конкретных литоральных флор (рис. 17).

При этом отмечается относительно равномерное соотношение видовых комплексов во всех исследованных флорах со значительным преобладанием тихоокеанских широкобореальных видов. Их доля в бухтах Церковная и Маячная достигает 45%, в б. Снежкова – 36%, в б. Димитрова – 26%.

Достаточно существенный вклад в фитогеографическую структуру вносят приазиатские низкобореальные виды. Их доля наибольшая во флоре б. Церковная – 25%, в б. Снежкова – 21%, в б. Димитрова – 16%, в б. Маячная 10%. от общего числа видов.

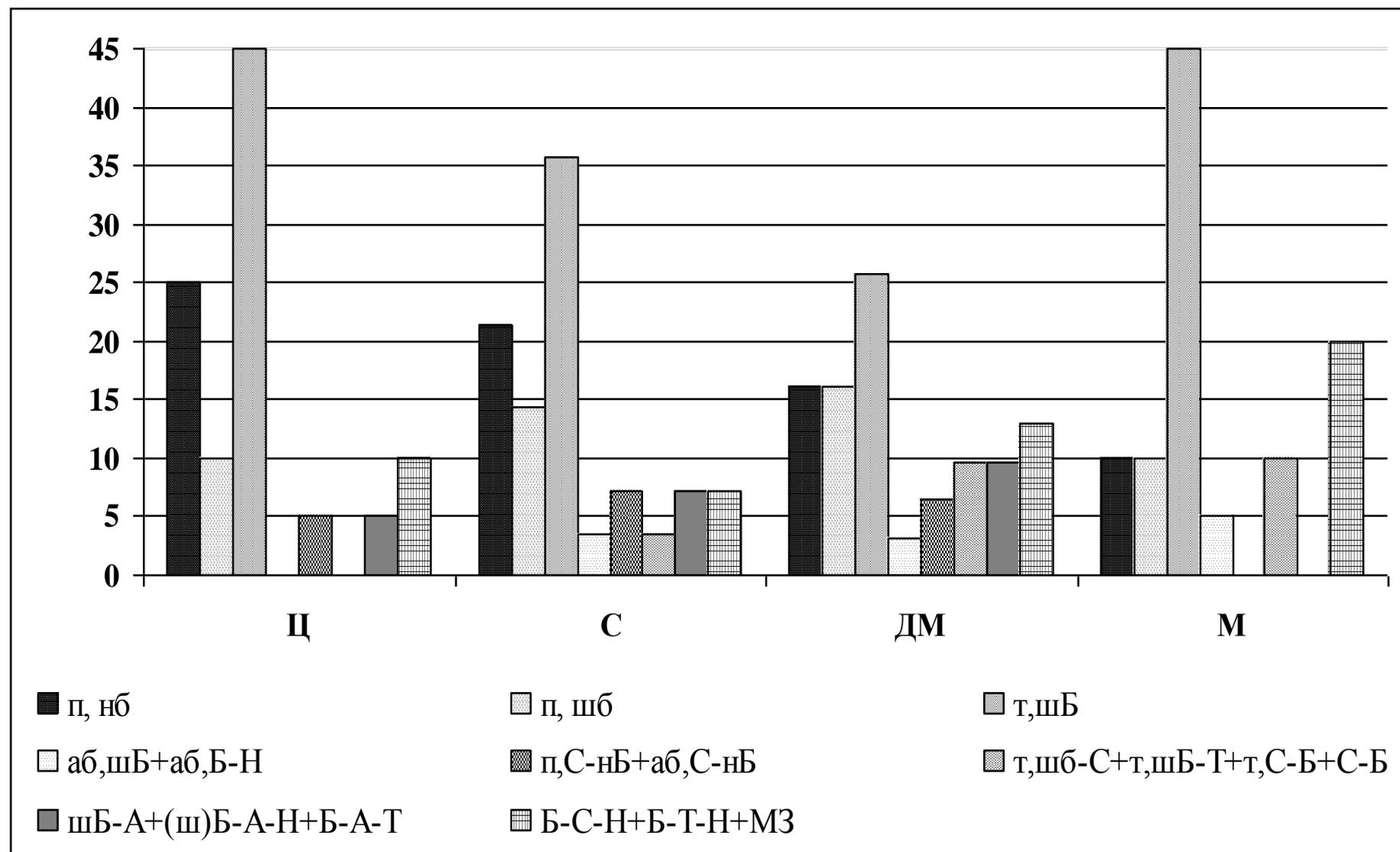


Рис. 17. Зонально-географический состав (%) литоральной флоры тихоокеанского побережья о. Шикотан до землетрясения. Обозначения: Ц – б. Церковная, С – б. Снежкова, ДМ – б. Димитрова, М – б. Маячная.

Виды с приазиатскими широкобореальными ареалами во флорах бухт Церковная и Маячная были представлены двумя видами, что составляло 10% видового состава, в б. Снежкова - четырьмя видами (14%), в б. Димитрова - пятью видами (16%).

Относительно равномерное распределение наблюдается для следующих комплексов:

1) приазиатские и амфибореальные субтропическо-низкобореальные виды, широкобореально-арктические бореально-арктическо-нотальные и бореально-арктическо-тропические виды в б. Церковная составили по 5% всех видов, в б. Снежкова - по 7%, в б. Димитрова - 6 и 10%, соответственно; в б. Маячная указанные группы видов отсутствовали;

2) амфибореальные широкобореальные и бореально-нотальные виды в бухтах Снежкова, Димитрова и Маячная имели доли 3, 4 и 5%, соответственно. Видов данной группы в б. Церковная обнаружено не было.

Виды с тихоокеанскими широкобореально-(суб)тропическими, тихоокеанскими субтропическо-бореальными и субтропическо-бореальными ареалами в бухтах Маячная и Димитрова имели долю 10%, в б. Снежкова – 4%, в б. Церковная – отсутствовали.

Зонально-географический комплекс широко распространенных в Мировом океане видов имел высокие численные показатели во флорах бухт обоих побережий острова. В б. Маячная его доля достигала 20%, в б. Димитрова – 13%, в б. Церковная – 10% и в б. Снежкова – 7%.

Остров Шикотан в целом.

Анализ распределения литоральных макрофитов о. Шикотан до землетрясения по зонально-географическим комплексам показал, что соотношение комплексов видов литоральной флоры имеет ряд характерных особенностей (рис. 18).

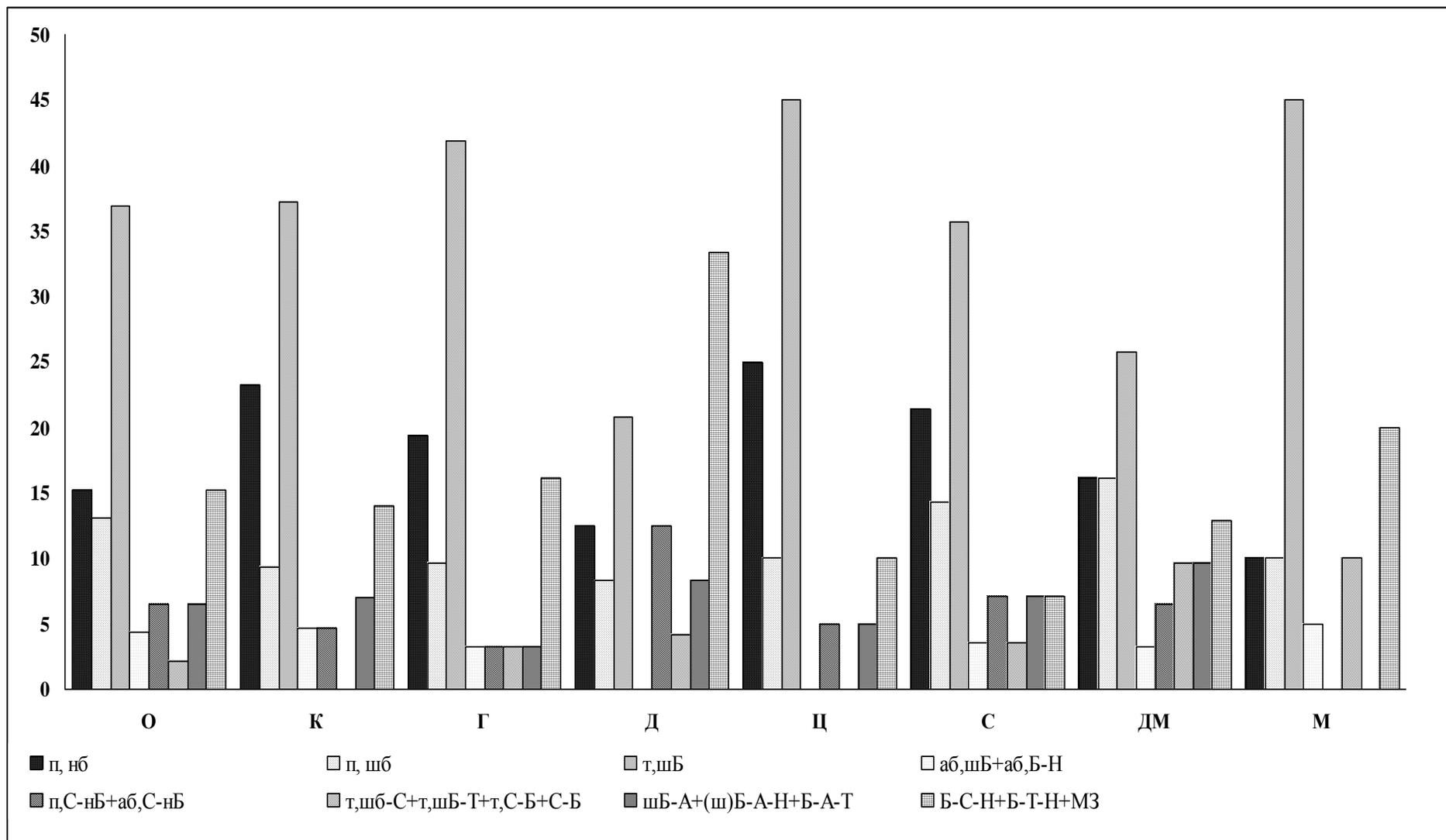


Рис. 18. Зонально-географический состав (%) литеральной флоры о. Шикотан до землетрясения. Обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, Г – б. Горобец, Д – б. Дельфин, Ц – б. Церковная, С – б. Снежкова, ДМ – б. Димитрова, М – б. Маячная.

В четырех из восьми исследованных бухт были найдены макрофиты, которые вошли в состав всех комплексов. В половине изученных флор некоторые комплексы отсутствовали. На охотоморском побережье были исследованы флоры бухт Отрадная и Гольцова, Крабовая и Дельфин. На тихоокеанском побережье изучены литоральные флоры бухты Снежкова и Димитрова, Церковная и Маячная.

Выявлено значительное преобладание над другими группами тихоокеанских широкобореальных видов. Их лидерство отмечено в семи из восьми бухт. При этом, в б. Церковная и б. Маячная их значения достигают 45%. В бухтах Отрадная и Крабовая они составили по 37%, в б. Гольцова – 42%, б. Снежкова – 36%, в б. Димитрова – 26% видового состава. Заметно меньше тихоокеанских широкобореальных видов во флоре б. Дельфин; их доля в ней составила 21%.

Существенный вклад в соотношение групп видов внесли представители приазиатского низкобореального комплекса. Их доля в бухтах охотоморского побережья колебалась от 13% (б. Дельфин) до 23% (б. Крабовая). Во флорах бухт тихоокеанского побережья она изменялась от 10% (б. Маячная) до 25% (б. Церковная).

Стоит заметить, что эта б. Дельфин сильно отличается от других по составу и долевному соотношению зонально-географических комплексов. В ней отмечена наибольшее присутствие широко распространенных в Мировом океане видов – 33%. В первую очередь, это связано со значительным опреснением, что позволило мультizonальным видам зеленых водорослям из родов *Ulva* и *Chaetomorpha*, определившим это превосходство, успешно развиваться на литорали. В остальных флорах представители данного комплекса имели доли от 7% (б. Снежкова) до 20% (б. Маячная).

Также в б. Дельфин отмечена наибольшая доля приазиатских субтропическо-низкобореальных и амфибореальных субтропическо-низкобореальных видов, равная 13%. В б. Гольцова эти относительно тепловодные виды составили 3% всех видов, по 5% оказалось в бухтах

Крабовая и Церковная, по 7% - в бухтах Отрадная и Снежкова, 6% в б. Димитрова; в б. Маячная они отсутствовали.

Виды с приазиатскими широкобореальными ареалами в среднем имели долю 11% видового состава с максимальным значением (16%) в б. Димитрова и минимальным (8%) в б. Дельфин.

Тихоокеанские широкобореально-(суб)тропические и тихоокеанские субтропическо-бореальные виды в среднем обнаруживались по одному виду (2-3%) в каждой бухте долевым соотношением от 0% в бухтах Крабовая и Церковная до 16% в б. Димитрова.

Комплексы, состоящие из амфибореальных бореально-нотальных и широкобореальных бореально-нотальных, а также широкобореально-арктических, бореально-арктическо-нотальных и бореально-арктическо-тропических видов во многих исследуемых бухтах представлены достаточно равномерно, за исключением их отсутствия во флорах бухт Дельфин, Церковная и Маячная. В остальных бухтах их вклад невелик и укладывается в первом случае в пределы 3-5%, во втором в 3-10% с минимальной долей в б. Гольцова охотоморского побережья, и максимальной – в б. Маячная тихоокеанского побережья.

4.3 Эколого-ценотический состав литоральной флоры

Распределение и расселение водорослей тесно связано с условиями среды, формирующихся в прибрежной зоне. Важнейшие факторы, влияющие на вертикальное и горизонтальное распределение водорослей, таковы:

1. Степень изрезанности берега.
2. Характер дна.
3. Прибой и течения. Характер водных масс.
4. Прозрачность воды.
5. Химический состав воды.
6. Межвидовые взаимодействия водорослей.
7. Воздействие животных-фитофагов.

Степень встречаемости одних и тех же видов, а также их разнообразие в разных бухтах как раз и определяется интенсивностью влияния всех перечисленных факторов. Остров Шикотан, который расположен на границе между Охотским морем и Тихим океаном, является зоной резких изменений климатических, водообменных и химических условий. Кроме того, на ценотический состав литоральной флоры влияет уровень сейсмоактивности района. Поэтому для изучения особенностей распределения макрофитов необходимо проводить анализ флор отдельных участков литорали в каждый изученный период времени (Бутов, Левенец, 2013).

Распределение основных ценотических групп в литоральной флоре о. Шикотан в 1987 г. было неравномерным. Красные водоросли преобладали по количеству видов над бурыми и зелеными в большинстве локальных флор острова. Доля бурых водорослей была наиболее значительна в бухтах тихоокеанского побережья. Присутствие зеленых водорослей было заметнее на охотоморском побережье, в бухтах Отрадная и Дельфин, подверженных опреснению, которое сильнее выражено в б. Дельфин. Морские травы были представлены 5 видами, причем большинство их (4 вида) также обнаружено в б. Дельфин на юго-западном берегу охотоморского побережья.

Расположенные на северо-западном берегу охотоморского побережья б. Крабовая и б. Отрадная сходны по числу видов. Доля красных водорослей в обеих бухтах составляет 48 и 50% от общего числа видов макрофитов. Бурых водорослей в б. Крабовая на 7% больше, чем в б. Отрадная. Доля видов Chlorophyta, выше во флоре б. Отрадная (рис.19). Такое относительно равное распределение видов можно объяснить схожестью конфигурации этих соседних бухт. Обе бухты глубоко «врезаны» в остров, что делает их более или менее изолированными от открытого моря.

На юго-западном берегу охотоморского побережья общее число видов флор бухт Дельфин и Гольцова различно: 24 и 31 вид, соответственно. Доля Rhodophyta в б. Гольцова превышает 50% видового состава флоры, а в б. Дельфин она составляет около 37%, т. е. в 1,5 раза ниже (рис. 19). Доля бурых водорослей в б. Гольцова на 3% больше, чем в б. Дельфин. Доля зеленых водорослей в б. Дельфин на 6% выше, чем в соседней б. Гольцова. Таким образом, во флоре типично морской б. Гольцова доминируют красные водоросли. В опресненной б. Дельфин доминирование их не выражено, и совместно с бурыми водорослями они составляют 55% видового состава.

На литорали тихоокеанского побережья о. Шикотан наблюдается несколько другая картина. В б. Димитрова флора самая богатая, она включает 31 вид макрофитов, в остальных трех бухтах – 18-20. Доля красных водорослей в составе флоры б. Димитрова на 15% больше, чем в б. Маячная. Доля видов бурых водорослей во флоре б. Маячная на 15% выше таковой в локальной флоре б. Димитрова. Вклад видов зеленых водорослей в богатство флоры б. Маячной на 7% больше, чем во флоре б. Димитрова (рис. 20).

Для локальных флор соседних бухт тихоокеанского юго-восточного берега (б. Церковная и Снежкова) характерно минимальное присутствие зеленых водорослей. Поэтому, доли других ценологических групп достигают максимальных величин: доля Rhodophyta в б. Снежкова достигает 64%, а доля Phaeophyceae в б. Церковная – 60% (рис. 20).

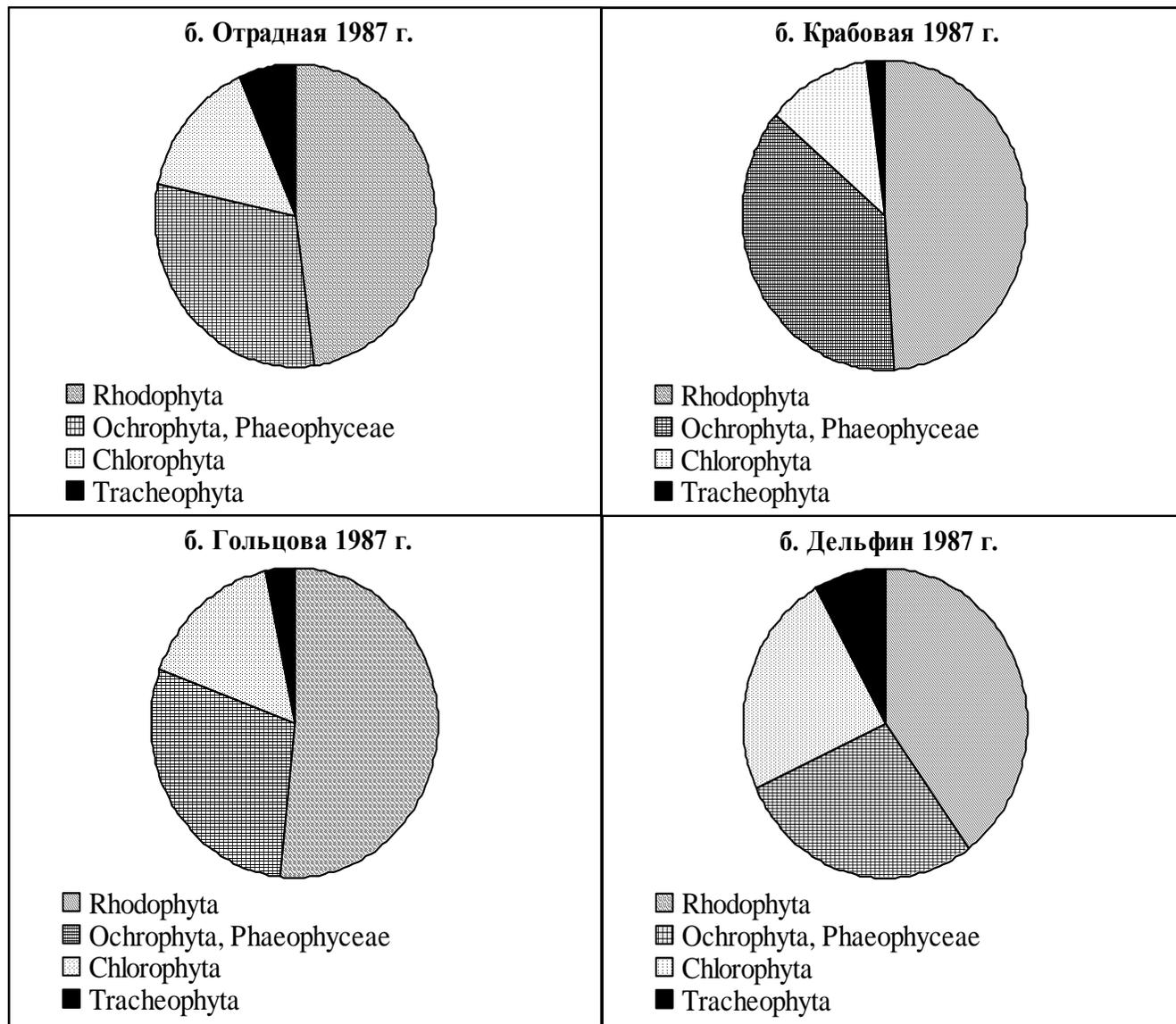


Рис. 19. Ценотический состав (%) литоральной флоры охотоморского побережья. Шикотан в 1987 г.

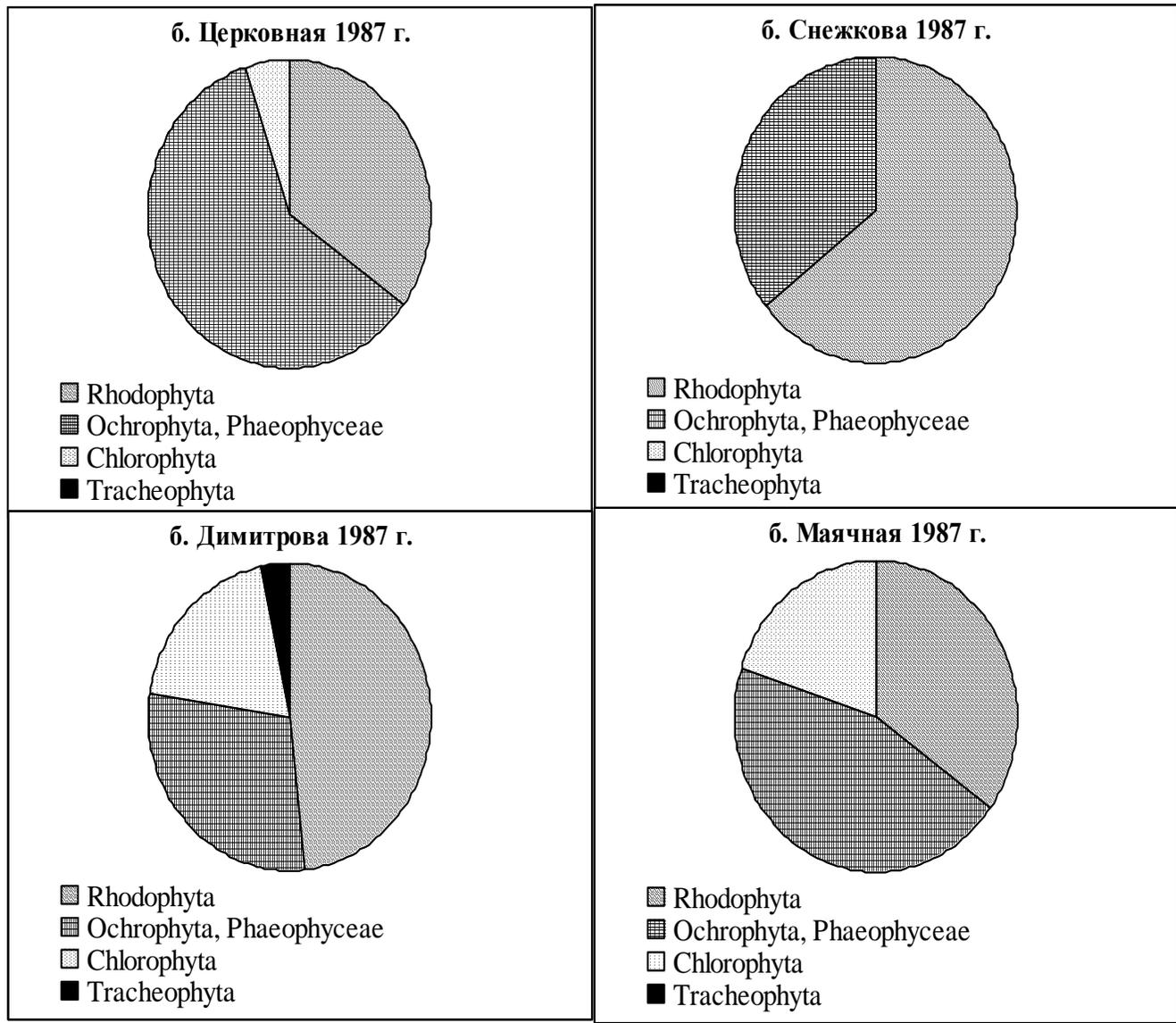


Рис. 20. Ценотический состав (%) литоральной флоры тихоокеанского побережья. Шикотан в 1987 г.

Как видно, в локальных флорах большинства (6 из 8) бухт преобладают красные водоросли. Больше всего Rhodophyta (22 вида) встречено в б. Отрадная охотоморского побережья, меньше всего (6 видов) – в б. Снежкова тихоокеанского побережья (рис. 21). Наибольшая доля красных водорослей в составе флоры выявлена в б. Снежкова, где из 28 видов водорослей 18 являются представителями Rhodophyta. Наименьшая их доля отмечена в опресненной б. Дельфин, где только 9 из 24 видов относятся к красным водорослям. Максимальное число видов Phaeophyceae (16) найдено в б. Крабовая охотоморского побережья. Минимальное число видов бурых (4) отмечено в б. Снежкова. Наибольшее количество видов бурых в составе флоры – 12 из 20 – отмечено в б. Церковная тихоокеанского побережья. Максимальное число видов зеленых водорослей (8) найдено в б. Отрадная, минимальное – 0 и 1 – в б. Снежкова и Церковная. Наибольшая доля Chlorophyta – 25% (6 видов из 24) – характерна для флоры б. Дельфин, находящейся под влиянием опреснения.

Всего на литорали о. Шикотан отмечено 82 вида макрофитов, при этом 48 видов обнаружены у обоих побережий. Охотоморское побережье по обилию видов (74) превосходит тихоокеанское (57). Только на охотоморском побережье встречено 25, только на тихоокеанском – 9 видов. Анализ видового разнообразия флор методом полной связи выявил высокий уровень разнообразия флор б. Отрадная на охотоморском побережье и б. Церковная на тихоокеанском побережье, что говорит о разнообразии и оригинальности видового состава локальных флор (рис. 22).

По видовому богатству макрофитов во флорах охотоморского побережья лидирует б. Отрадная – 46 видов. Второе место занимает флора б. Крабовая – 43 вида. Флоры б. Гольцова охотоморского побережья, бухт Димитрова и Снежкова тихоокеанского побережья имеют средние показатели, в них встречен 31, 28 и 31 вид, соответственно. Флоры остальных бухт тихоокеанского побережья включают от 18 до 20 видов.

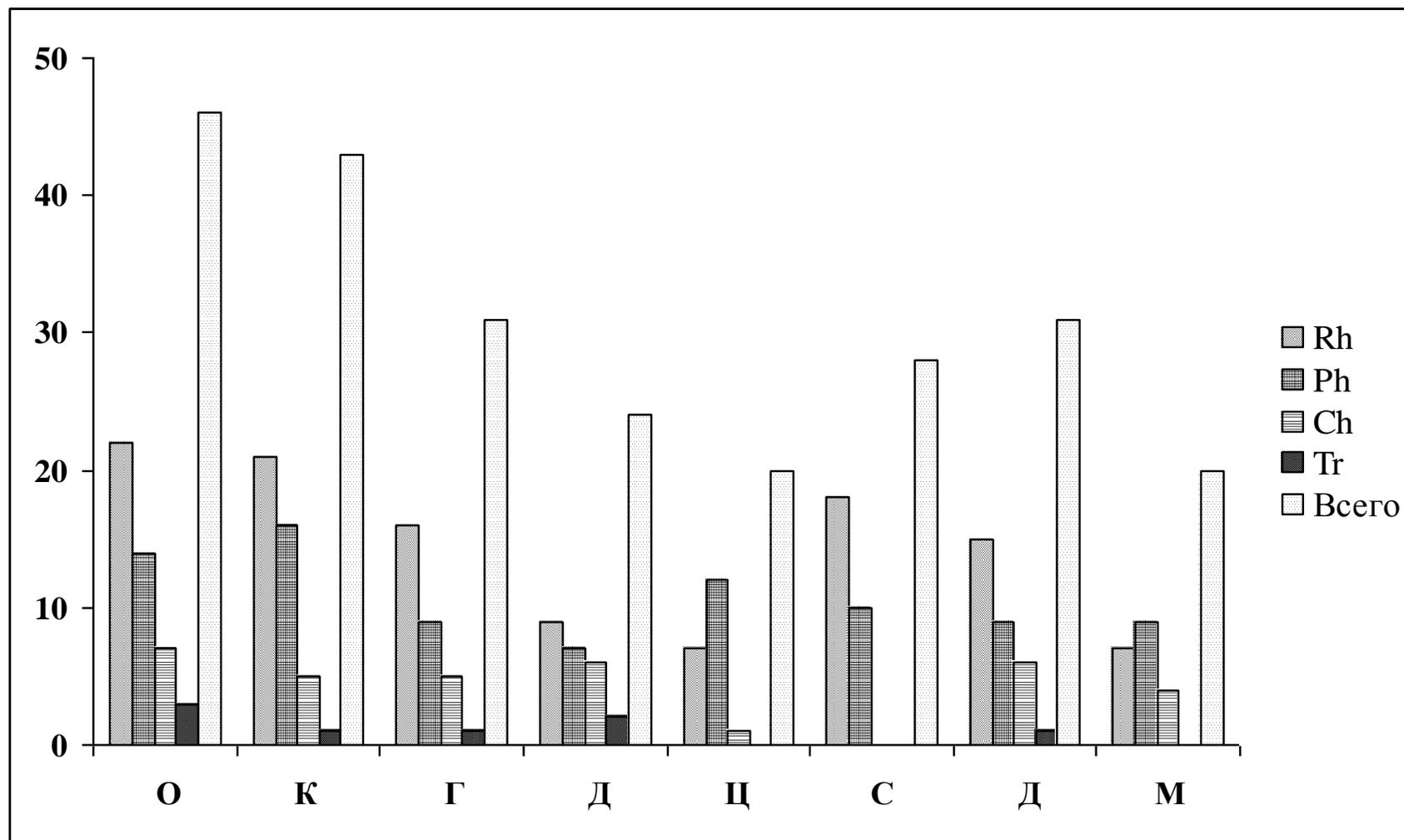


Рис. 21. Ценотический состав флоры на литорали о. Шикотан в 1987 г. Обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, Г – б. Горобец, Д – б. Дельфин, Ц – б. Церковная, С – б. Снежкова, Д – б. Димитрова, М – б. Маячная. По оси ординат – число видов. Rh – Rhodophyta (красные водоросли), Ph – Phaeophyceae (бурые водоросли), Ch – Chlorophyta (зеленые водоросли), Tr – Tracheophyta (морские травы).

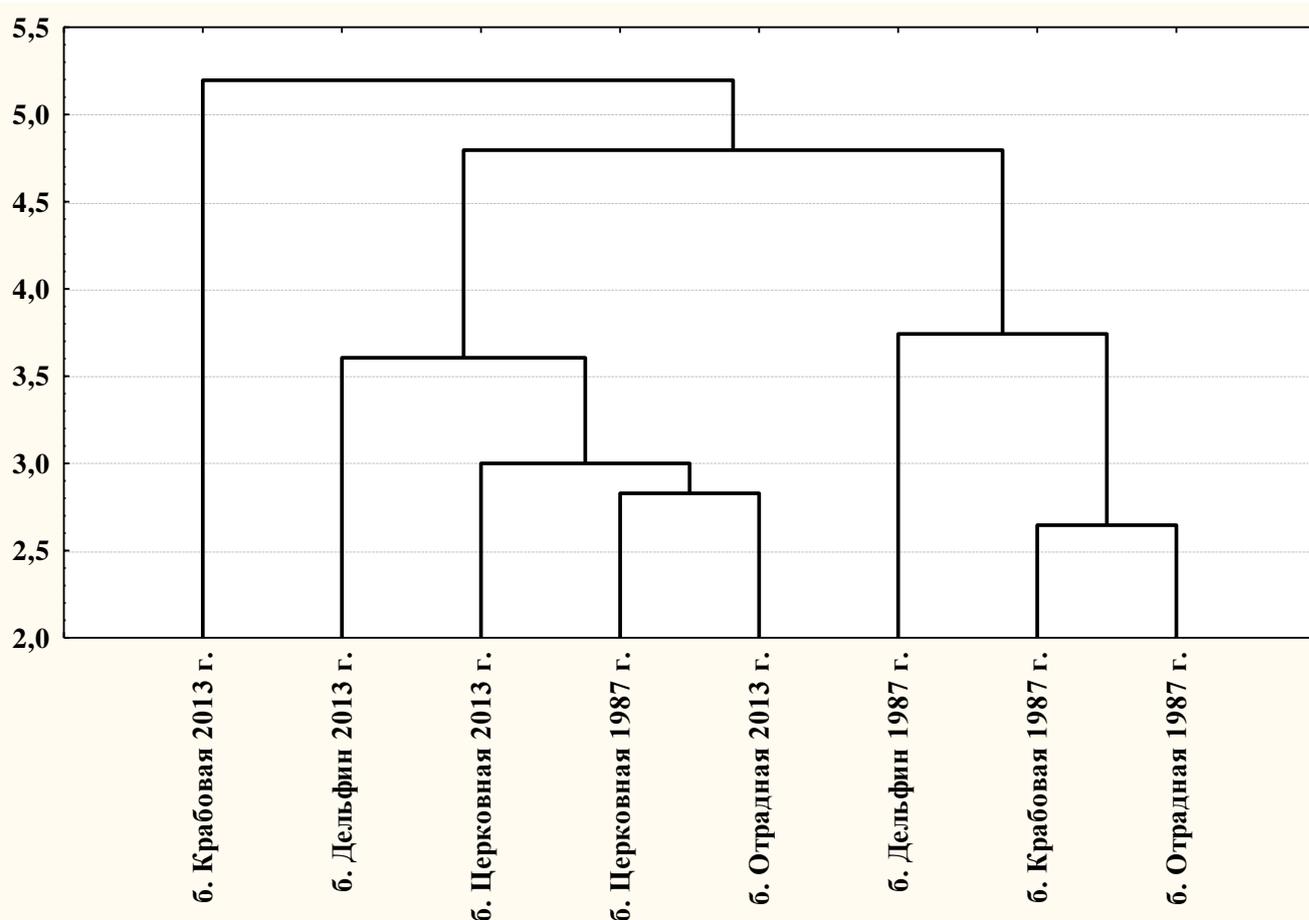


Рис. 22. Сходство видового состава Rhodophyta в локальных флорах о. Шикотан. По оси ординат – евклидово расстояние.

На литорали охотоморского побережья острова Шикотан из 74 видов наиболее распространенными среди зеленых водорослей являются виды родов *Ulva*, *Acrosiphonia*, *Monostroma*. Из бурых водорослей преобладают представители родов *Alaria*, *Fucus*, *Saccharina*, *Analipus*, из красных *Corallina*, *Halosaccion*, *Porphyra*, *Mazzaella*, из морских трав – *Phyllospadix*. При этом состав обычных видов на разных побережьях совпадает для зеленых и бурых водорослей, и не совпадает для морских трав и красных водорослей (табл. 7). Как видно из табл. 7, многие виды красных водорослей распространены на охотоморском побережье и не встречаются на тихоокеанском. Среди бурых и зеленых водорослей подавляющее большинство массовых и обычных видов флоры встречаются у обоих побережий о. Шикотан. Морские травы определяют облик растительных сообществ только у охотоморского берега.

Таблица 7

Обычные литоральные виды макрофитов о. Шикотан в 1987 г.

Семейство	Вид	Охотоморский берег	Тихоокеанский берег
Отдел Rhodophyta – Красные водоросли			
Bangiaceae	<i>Pyropia pseudolinearis</i>	+	-
Bangiaceae	<i>Wildemania variegata</i>	-	+
Dumontiaceae	<i>Constantinea subulifera</i>	+	-
Dumontiaceae	<i>Neodilsea yendoana</i>	-	+
Corallinaceae	<i>Corallina pilulifera</i>	+	-
Corallinaceae	<i>Bossiella cimpresa</i>	+	-
Endocladaceae	<i>Gloiopeltis furcata</i>	+	-
Gigartinaceae	<i>Mazzaella japonica</i>	+	-
Gigartinaceae	<i>Mazzaella parksii</i>	+	-
Palmariaceae	<i>Halosaccion glandiforme</i>	+	+
Phylloporaceae	<i>Mastocarpus pacificus</i>	+	-
Rhodomelaceae	<i>Neorhodomela aculeata</i>	+	+
Rhodomelaceae	<i>Neorhodomela oregona</i>	-	+
Wrangeliaceae	<i>Ptilota filicina</i>	+	-
Wrangeliaceae	<i>Neoptilota asplenioides</i>	-	+
Отдел Ochrophyta, класс Phaeophyceae – Бурые водоросли			
Acinetosporaceae	<i>Pylaiella littoralis</i>	+	+
Alariaceae	<i>Alaria angusta</i>	+	+
Chordariaceae	<i>Coilodesme japonica</i>	+	+
Fucaceae	<i>Fucus evanescens</i>	+	-
Fucaceae	<i>Silvetia babingtonii</i>	+	-
Laminariaceae	<i>Arthrthamnus bifidus</i>	+	+
Laminariaceae	<i>Saccharina angustata</i>	+	+
Laminariaceae	<i>Saccharina gyrata</i>	+	+
Sargassaceae	<i>Stephanocystis crassipes</i>	+	+
Ralfsiaceae	<i>Analipus japonicus</i>	+	+
Отдел Chlorophyta – Зеленые водоросли			
Gomontiaceae	<i>Monostroma crassidermum</i>	+	+
Gomontiaceae	<i>Monostroma grevillei</i>	+	-
Ulotrichaceae	<i>Acrosiphonia duiuscula</i>	+	+
Ulvaceae	<i>Ulva lactuca</i>	+	+
Ulvaceae	<i>Ulva prolifera</i>	+	-
Отдел Trachaeophyta – Трахейные растения			
Cymodoceaceae	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	+	-

Таким образом, состав Rhodophyta определяет не только видовое богатство литоральной флоры, но и ее разнообразие. Исследованная флора

представлена различными формами талломов: корковыми, кустистыми, пластинчатыми, нитчатыми, микроэпифитными.

У охотоморского побережья среди красных водорослей 19 из 30 видов являлись кустистыми формами, на втором месте находились пластинчатые – 6 видов, и на третьем – корковые водоросли. Трубочато-мешковидные формы талломов у видов Rhodophyta встречались редко (рис. 23).

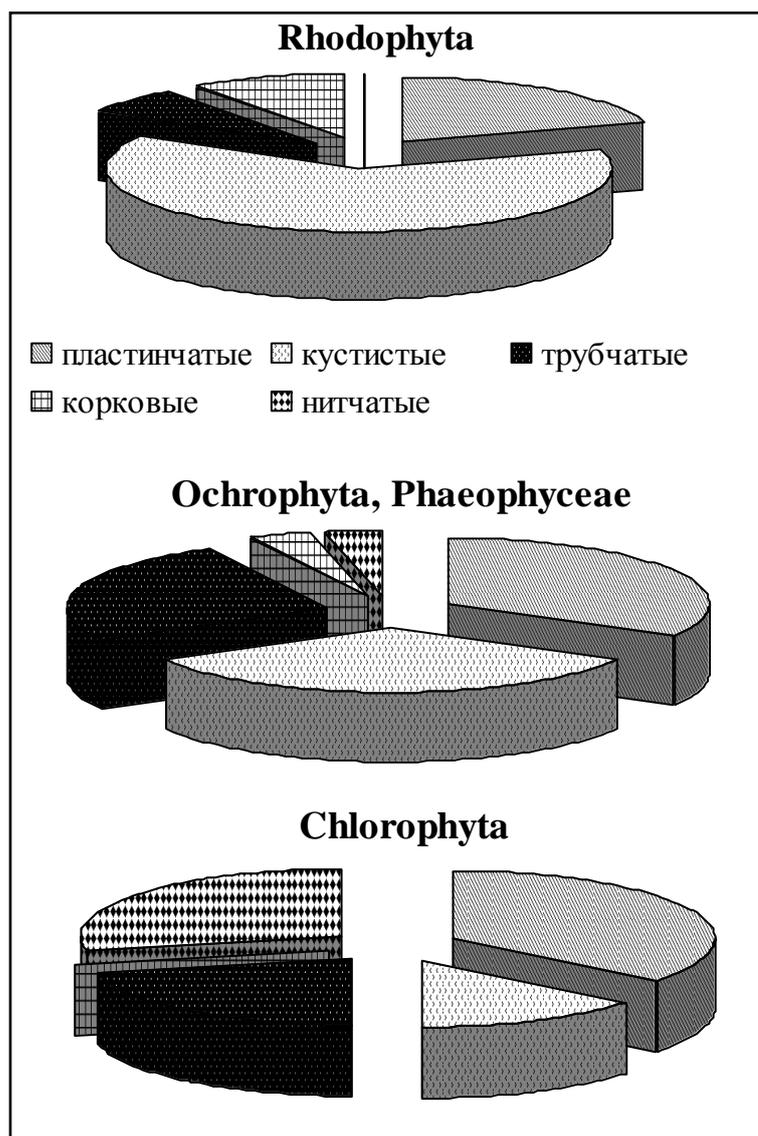


Рис. 23. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов на охотоморском побережье о. Шикотан до землетрясения.

Бурые водоросли у охотоморского побережья были представлены в равных долях кустистыми и пластинчатыми формами, а трубчатые были третьими по количеству видов и составляли около 26% видового состава Phaeорусеae. Среди видов Chlorophyta лидировали пластинчатые водоросли,

причем с большим отрывом (рис. 23). На втором месте находились трубчато-мешковидные формы, на третьем – кустистые.

У тихоокеанского побережья соотношение форм талломов было очень сходным. Среди красных водорослей доминировали кустистые формы (рис. 24). Вторую и третью позицию занимали пластинчатые и корковые формы водорослей. Трубчато-мешковидная форма талломов у видов Rhodophyta отмечалась редко; нитчатые формы отсутствовали.

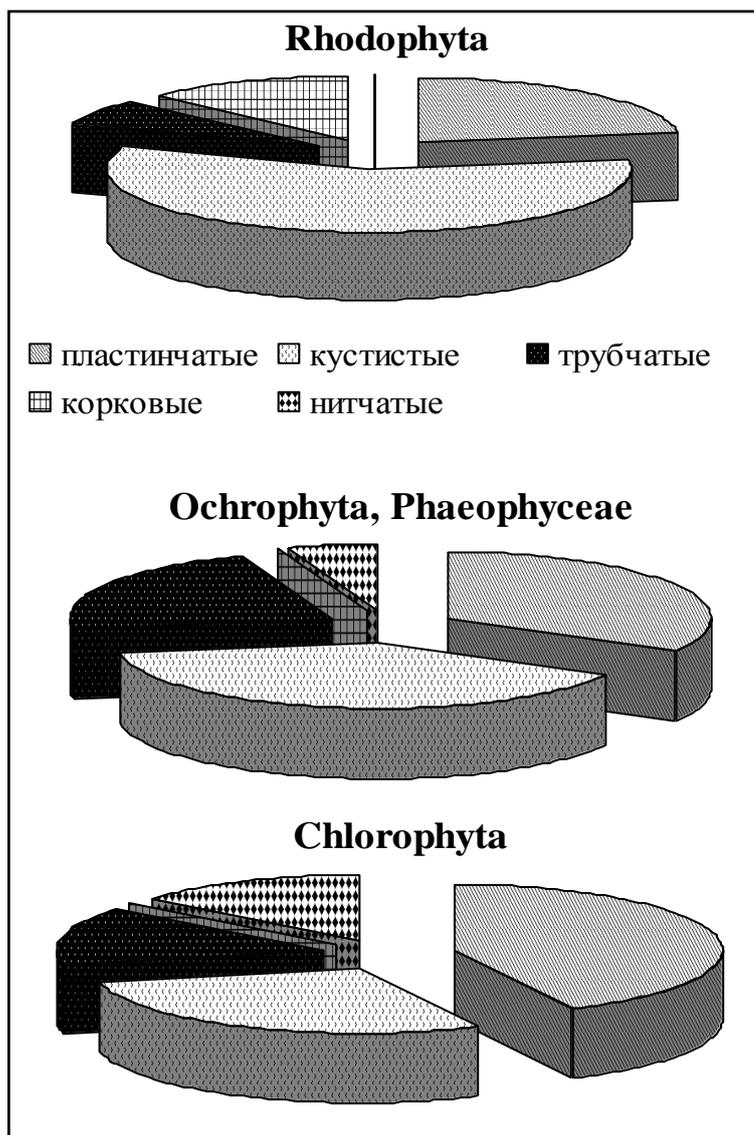


Рис. 24. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов на тихоокеанском побережье о. Шикотан до землетрясения.

У бурых водорослей корковые и нитчатые формы либо отсутствовали, либо были представлены минимальным числом видов. Вклад кустистых форм в состав Phaeophyceae во флоре тихоокеанского побережья был

несколько выше, чем таковой пластинчатых форм. Доли остальных форм талломов были близки к таковым для охотоморского побережья (рис. 24).

Во флоре тихоокеанского побережья острова среди зеленых водорослей также преобладали пластинчатые формы. Вторую позицию занимали кустистые, третью – трубчато-мешковидные формы талломов.

Для флоры литоральных красных водорослей о. Шикотан в целом доминирование кустистых форм талломов было еще более отчетливым. До землетрясения их насчитывалось 22 вида из 36 (рис. 25). Пластинчатые были представлены – видами, корковые – четырьмя, трубчатые – двумя видами.

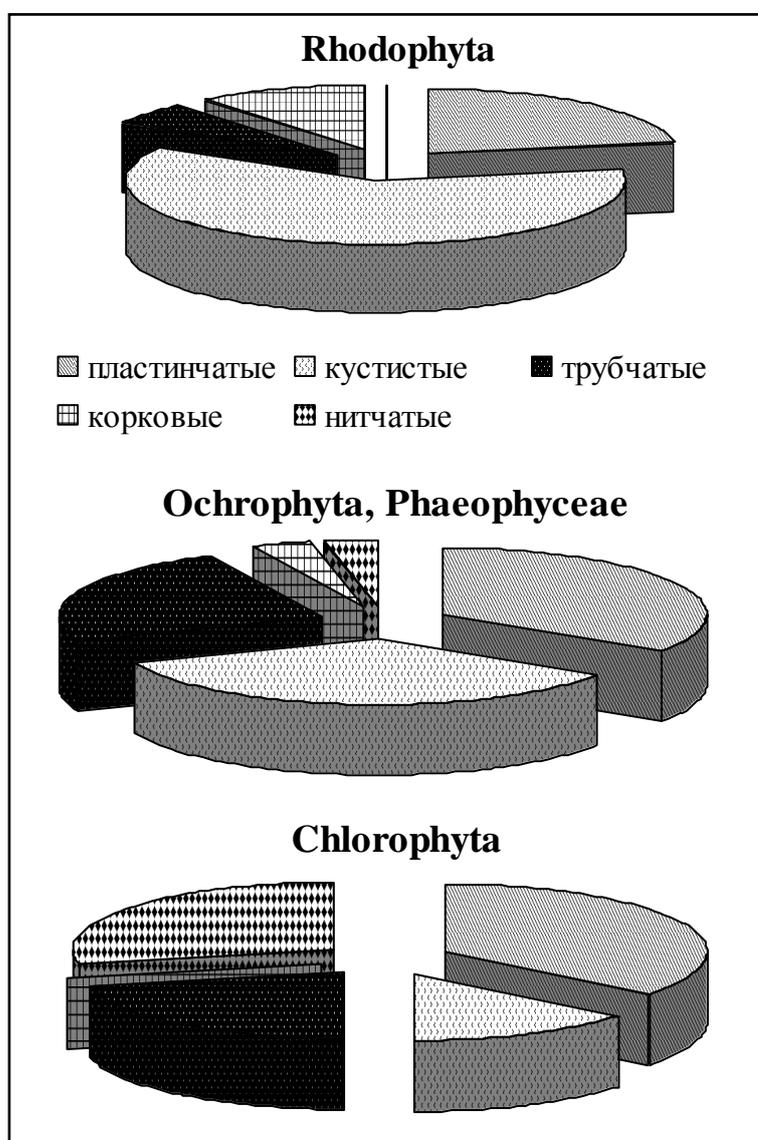


Рис. 25. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов в литоральной флоре о. Шикотан до землетрясения.

В составе флоры бурых водорослей о. Шикотан в целом кустистые и пластинчатые формы совместно доминируют над другими формами талломов, а их доли одинаковы. Третья позиция принадлежит трубчато-мешковидным формам (рис. 25).

Для флоры Chlorophyta о. Шикотан в целом пластинчатые формы доминируют. Второе и третье место делят между собой трубчато-мешковидные и нитчатые формы. Кустистые формы, лидирующие в других ценоотических группах, находятся во флоре зеленых водорослей лишь на четвертом месте (рис. 25).

Соотношение форм талломов водорослей в литоральной флоре о. Шикотан в целом до землетрясения было следующим:

а) преобладали кустистые формы, из которых более половины видов составляли красные водоросли;

б) пластинчатые формы, среди которых преобладали бурые водоросли, были на второй позиции;

в) трубчатые формы, среди которых бурые водоросли составляли более 58%, занимали третье место;

г) корковые формы, почти исключительно красными водорослями, находились на четвертом месте;

д) нитчатые формы (в основном, зеленые водоросли) были пятыми.

4.4 Влияние антропогенной нагрузки и уровня сейсмоактивности на состав и структуру литоральной флоры б. Крабовая о. Шикотан

Участки побережья о. Шикотан, имеющего значительную площадь и протяженного в меридиональном направлении, в различной степени освоены людьми. Есть чистые бухты, они относятся к заказнику «Малые Курилы» и не имеют на берегу поселений или предприятий. Влияние антропогенной нагрузки сильнее всего выражено в б. Крабовая из-за наличия поселка и деятельности рыбокомбината.

Крайне негативные для литоральной биоты последствия органического загрязнения б. Крабовая были подробно изучены сотрудниками лаборатории хорологии ИБМ ДВО РАН в конце 20 в. Их исследованиями показано резкое обеднение видового состава и разнообразия литоральных сообществ, вплоть до их исчезновения в вершине бухты в 1987 г. (Кусакин, Цурпало, 1999). При этом влияние органического загрязнения на флору специально не изучали.

В 1950-1980-х гг. произошло быстро прогрессирующее загрязнение литоральной зоны б. Крабовая отходами рыбоперерабатывающих заводов, содержащими большое количество липидов. Этот процесс особенно усилился с конца 1970-х гг., когда основным объектом промысла и обработки в данном районе стала дальневосточная сардина-иваси, содержащая более 22% жира (Кизеветтер, 1949, цит. по Кусакин и др., 1999а).

На скалистой литорали входных мысов видовое богатство с 1949 по 1987 гг. оставалось на высоком и постоянном уровне. В месте перехода горла бухты в расширенную часть, число видов макрофитов не менялось, а видовое богатство животных снизилось в 1,5 раза. В средней части бухты резкое (в 2 раза) снижение числа видов также происходило преимущественно за счет животных. Средняя фитомасса на входных мысах и в расширенной части бухты снизилась в 1987 г. и увеличилась в 1997 г. На других участках также произошло повышение фитомассы в период 1963-1997 гг. Это позволяет предположить, что загрязнение органическими отходами сильнее влияет на животные организмы, нежели на растительные (Цурпало, 2008).

В кутовой части бухты было отмечено постепенное уменьшение видового богатства макробентоса. К 1987 г. катастрофические изменения привели к снижению биомассы макробентоса с 1,5 кг/м² до 1 г/м². В 1987 г. сильное загрязнение всей внутренней части бухты достигло и расширенной средней части бухты, где в малую воду каменистая литораль была покрыта мыльным налетом рыбьего жира. Им были покрыты и все макрофиты, особенно фукоиды, в том числе и остающиеся под водой (Цурпало, 2009).

До землетрясения на входных скалистых мысах б. Крабовая, имеющих платформы и плоские рифы, располагались типичные для бореальной зоны северо-западной Пацифики устойчивые климаксные поясообразующие сообщества. В таких сообществах в нижнюю часть литорали из сублиторали, как правило, поднимаются заросли крупных ламинариевых водорослей и морского льна *Ph. iwatensis*, населенные сублиторальной фауной. Выше их располагаются не всегда четко обособленные пояса мелких красных водорослей. Для среднего горизонта наиболее характерны заросли бурой водоросли *F. evanescens*, которые выше, на некоторых участках, сменяются другим фукоидом – *S. babingtonii*. При сильном прибое фукусовые водоросли разреживаются и на их месте частично развиваются поселения более мелких водорослей (Кусакин, 1961; Кусакин, 1994; и др.).

Эта устойчивая система, наблюдаемая в течение 40 лет, оказалась резко нарушенной землетрясением 1994 г., эпицентр которого находился недалеко от о-ва Шикотан. Одним из важнейших последствий землетрясения, которое проявилось на о-ве с интенсивностью 8-9 баллов (по 12-балльной шкале MSK-64), было общее тектоническое опускание острова на 0.5–0.7 м (Иващенко и др., 1996). В б. Крабовой произошли обвалы, образовались новые осыпи и многочисленные непропуски, почти полностью погрузились ниже 0 глубин богато населенные абразионные скалистые платформы с расселинами и ваннами. В результате на мысах значительно уменьшилась площадь литорали. Кекуры Сфинкс и Палец, расположенные на северном

берегу б. Крабовой, по которым ориентировались при выполнении разрезов, оказались поврежденными (Кусакин и др., 1999б).

Если учесть, что величина прилива и, следовательно, протяженность по вертикали литоральной зоны в бухте Крабовая составляет 1.5 м, то резкое погружение берега, когда 40% литорали оказалось ниже 0 глубин, можно считать катастрофическим для многих обитателей литорали, особенно неподвижных. В результате землетрясения весь нижний горизонт литорали ушел под воду. Его место заняли средний и, частично, верхний горизонт, а часть супралиторали опустилась в литораль. Это вызвало разрушение исторически сложившихся биоценологических связей, гибель одних видов и эмиграцию других, нарушило трофические связи (Кусакин, Цурпало, 1999).

По данным исследований 1997 г., в результате землетрясения в верхней части литорали наблюдалось заселение животными и растениями новых субстратов, а в нижней части – формирование одних сообществ на месте других. На входных мысах видовое богатство и число сообществ снизилось в 1997 г. по сравнению с 1987 г. Тем не менее, основные поясообразующие сообщества восстановились.

В средней части бухты и видовое богатство, и число сообществ в 1997 г. уменьшилось. Формирование и восстановление сообществ произошло на фоне общего очищения бухты от органического загрязнения, и в частности от многолетних наслоений жира, которым были покрыты здесь скалы, камни, некоторые водоросли и беспозвоночные. Здесь наблюдалась наиболее резкая перестройка биоты, связанная главным образом с погружением рифа. Из 13 сообществ, отмеченных в 1987 г., на разных участках восстановились 2 и 4 сообщества, а 4 и 8 сформировались заново.

В расширенной части бухты резкому увеличению разнообразия на литорали, видимо, способствовало образование глыбового навала. Общее число видов по сравнению с 1987 г. увеличилось почти в 2 раза, а число сообществ – в 4. В 1997 г. в кутовой части бухты в нижнем горизонте литорали вновь появилось сообщество *Z. marina*, отмеченное здесь в 1963 г.

Кроме того, в среднем горизонте сформировалось сообщество *F. evanescens*, в верхнем – *L. sitkana*. В 1997 г. в кутовой части б. Крабовой было найдено 15 видов животных и растений. Установлено, что восстановление сообществ, полностью утраченных в 1987 г., произошло лишь частично. Вероятнее всего, евтрофикация остается одним из сдерживающих факторов восстановления литоральных сообществ (Кусакин, Цурпало, 1999).

Межгодовая динамика литоральной флоры б. Крабовая

В 1987 г. органическое загрязнение в виде жира буквально застилало прибрежную полосу; в некоторых местах многолетние отложения достигали 15 см толщины. Однако, несмотря на столь неблагоприятные условия, более выраженные во внутренней части бухты, на литорали было встречено 43 вида макрофитов. Красные водоросли составляли 49% видового состава флоры, бурые – 37%, зеленые – 12%, морские травы – 2% (рис. 26).

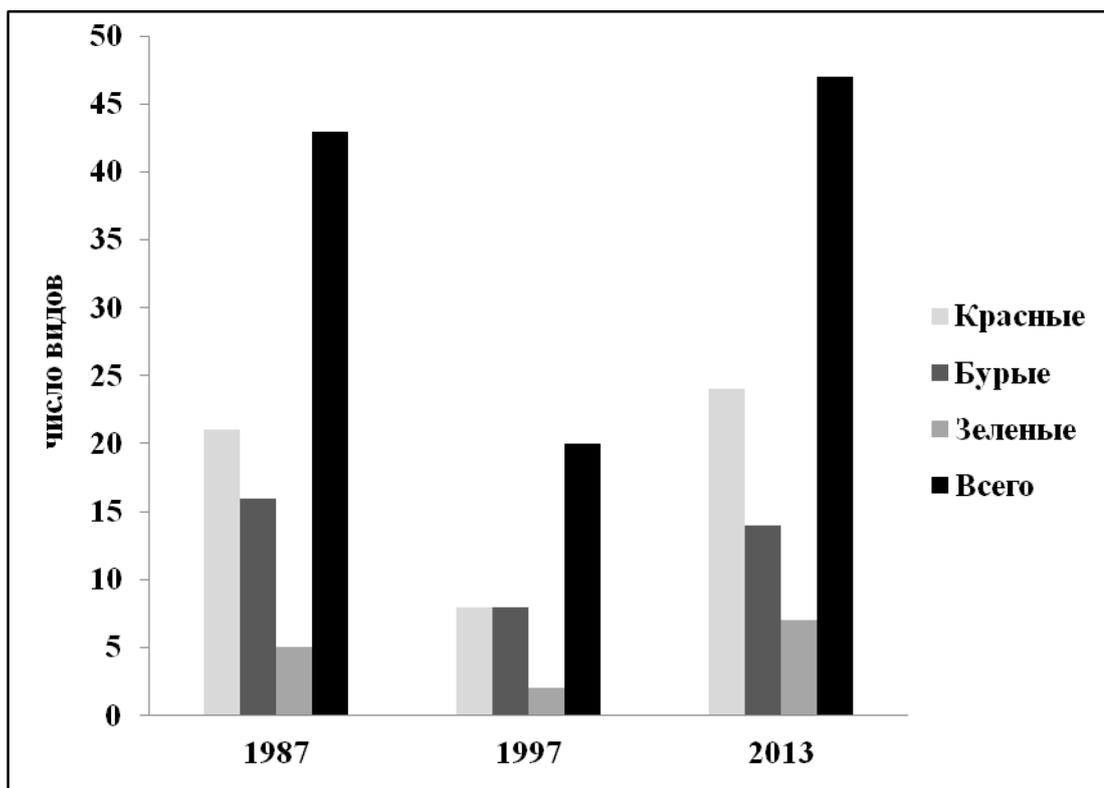


Рис. 26. Динамика ценотического состава литоральной флоры б. Крабовая о. Шикотан в 1987, 1997 и 2013 г.

Всего в 1987 году представители отдела Rhodophyta насчитывали 21 вид из 20 родов, 10 семейств и 5 порядков. Наибольшим числом видов (10)

был представлен порядок Gigartinales. Порядок Ceramiales содержал 4 вида, Palmariales – 3 вида, порядки Bangiales и Corallinales – по 2 вида (рис. 27).

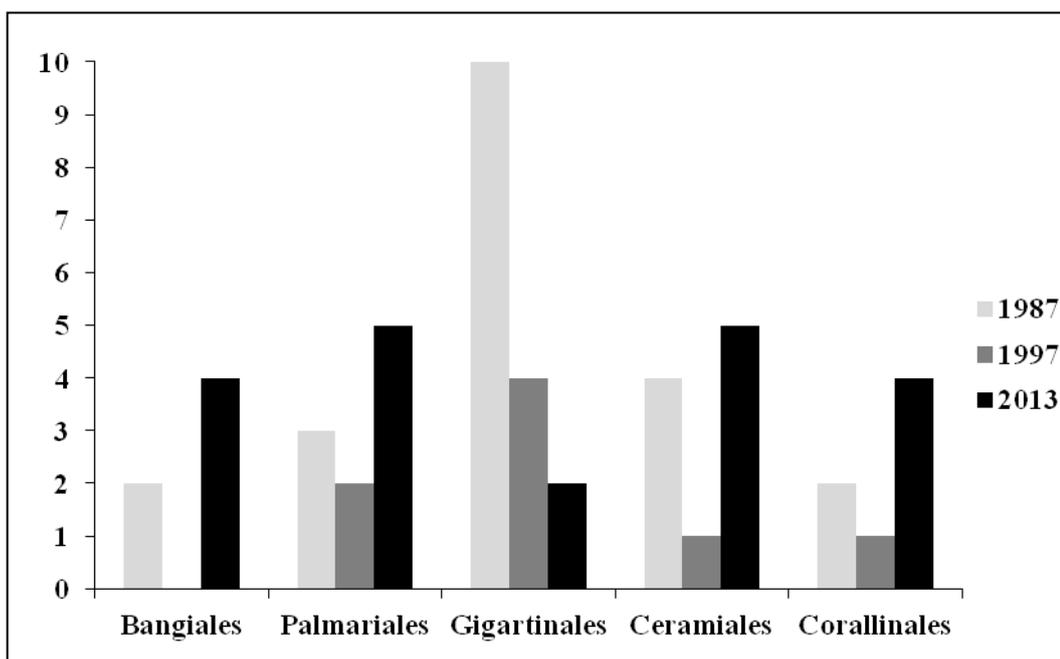


Рис. 27. Динамика таксономической структуры Rhodophyta (порядки) во флоре б. Крабовая в 1987, 1997 и 2013 г.

Самым крупным семейством Rhodophyta в 1987 г. было Dumontiaceae с 4 видами, по 3 вида включали семейства Gigartinaceae и Palmariaceae (рис. 28).

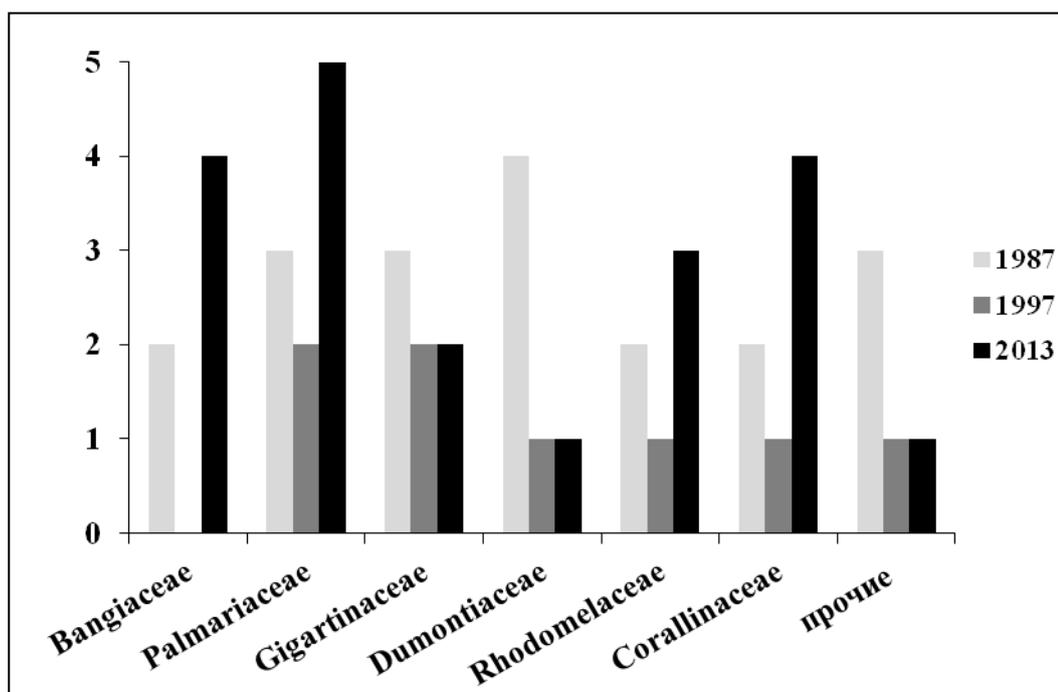


Рис. 28. Динамика таксономической структуры Rhodophyta (семейства) во флоре б. Крабовая в 1987, 1997 и 2013 г.

Бурых водорослей в 1987 г. встречено 16 видов из 15 родов и 10 семейств. Самый крупный порядок Ectocarpales был представлен 6 видами. Порядок Laminariales включал 5 видов, Fucales – 3 вида, Ralfsiales – 2 вида.

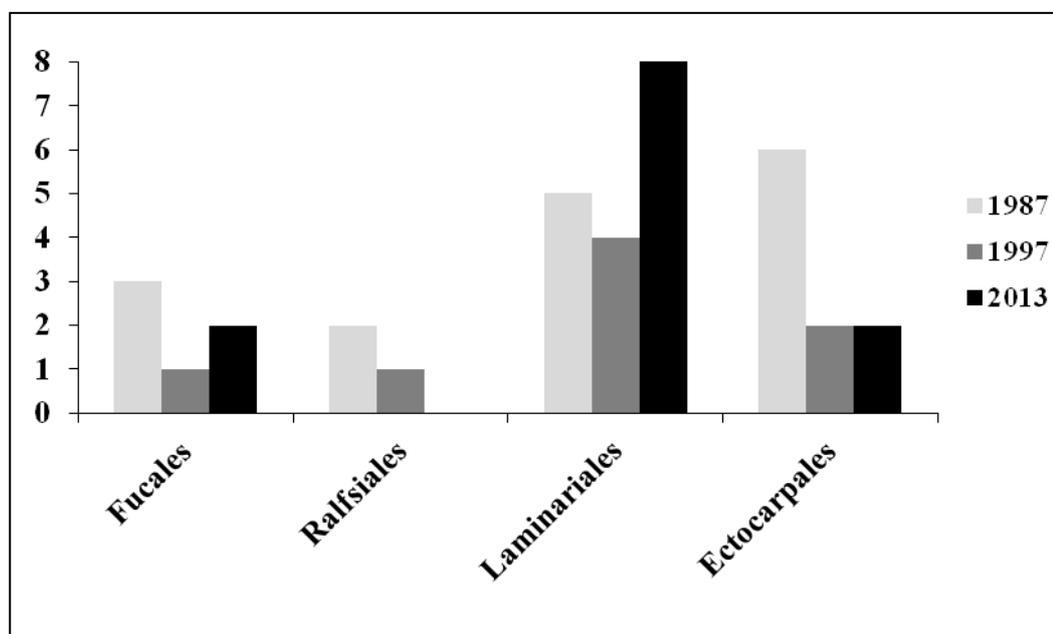


Рис. 29. Динамика таксономической структуры Phaeophyceae (порядки) во флоре б. Крабовая в 1987, 1997 и 2013 г.

Самые крупные семейства: Laminariaceae и Chordariaceae содержали по 3 вида, остальные были представлены минимальным числом видов (рис. 30).

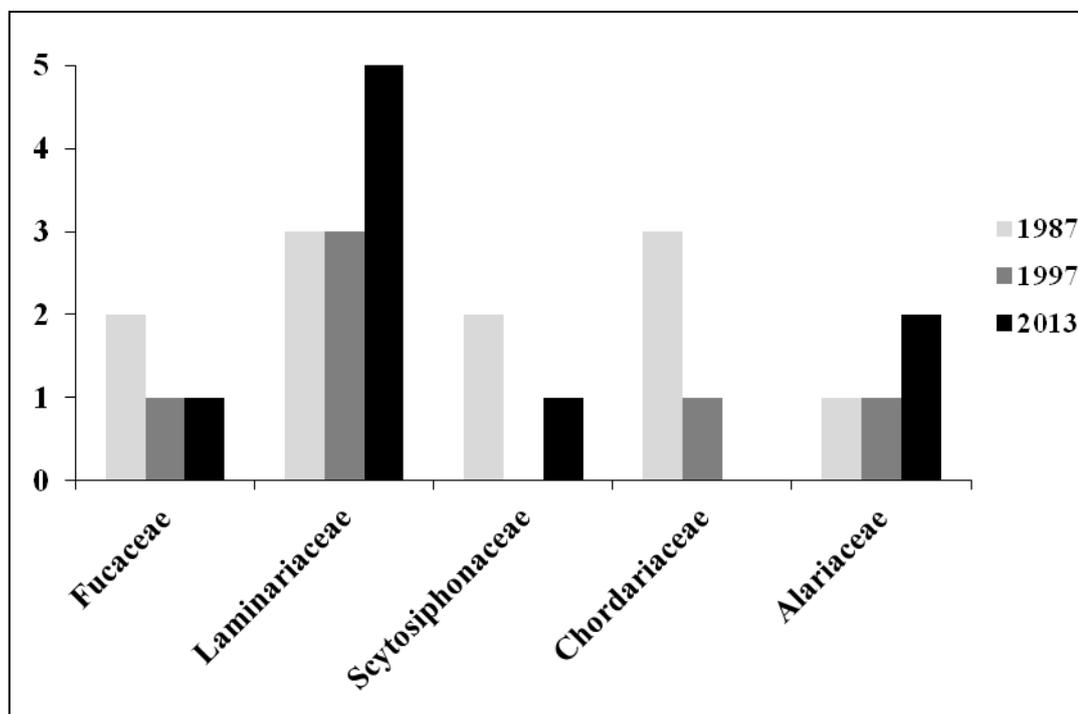


Рис. 30. Динамика таксономической структуры Phaeophyceae (семейства) во флоре б. Крабовая в 1987, 1997 и 2013 г.

Отдел Chlorophyta включал 5 видов из 4 родов, 4 семейств и 2 порядков. Самым крупным был порядок Ulvales (3 вида). Вклад отдела Tracheophyta в структуру литоральной флоры в 1987 г. был незначительным.

Спустя три года после землетрясения, в 1997 г., число видов литоральной флоры б. Крабовая уменьшилось в 2 раза (рис. 26). Красные и бурые водоросли составляли по 40% видового состава флоры, зеленые водоросли и морские травы – по 10%. Резкое уменьшение числа видов, в первую очередь, связано с опусканием острова и уменьшением площади литоральной зоны, вызванным сейсмической катастрофой.

Красных водорослей было обнаружено 8 видов из 7 родов, 6 семейств и 4 порядков. Больше всего видов (4) относилось к порядку Gigartinales (рис. 27). Вторым по числу видов (2) был порядок Palmariales. По одному виду содержали порядки Ceramiales и Corallinales. Семейства Gigartinaceae и Palmariaceae включали по два вида, остальные по одному (рис. 28).

Представителей Ochrophyta, Phaeophyceae найдено 8 видов из 7 родов, 6 семейств и 4 порядков. Порядок Laminariales был представлен 4 видами, Ectocarpales – двумя, остальные порядки – одним (рис. 29). Наибольшее число видов (3) включало семейство Laminariaceae, в котором два вида относились к роду Saccharina (рис. 30).

Отделы Chlorophyta и Tracheophyta содержали по два вида. Среди зеленых водорослей это *Acrosiphonia duriuscula* из порядка Ulotrichales, с одноименным семейством, а также *Ulva lactuca* из порядка Ulvales с семейством Ulvaceae. Морские травы были представлены видами из одного порядка – Alismatales. Это *Phyllospadix iwatensis* и *Zostera marina* из семейств Cymodoceaceae и Zosteraceae, соответственно.

Сборы 2013 г. выявили значительный рост числа видов литоральной флоры. Всего было встречено 47 видов макрофитов, относящихся к 14 порядкам, 25 семействам и 35 родам. Наибольшим числом видов, как и в 1987 г., были представлены красные водоросли. Они составили 51% всех видов, бурые – 30%, зеленые – 15%, морские травы – 4%.

В 2013 г. 24 встреченных вида Rhodophyta относились к 20 родам, 10 семействам и 6 порядкам. Анализ таксономической структуры исследуемой флоры выявил у Rhodophyta равномерное распределение видов по порядкам: Bangiales и Corallinales включали по 4 вида, Ceramiales и Palmariales – по 5, Gigartinales – 2 вида (рис. 27). При этом число видов в семействах изменялось от 0 в семействе Phyllophoraceae до 5 в семействе Palmariaceae (рис. 28). Стоит отметить, что четыре рода: Clathromorphum, Mazzaella, Halosaccion и Palmaria включали по два вида, остальные – по одному.

К бурым водорослям принадлежали 14 видов из 10 родов, 9 семейств и 4 порядков. Порядок Laminariales, как и ранее, был представлен наибольшим числом видов. В 2013 г. он содержал наибольшее за весь период исследований число видов – 8 (рис. 29). Больше всего видов – 3 и 2 – включали семейства Laminariaceae и Alariaceae (рис. 30). Род Saccharina был представлен 3 видами: *Saccharina angustata*, *S. gyrata* и *S. japonica*.

Отдел Chlorophyta насчитывал 7 видов из 3 родов, 4 семейств и 2 порядков. Самым многочисленным среди зеленых водорослей был порядок Ulvales, он содержал 5 видов (рис. 31).

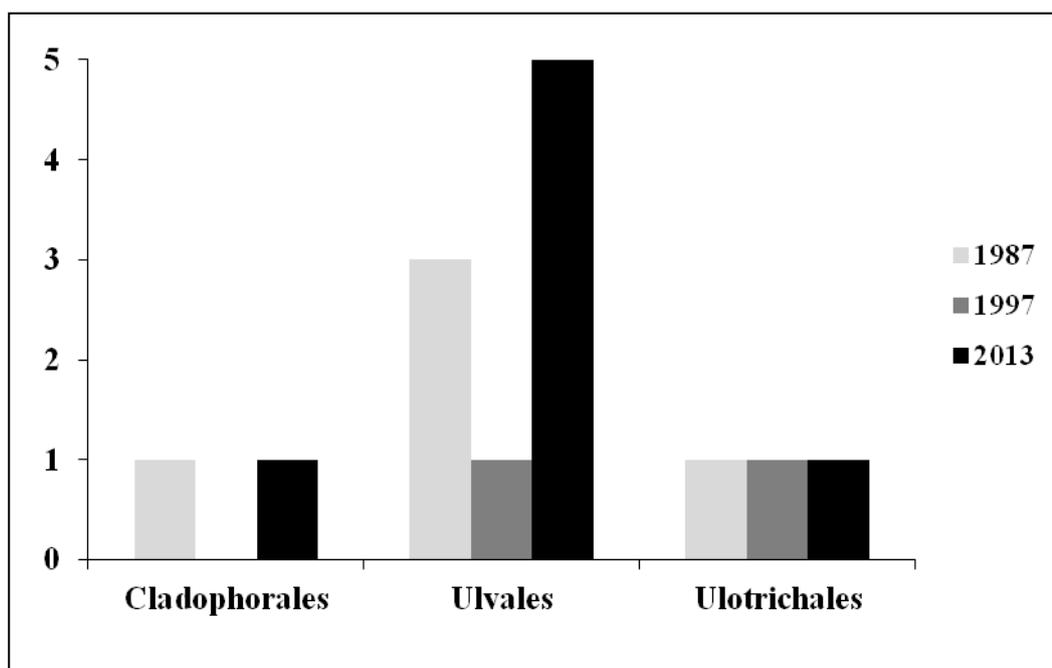


Рис. 31. Динамика таксономической структуры Chlorophyta (порядки) во флоре б. Крабовая о. Шикотан в 1987, 1997 и 2013 г.

В его состав входили самые крупные надвидовые таксоны - семейство Ulvaceae с 4 видами и род *Ulva*, содержащий 3 вида (рис. 32).

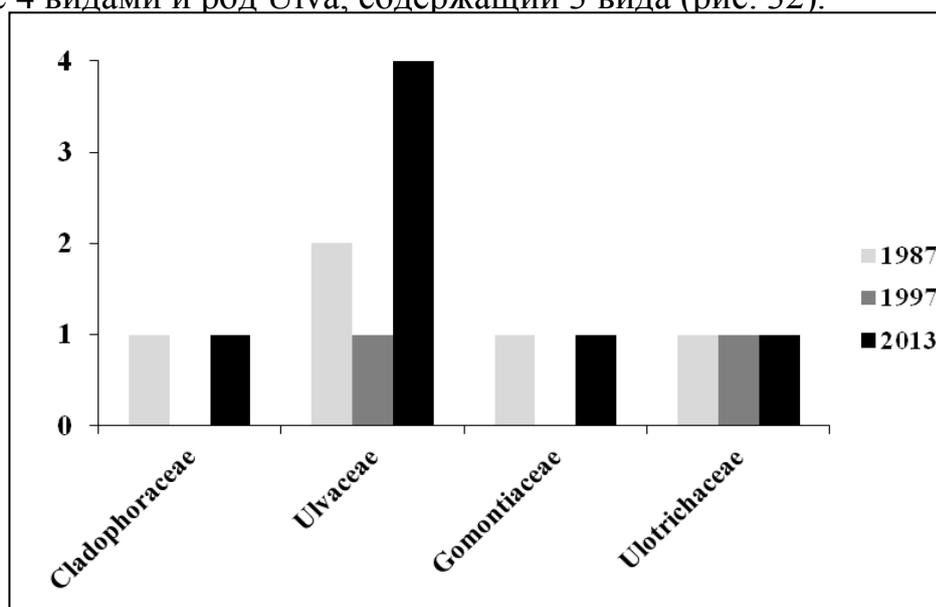


Рис. 32. Динамика таксономической структуры Chlorophyta (семейства) во флоре б. Крабовая о. Шикотан в 1987, 1997 и 2013 г.

Состав морских трав в 2013 г. полностью совпадает с таковым в 1997 г. Они представлены одним порядком - Alismatales, двумя видами - *Phyllospadix iwatensis* и *Zostera marina* из семейства Cymodoceaceae и Zosteraceae, соответственно.

Как видно, динамика таксономической структуры литоральной флоры б. Крабовая о. Шикотан в исследуемый период носила циклический характер. Сразу после землетрясения наблюдали двукратное уменьшение числа видов и упрощение таксономической структуры.

Спустя 19 лет после землетрясения, в 2013 г., видовое богатство литоральной флоры бухты восстановилось, а таксономическое разнообразие увеличилось, по сравнению с 1987 г., за счет видов порядков Bangiales, Palmariales, Laminariales и Ulvales.

Динамика биомассы литоральных макрофитов б. Крабовая

Биомассу макрофитов в б. Крабовая о. Шикотан оценивали в 1987, 1997 и 2013 г. Для 12 массовых литоральных видов учитывали значения сырого веса для всех периодов исследований (табл. 9).

Таблица 9

Биомасса массовых видов макрофитов в период исследований

Вид	Группа	1987	1997	2013	Среднее значение
		Биомасса г/м ²			
<i>Alaria marginata</i>	бурые	23 949	33 000	43 379	33 443±3 534
<i>Analipus japonicus</i>	бурые	6 339	7 571	5 149	6 353±2 180
<i>Arthrothamnus kurilensis</i>	бурые	253	215	21 080	7 183±3 798
<i>Corallina pilulifera</i>	красные	45	1 436	5 928	2 470±1 023
<i>Fucus evanescens</i>	бурые	51 444	56 923	42 137	50 168±5 544
<i>Mazzaella japonica</i>	красные	790	3 436	2 122	2 116±1 754
<i>Mazzaella parksii</i>	красные	1 559	1 999	5 328	2 962±2 102
<i>Neorhodomela oregona</i>	красные	659	835	3 675	1 723±958
<i>Palmaria stenogona</i>	красные	348	799	397	514±325
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	травы	2 080	6 200	33 208	13 829±4 025
<i>Ulva lactuca</i>	зеленые	4 621	5 038	10 176	6 612±1 254
<i>Zostera marina</i>	травы	4 023	10 400	4 160	6 194±1 564

Максимальные значения биомассы были зарегистрированы для бурых водорослей. Вид *Fucus evanescens* в 1997 г. имел биомассу свыше 56 кг/м². Слоевища *Alaria marginata* в 2013 г. создавали биомассу 43,4 кг/м². Третью позицию занимал *Arthrothamnus kurilensis* с биомассой 21 кг/м² в 2013 г. Среди красных водорослей максимальные биомассы были отмечены в 2013 г. На первой и второй позиции расположились *Corallina pilulifera* с биомассой 5,9 кг/м² и *Mazzaella parksii* с биомассой 5,3 кг/м², третье место занимал вид *Neorhodomela oregona* – 3,7 кг/м².

Биомасса зеленой водоросли *Ulva lactuca* составляла 4,6 кг/м² в 1987 г., 5 кг/м² в 1997 г. и 10,2 кг/м² в 2013 г. Биомасса морской травы *Phyllospadix iwatensis* увеличилась к 2013 г. почти в 16 раз - с 2,1 до 33,2 кг/м².

Средние значения биомассы исследованных красных водорослей колебались от малозначительных, 514 г/м², для *Palmaria stenogona* до значительных, 2470 г/м² для мазеллы.

У видов Phaeophyceae средние значения биомассы были следующими: у *Arthrothamnus kurilensis* – 7 183 г/м², у *Fucus evanescens* – 50 168 г/м², у *Alaria marginata* – 33 443 г/м².

Средняя биомасса представителей отдела Tracheophyta оказалась следующей: у *Phyllospadix iwatensis* - 13 829 г/м², у *Zostera marina* – 6 194 г/м². Биомасса зеленой водоросли *Ulva lactuca* достигала 6 612 г/м².

Стоит отметить, что из 12 проанализированных видов макрофитов 5 видов относятся к красным водорослям, 4 вида – к бурым, 2 вида – к морским травам и 1 вид – к зеленым водорослям. Вклад биомассы каждой группы в общую биомассу в разные периоды исследования заметно различался.

В 1987 г. доля бурых водорослей была самой значительной, она составляла 79%, значения биомассы для красных водорослей равно 10%, доли зеленых водорослей и морских трав были 5 и 6%, соответственно.

В 1997 г. роль представителей Phaeophyceae снизилась на 9%, также незначительно уменьшилась доля зеленых водорослей с 5 до 4%. Значения биомассы у морских трав увеличилось в два раза - с 6 до 13%, возрос и вклад биомассы красных водорослей в общую биомассу - с 10 до 13% (рис. 33).

В 2013 г., спустя 19 лет после землетрясения, вклад отделов водорослей в общую биомассу заметно изменился по сравнению с 1987 и 1997 г. Доля бурых водорослей сократилась до 60%, доля красных водорослей осталась на прежнем уровне (13%). Значения биомассы у зеленых водорослей и морских трав увеличились с 4 до 6% и с 13 до 21%, соответственно (рис. 33).



Рис. 33. Вклад отделов макрофитов в общую биомассу за исследуемый период. Обозначения: Rh – красные водоросли, Ph – бурые водоросли, Ch – зеленые водоросли, Tr – морские травы.

Таким образом, сборы, выполненные в 2013 г., позволили установить значительный прирост числа видов в литоральной зоне б. Крабовая. Всего было обнаружено 47 видов макрофитов из 14 порядков, 25 семейств и 35 родов. Наибольшим по числу видов, так же, как и в 1987 г., был представлен отдел красных водорослей. Их было обнаружено 24 вида, что составило 51% от числа всех видов. Бурых водорослей было обнаружено 14 видов, их доля составила 30%, зеленых – 7 видов (15%), морских трав – 2 вида (4%). Среди отделов водорослей произошло перераспределение значений биомассы. Произошло увеличение долей Rhodophyta, Chlorophyta, Tracheophyta, а значения биомассы бурых водорослей сократилось на 20%.

Итак, вторжение человека в морскую среду приводит к тому, что большинство сообществ находится в угнетенном состоянии, о чем свидетельствуют относительная видовая бедность, низкая биомасса и частота

встречаемости видов, (Белан, 1992; Гульбин, Арзамасцев, 1998; Fadeeva et al., 2003; и др.). При слабом и умеренном загрязнении биомасса возрастает, иногда весьма сильно. При дальнейшем усилении загрязнения отмечается прогрессирующее уменьшение биомассы как отдельных видов (Шкляревич, Щербакова, 2005), так и целых сообществ. Структура сообществ упрощается, что приводит к дальнейшему ослаблению их устойчивости и переходу в критическое состояние с последующей деградацией (Кусакин и др., 1999а).

Нами было проанализировано влияние органического загрязнения на ценоотическую структуру флоры б. Крабовая. Для этого на основе видовых списков 1980-х гг. был рассчитан флористический коэффициент для шести ее участков. Значения коэффициента оказались следующими: на входных мысах – 7.6 и 11.5; в средней части – 11.1 и 7.6; в расширенной части – 12.3. Крайне высокие значения флористического коэффициента подтверждают нарушения структуры флоры б. Крабовая и значительную степень ее антропогенной трансформации. В чистых флорах тихоокеанского побережья о. Шикотан значения флористического коэффициента были значительно ниже: для б. Церковная – 1.6, б. Снежкова – 1.8, б. Маячная – 4.8.

Почти полное восстановление состава и структуры основных сообществ прибойной скалистой литорали в течение трех лет после землетрясения свидетельствует об их крайне высокой приспособительной способности. Кроме того, поднятие уровня моря, свертывание производства и, следовательно, уменьшение промышленных стоков, видимо, послужили причиной того, что литоральная зона почти полностью очистилась от многолетних жировых наслоений.

Известно, что экосистемы часто восстанавливаются за счет видов, которые раньше не относились к числу массовых, а выполняли роль резерва (Patrick, 1988, цит. по: Кусакин, 1994). И зачастую редкие виды могут быть не менее важными, чем массовые.

Для литоральных сообществ, обитающих в пограничной между сушей и морем приливо-отливной зоне характерна четкая вертикальная

стратификация вдоль градиентов окружающей среды. Особенно сильному воздействию колебаний факторов среды подвержены сообщества прибойной скалистой литорали. Тем не менее, несмотря на резкие изменения сезонных аспектов, такие сообщества характеризуются высокой устойчивостью во времени и пространстве и на однородных берегах могут простираться на сотни и тысячи километров, имея в ширину нередко всего несколько сантиметров (Кусакин, 1994).

Отечественными исследователями был изучен состав эпибентоса на новых субстратах (Ошурков, 1994; Ошурков, 2000 и др.). Показано, что в нестабильных условиях литорали и малых глубин развиваются физически контролируемые сообщества бурых водорослей и эврибионтных животных с короткими жизненными циклами. Такие сообщества необычайно быстро восстанавливаются (всего в течение 1-5 лет) после различных стрессовых воздействий и имеют короткие сукцессионные циклы.

ГЛАВА 5. СОСТАВ ЛИТОРАЛЬНО-СУПРАЛИТОРАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ МКГ ПОСЛЕ ЗЕМЛЕТРЯСЕНИЯ

5.1. Таксономический состав литоральной флоры

В 2013 году была исследована макрофлора литоральной зоны островов Малой Курильской гряды. Всего было обнаружено 97 видов, относящихся к 63 родам, 35 семействам, 17 порядкам и 4 отделам.

На литорали о. Шикотан произрастали 84 вида макрофитов из 57 родов, 33 семейств, 15 порядков и 4 отделов. На о. Юрий встречено 33 вида (28 родов, 21 семейство, 12 порядков, 4 отдела). На о. Зеленый зарегистрировано 17 видов (13 родов, 12 семейств, 7 порядков, 3 отдела).

Красные водоросли – отдел Rhodophyta – представлены на всех изученных островах МКГ 44 видами, что составляет 45% от общего видового состава литоральной флоры. При этом на о. Шикотан найдено 39 видов, на островах Юрий и Зеленый 13 и 4 вида, соответственно (табл. 10).

Таблица 10

Состав красных водорослей в литоральной флоре островов МКГ в 2013 г.

Таксон	Район						
	о. Шикотан					о. Юрий	о. Зеленый
	О	К	Г	Д	Ц	Ш	ГЛ
1	2	3	4	5	6	7	8
Classis Bangiophyceae							
Ordo Bangiales							
Fam. Bangiaceae							
<i>Boreophyllum pseudocrassum</i> (Yamada et Mikami) Kikuchi et Miyata	-	+	+	-	+	-	-
<i>Porphyra ochotensis</i> Nagai	-	+	-	-	-	-	+
<i>Pyropia pseudolinearis</i> (Ueda) Kikuchi et Miyata	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. seriata</i> (Kjellman) Kikuchi et Miyata	-	+	-	-	-	-	-
<i>W. miniata</i> (C.Agardh) Foslie	-	-	-	-	-	-	+
<i>Wildemanina variegata</i> (Kjellman) De Toni	-	+	+	-	-	-	-
Classis Compsopogonophyceae							
Order Erythropeltidales							
Fam. Erythrotrichiaceae							

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	-	-	-	-	-	+	-
<i>Erythrocladia irregularis</i> Rosenvinge	-	-	-	-	-	+	-
Classis Florideophyceae							
Ordo Ceramiales							
Fam. Ceramiaceae							
<i>Campylaephora crassa</i> (Okamura) Nakamura	-	-	-	-	-	-	+
Fam. Delesseriaceae							
<i>Tokidadendron bullatum</i> (Gardner) Wynne	-	+	-	-	-	-	-
Fam. Rhodomelaceae							
<i>Laurencia nipponica</i> Yamada	+	-	-	-	-	-	-
<i>Neorhodomela aculeata</i> (Perestenko) Masuda	-	-	-	-	-	+	+
<i>N. oregona</i> (Doty) Masuda	-	+	+	-	-	+	-
<i>Neosiphonia japonica</i> (Harvey) Kim et Lee	-	-	-	+	-	-	-
<i>Odonthalia annae</i> Perestenko	-	+	-	-	-	-	-
<i>O. corymbifera</i> (Gmelin) Greville,	+	-	-	-	-	+	-
<i>O. ochotensis</i> (Ruprecht) J. Agardh	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pterosiphonia bipinnata</i> (Postels et Ruprecht) Falkenberg	-	+	-	-	-	-	-
Fam. Wrangeliaceae							
<i>Neoptilota asplenoides</i> (Turner) Kylin	-	+	-	-	+	+	-
Ordo Corallinales							
Fam. Corallinaceae							
<i>Bossiella compressa</i> Kloczcova	+	-	-	-	-	+	-
<i>Clathromorphum compactum</i> (Kjellman) Foslie	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. loculosum</i> (Kjellman) Foslie	-	+	-	-	-	-	-
<i>Corallina pilulifera</i> Postels et Ruprecht	-	+	-	-	-	+	-
<i>Lithophyllum dispar</i> (Foslie) Foslie	-	+	-	-	-	-	-
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing	-	-	-	+	-	+	-
<i>P. japonicum</i> Kloczcova et Demeshkina	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. zostericola</i> (Foslie) Kloczcova	-	-	-	-	+	-	-
Ordo Gigartinales							
Fam. Gigartinaceae							
<i>Chondrus armatus</i> (Harvey) Okamura	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. pinnulatus</i> (Harvey) Okamura	+	-	-	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Mazzaella japonica</i> (Mikami) Hommersand	-	+	+	-	-	-	-
<i>M. parksii</i> (Setchell et Gardner) Silva	-	+	+	-	+	+	-
Order Gracilariales							
Fam. Gracilariaceae							
<i>Gracilaria vermiculophylla</i> (Ohmi) Papenfuss	+	-	-	-	-	-	-
Fam. Dumontiaceae							
<i>Constantinea rosa-marina</i> (Gmelin) Postels et Ruprecht	-	+	-	-	-	-	-
<i>Neodilsea yendoana</i> Tokida	-	+	-	-	-	-	-
Fam. Endocladiaceae							
<i>Gloiopeltis furcata</i> (Postels et Ruprecht) J. Agardh	+	+	+	+	+	+	-
Fam. Phylloporaceae							
<i>Mastocarpus pacificus</i> (Kjellman) Perestenko	-	-	+	-	-	-	-
Fam. Tichocarpaceae							
<i>Tichocarpus crinitus</i> (Gmelin) Ruprecht	+	+	-	+	-	+	-
Ordo Palmariales							
Fam. Palmariaceae							
<i>Devaleraea yendoi</i> (Lee) Kützing	-	-	+	-	-	-	-
<i>D. microspora</i> (Ruprecht) Selivanova et Klochkova	-	+	-	-	-	-	-
<i>Halosaccion glandiforme</i> (Gmelin) Ruprecht	-	+	+	-	-	-	-
<i>H. hydrophorum</i> (Postels et Ruprecht) Kützing	-	+	-	-	-	-	-
<i>Palmaria marginicrassa</i> Lee	+	+	+	-	+	-	-
<i>P. stenogona</i> (Perestenko) Perestenko	+	+	+	-	-	-	-
Order Rhodymeniales							
Fam. Rhodymeniaceae							
<i>Sparlingia pertusa</i> (Postels et Ruprecht) Saunders, Strachan et Kraft	-	-	-	-	+	-	-
Общее количество видов	10	24	11	7	7	13	4

Примечание: в таблицах 8-11 приняты следующие обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, Г – б. Горобец, Д – б. Дельфин, Ц – б. Церковная, Ш – б. Широкая, ГЛ – м. Глушневого.

На литорали о. Шикотан чаще всего встречались следующие виды Rhodophyta: *Gloiopeltis furcata* (во всех бухтах), *Boreophyllum pseudocrassu*

Palmaria marginicrassa, *Mazzaella parksii*, Вид *Neorhodomela aculeata* найден на литорали б. Широкая на о. Юрий и м. Глушневского на о. Зеленый.

Бурые водоросли (отдел Ochrophyta, класс Phaeophyceae) в литоральной флоре островов МКГ представлены 30 видами, что составляет 31% видового состава. В литоральной флоре о. Шикотан отмечено 26 видов; на литорали островов Юрий и Зеленый растет 11 и 8 видов, соответственно (табл. 11).

Таблица 11

Состав бурых водорослей в литоральной флоре островов МКГ в 2013 г.

Таксоны	Район						
	о. Шикотан					о. Юрий	о. Зеленый
	О	К	Г	Д	Ц	Ш	ГЛ
1	2	3	4	5	6	7	8
Classis Phaeophyceae							
Ordo Ectocarpales							
Fam. Acinetosporaceae							
<i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman	-	-	-	-	-	+	-
Fam. Chordariaceae							
<i>Chordaria flagelliformis</i> (Müller) C. Agardh	-	-	-	+	-	+	-
<i>Coilodesme californica</i> (Ruprecht) Kjellman	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. cystoseirae</i> (Ruprecht) Setchell et Gardner	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. japonica</i> Yamada	-	-	+	-	-	-	-
<i>Leathesia marina</i> (Lyngbye) Decaisne	-	-	-	-	-	+	-
<i>Punctaria plantaginea</i> (Roth) Greville	-	-	-	-	+	+	+
Fam. Heterochordariaceae							
<i>Analipus filiformis</i> (Ruprecht) Papenfuss	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. japonicus</i> (Harvey) Wynne	-	+	+	-	+	-	-
Fam. Scytosiphonaceae							
<i>Petalonia fascia</i> (Müller) Kuntze,	-	-	+	-	-	-	-
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) J. Agardh	+	+	-	+	+	-	-
Ordo Desmarestiales							
Fam. Desmarestiaceae							
<i>Desmarestia intermedia</i> Postels et Ruprecht	-	-	-	-	-	-	+
<i>D. viridis</i> (Müller) Lamouroux	+	+	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
Ordo Fucales							
Fam. Fucaceae							
<i>Fucus evanescens</i> C. Agardh**	+	+	+	+	+	+	+
Fam. Sargassaceae							
<i>Sargassum miyabei</i> Yendo 1907	+	-	-	-	-	-	-
<i>Stephanocystis crassipes</i> (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, Rousseau et Thibaut **	+	+	+	-	-	+	-
Ordo Laminariales							
Fam. Agaraceae							
<i>Agarum clathratum</i> Dumortier	-	-	-	-	+	-	-
1	2	3	4	5	6	7	8
Fam. Alariaceae							
<i>Alaria angusta</i> Kjellman**	-	+	-	-	-	-	-
<i>A. marginata</i> Postels et Ruprecht**	-	+	-	-	+	-	-
Fam. Chordaceae							
<i>Chorda asiatica</i> Sasaki et Kawai	-	-	+	+	-	+	+
<i>Ch. filum</i> (Linnaeus) Stackhouse	-	+	-	-	-	-	-
Fam. Costariaceae							
<i>Costaria costata</i> (C. Agardh) Saunders**	+	-	-	-	-	-	-
Fam. Laminariaceae							
<i>Arthrothamnus bifidus</i> (Gmelin) J. Agardh*	-	+	-	-	-	-	-
<i>A. kurilensis</i> Ruprecht 1848	-	+	-	-	-	-	-
<i>Saccharina angustata</i> (Kjellman) Selivanova, Zhigadlova et Hansen*	-	+	-	+	-	-	+
<i>S. sculpera</i> Lane, Mayes, Druehl et Saunders	-	-	-	-	-	+	-
<i>S. gyrata</i> (Kjellman) Lane, Mayes, Druehl et Saunders**	+	+	+	-	-	+	+
<i>S. japonica</i> (Areschoug) Lane, Mayes, Druehl et Saunders*	+	+	+	+	-	-	+
<i>S. kurilensis</i> Lane, Mayes, Druehl et Saunders	-	-	-	-	+	-	-
Fam. Pseudochordaceae							
<i>Pseudochorda nagaii</i> (Tokida) Inagaki	-	+	+	-	-	+	+
Order Sphacelariales							
Fam. Sphacelariaceae							
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing	+	-	-	-	-	+	-
Общее количество видов	11	14	10	6	7	11	8

Примечание: * - промысловые виды, ** - потенциально промысловые виды.

На литорали всех исследованных семи бухт отмечен *Fucus evanescens*.

Почти повсеместно на литорали о. Шикотан встречались 3 вида: *Scytosiphon lomentaria*, *Stephanocystis crassipes* и *Saccharina japonica*.

Среди бурых водорослей 3 вида ламинариевых: *Arthrothamnus bifidus*, *Saccharina angustata* и *Saccharina japonica* являются промысловыми, а 6 видов: *Saccharina gyrata*, *Costaria costata*, *Alaria angusta*, *A. marginata*, *Fucus evanescens*, *Stephanocystis crassipes*, потенциально промысловыми видами (Суховеева, Подкорытова, 2006).

Зеленые водоросли – отдел Chlorophyta – представлены на литорали МКГ 18 видами, что составляет 19% всего видового состава флоры (табл. 12). Для о. Шикотан установлено, что в его бухтах произрастают 14 видов, из которых чаще других была обнаружена *Ulva lactuca*, найденная во всех пяти исследованных бухтах. На островах Юрий и Зеленый отдел зеленых водорослей включает 8 и 5 видов, соответственно. В бухтах этих островов был отмечен вид *Monostroma grevillei* из семейства Gomontiaceae.

Таблица 12

Состав зеленых водорослей в литоральной флоре островов МКГ в 2013 г.

Таксоны	Район						
	о. Шикотан					о. Юрий	о. Зеленый
	О	К	Г	Д	Ц	Ш	ГЛ
1	2	3	4	5	6	7	8
Classis Siphonocladophyceae							
Ordo Cladophorales							
Fam. Cladophoraceae							
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kützing) Kützing	+	-	-	-	-	+	-
<i>Ch. linum</i> (Müller) Kützing	+	+	-	-	-	-	
<i>C. moniligera</i> Kjellman	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cladophora opaca</i> Sakai	-	-	-	-	+	+	-
<i>C. speciosa</i> Sakai	-	-	-	-	-	+	-
Classis Ulvophyceae							
Ordo Ulotrichales							
Fam. Ulotrichaceae							
<i>Acrosiphonia duriuscula</i> (Ruprecht) Yendo	-	+	+	-	-	-	+
<i>Protomonostroma undulatum</i> (Wittrock) Vinogradova	-	-	-	-	+	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ulotrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret	-	-	-	-	-	+	-
Ordo Ulvales							
Fam. Gomontiaceae							
<i>Monostroma grevillei</i> (Thuret) Wittrock	-	+	-	-	-	+	+
Fam. Kornmanniaceae							
<i>Blidingia chadefaudii</i> (Feldmann) Bliding	-	-	-	-	-	+	-
<i>B. minima</i> (Naegeli) Kylin	-	-	+	+	-	+	-
Fam. Ulvellaceae							
<i>Ulvella scutata</i> (Reinke) Nielsen, Kelly et Wysor	-	-	+	-	-	-	-
Fam. Ulvaceae							
<i>Ulva intestinalis</i> (Linnaeus) Nees	+	-	-	-	-	+	-
<i>U. lactuca</i> Linnaeus	+	+	+	+	+	-	+
<i>U. linza</i> Linnaeus	-	+	-	-	-	-	-
<i>U. prolifera</i> (Müller) J. Agardh	+	+	-	-	-	-	+
<i>Ulvaria splendens</i> (Ruprecht) Vinogradova	+	+	-	-	-	-	-
Общее количество видов	7	7	4	2	3	8	5

Высшие растения в литоральной флоре островов Малой Курильской гряды представлены 5 видами (табл. 13), их доля в составе флоры наименьшая – 5%. На о. Шикотан морских трав было обнаружено 5 видов, на о. Юрий – 1 вид, а в районе м. Глушневского о. Зеленый представители морских трав отсутствовали.

Таблица 13

Состав морских трав в литоральной флоре островов МКГ в 2013 г.

Таксоны	Район						
	о. Шикотан					о. Юрий	о. Зеленый
	О	К	Г	Д	Ц	Ш	ГЛ
Classis Monocots							
Ordo Alismatales							
Fam. Cymodoceaceae							
<i>Phyllospadix iwatensis</i> Makino	-	+	+	-	-	+	-
Fam. Zosteraceae							
<i>Zostera asiatica</i> Miki	-	-	-	+	+	-	-
<i>Z. caespitosa</i> Miki	+	-	-	-	-	-	-
<i>Z. japonica</i> Asch. et Graebn.	+	-	+	-	-	-	-
<i>Z. marina</i> Linnaeus		+	+	+			
Общее количество видов	2	2	3	2	1	1	0

Как видно, красные водоросли доминируют по числу видов над другими группами макрофитов в литоральной флоре островов Шикотан и Юрий. Во флоре о. Зеленый по числу видов преобладают бурые водоросли. Присутствие зеленых водорослей заметнее всего в б. Широкая о. Юрий, где было найдено больше всего для конкретного района видов Chlorophyta – 8. Морские травы представлены 5 видами, причем все они, кроме *Phyllospadix iwatensis*, были обнаружены на литорали одного острова – о. Шикотан.

По числу надвидовых таксонов в исследованных флорах островов МКГ наблюдается существенная разница в распределении видов по отделам (табл. 14). На один род морских трав в среднем приходится 0.5 семейства, а на четыре семейства только один порядок. В первую очередь, это связано с отсутствием представителей Tracheophyta на литорали о. Зеленый. Однако в литоральной флоре островов МКГ в среднем на каждый род приходится 1.5 вида, на каждое семейство – 2.8 вида и 1.8 рода, на каждый порядок – 2.1 семейства. Это указывает на большую пестроту систематического состава флоры, вызванную динамически изменяющимися условиями среды обитания в приливно-отливной зоне.

Таблица 14

Таксономический состав литоральной флоры островов МКГ в 2013 г.

Отделы (Классы)	Порядки	Семейства	Рода	Виды	Вид/ род	Вид/ сем.	Род/ сем.	Сем./ пор.
Rhodophyta	8	14	31	44	1.4	3.1	2.2	1.8
Ochrophyta/ Phaeophyceae	5	14	20	30	1.5	2.1	1.4	2.8
Chlorophyta	3	6	10	18	3,0	1,7	2,0	3,0
Tracheophyta	1	4	2	5	2.5	1.3	0.5	4.0
Всего	17	35	63	97	1.5	2.8	1.8	2.1

Доминирующее положение занимает отдел Rhodophyta, включающий 44 вида из 8 порядков, 14 семейств и 31 рода (табл. 15). Среди красных водорослей по количеству видов преобладает порядок Ceramiales – 11 видов.

Затем следуют порядки Corallinales (8) и Bangiales (6). В состав этих же порядков входят семейства, содержащие больше всего видов: Rhodomelaceae и Corallinaceae по 8 видов, Bangiaceae – 6 видов. Только два рода, Odonthalia и Pnephyllum, включают по 3 вида, остальные представлены 1-2 видами.

Таблица 15

Крупнейшие надвидовые таксоны литоральной флоры островов МКГ

Порядок	N	Семейство	N	Роды	N
Rhodophyta					
Ceramiales	11	Rhodomelaceae	8	Odonthalia	3
Corallinales	8	Corallinaceae	8	Pnephyllum	3
Bangiales	6	Bangiaceae	6	Wildemia	2
				Pyropia	2
Ochrophyta/Phaeophyceae					
Laminariales	14	Laminariaceae	7	Saccharina	5
Ectocarpales	11	Chordariaceae	6	Coilodesme	3
Chlorophyta					
Ulvales	9	Ulvaceae	5	Ulva	4
Tracheophyta					
Alismatales	5	Zosteraceae	4	Zostera	4

Примечание: N – число видов.

Класс Phaeophyceae отдела Ochrophyta занимает второе место по числу видов. В исследованных бухтах островов Шикотан, Юрий и Зеленый в 2013 г. было обнаружено 30 видов бурых водорослей. Они относятся к 5 порядкам, 14 семействам и 20 родам. Наиболее значимым по числу видов является порядок Laminariales, объединяющий 6 семейств, 7 родов и 14 видов. В его состав входит самый крупный для исследованного района род Saccharina, который содержит 5 видов. В первую очередь увеличение объема рода связано с изучением новых участков литорали МКГ. Вид *Saccharina sculpera*, не обнаруженный ранее на о. Шикотан, найден на литорали о. Зеленый.

Отдел Chlorophyta традиционно представлен наименьшим среди водорослей числом видов. В 2013 г. было встречено 18 видов из 3 порядков, 5 семейств и 10 родов. Самым крупным является порядок Ulvales. Он включает 9 видов из 3 семейств и 6 родов. Больше всего видов (5) содержит

семейство Ulvaceae, 3 вида – семейства Ulotrichaceae. Все рода, кроме Ulva, включают 1-2 вида (табл. 15).

Отдел Tracheophyta включает пять видов из порядка Alismatales, двух семейств: Cymodoceaceae, Zosteraceae и двух родов: Phyllospadix и Zostera. Род Zostera содержит 4 вида.

Таким образом, литоральная макрофлора островов Шикотан, Юрий и Зеленый насчитывает 97 вида, относящихся к 63 родам, 35 семействам, 17 порядкам и 4 отделам. Красные водоросли (отдел Rhodophyta) представлены 44 видами, что составляет 45% от общего видового состава флоры. Бурые водоросли (отдел Ochrophyta, класс Phaeophyceae) представлены 30 видами, что составляет 31% от общего видового состава флоры. Зеленые водоросли (отдел Chlorophyta) представлены 18 видами, что составляет 19% видового состава флоры. Высшие растения из отдела Tracheophyta содержат 5 видов. Доля их в литоральной флоре островов МКГ самая низкая, и составляет 5%.

По числу видов представители отдела Rhodophyta превосходят все остальные отделы. Самыми большими у красных водорослей являются порядки Ceramiales (11 видов) и Corallinaceae (9), семейства Rhodomelaceae и Corallinaceae содержат по 8 видов, роды Pneophyllum и Odonthalia – по 3 вида. У бурых водорослей крупнейшие порядки Laminariales (14) и Ectocarpales (11), семейства Laminariaceae (7) и Chordariaceae (7), род Saccharina (5). У зеленых водорослей самым крупным является порядок Ulvales (9 видов) с семейством Ulvaceae (5) и родом Ulva (4).

Как видно, таксономический состав исследуемой флоры характеризуется очень неравномерным распределением, указывая на значительные изменения условия среды в литоральной зоне этой сейсмически неустойчивой зоны Тихого океана.

5.2 Зонально-географический состав литоральной флоры

Остров Шикотан

Охотоморское побережье, северо-западный берег.

Данный район представлен бухтами Отрадная, Крабовая и Горобец. Соотношение широтно-зональных элементов в локальных флорах оказалось следующим. Преобладающей группой в бухтах Крабовая и Горобец являются тихоокеанские широкобореальные виды, которые составляют 32 и 36% от общего числа макрофитов, соответственно (рис. 34). В б. Отрадная доля комплекса равна 16%. Лидирующую позицию в данной флоре занимают приазиатские низкобореальные виды и бореально-(суб)тропическо-нотальные и мультizonальные виды – по 26%. В б. Крабовая их доли также одинаковы – по 15%; в б. Горобец – 14 и 11%, соответственно.

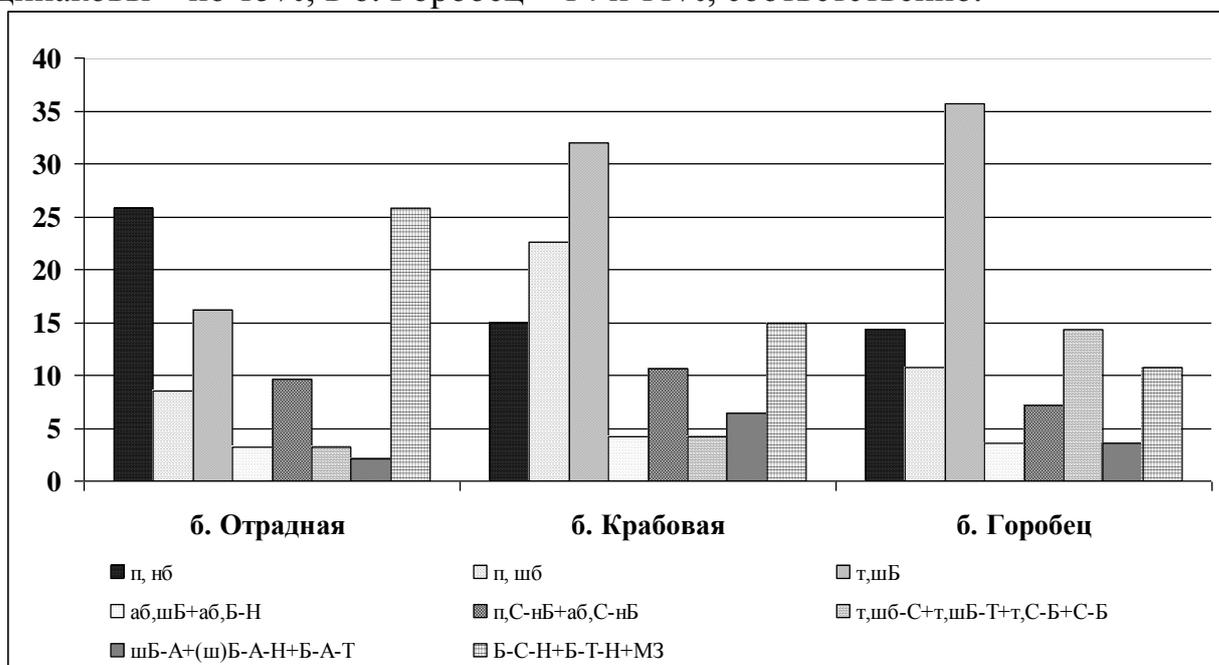


Рис. 34. Зонально-географический состав (%) литоральных флор в бухтах Отрадная, Крабовая и Горобец. Обозначения типов ареалов, принятые в рис. 34-39: п – приазиатский, т – тихоокеанский, аб – амфибореальный; нБ – низкобореальный, шБ – широкобореальный, шБ-А – широкобореально-арктический, шБ-С – широкобореально-субтропический, нБ-С – низкобореально-субтропический, С-Б – субтропическо-бореальный, Б-Н – бореально-нотальный, шБ-А-С – широкобореально-арктическо-субтропический, шБ-А-Н – широкобореально-арктическо-нотальный, Б-А-Т – бореально-арктическо-тропический, Б-А-Н – бореально-арктическо-нотальный, Б-С-Н – бореально-субтропическо-нотальный, Б-Т-Н – бореально-тропическо-нотальный, МЗ – мультizonальный.

Заметно влияние на флору приазиатских широкобореальных видов. Во флоре б. Крабовая их доля наибольшая – 23%. В бухтах Отрадная и Горобец их представительство значительно меньше: 9 и 11%, соответственно.

Приазиатские субтропическо-низкобореальные и амфибореальные субтропическо-низкобореальные виды во флоре б. Отрадная составляют 10%, б. Крабовая – 11%, в б. Горобец – 7% видового состава макрофитов.

На тихоокеанские широкобореально-(суб)тропические, субтропическо-низкобореальные и субтропическо-бореальные виды приходится: во флоре б. Горобец 14%, в б. Крабовая и б. Отрадная – 4 и 3%, соответственно. Столь же незначительно представительство амфибореальных широкобореальных и бореально-нотальных видов; во флорах бухт Крабовая и Горобец они составляют 4%, в б. Отрадная – 3% всех макрофитов.

Доля широкобореально-арктических, бореально-арктическо-нотальных и бореально-арктическо-тропических видов невелика: во флоре б. Крабовая доля таких видов равна 6%, в б. Отрадная – 2%, в б. Горобец – 4%.

Охотоморское побережье, юго-западный берег

Исследование проводили в б. Дельфин. Литоральная флора образована 8 фитогеографическими комплексами (рис. 35).

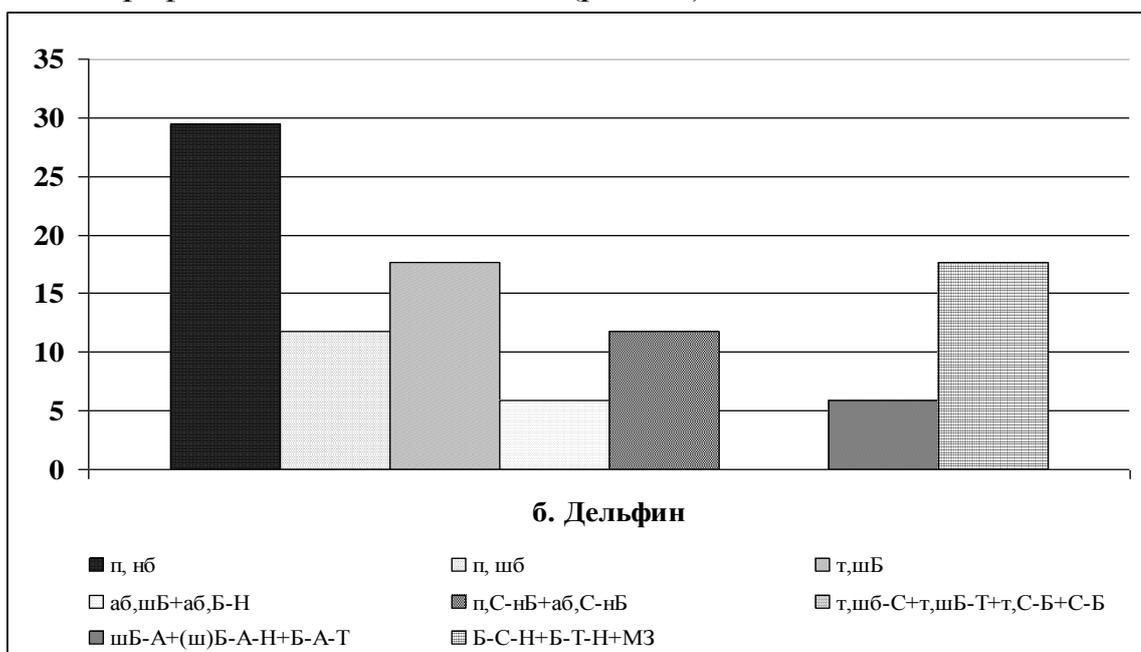


Рис. 35. Зонально-географический состав (%) литоральной флоры б. Дельфин охотоморского побережья о. Шикотан.

1. Тихоокеанские широкобореальные виды, а также широко распространенные в Мировом океане составляют по 18% видового состава.

2. Одинаковые доли – по 12% всех макрофитов – имеют приазиатские широкобореальные, а также приазиатские субтропическо-низкобореальные и амфибореальные субтропическо-низкобореальные виды.

3. Амфибореальные широкобореальные, бореально-нотальные и широкобореально-арктические, бореально-арктическо-нотальные и бореально-арктическо-тропические виды составляют по 6% всех макрофитов.

Характерной особенностью фитогеографической структуры флоры б. Дельфин является превосходство приазиатских низкобореальных видов над другими группами и отсутствие в изученной флоре комплекса тихоокеанских широкобореально-(суб)тропических видов, тихоокеанских субтропическо-бореальных и субтропическо-бореальных видов.

Тихоокеанское побережье. Юго-восточный берег.

Исследование проводили в б. Церковная. Зонально-географический анализ показал, что структура флоры сходна с таковой б. Дельфин (рис. 36).

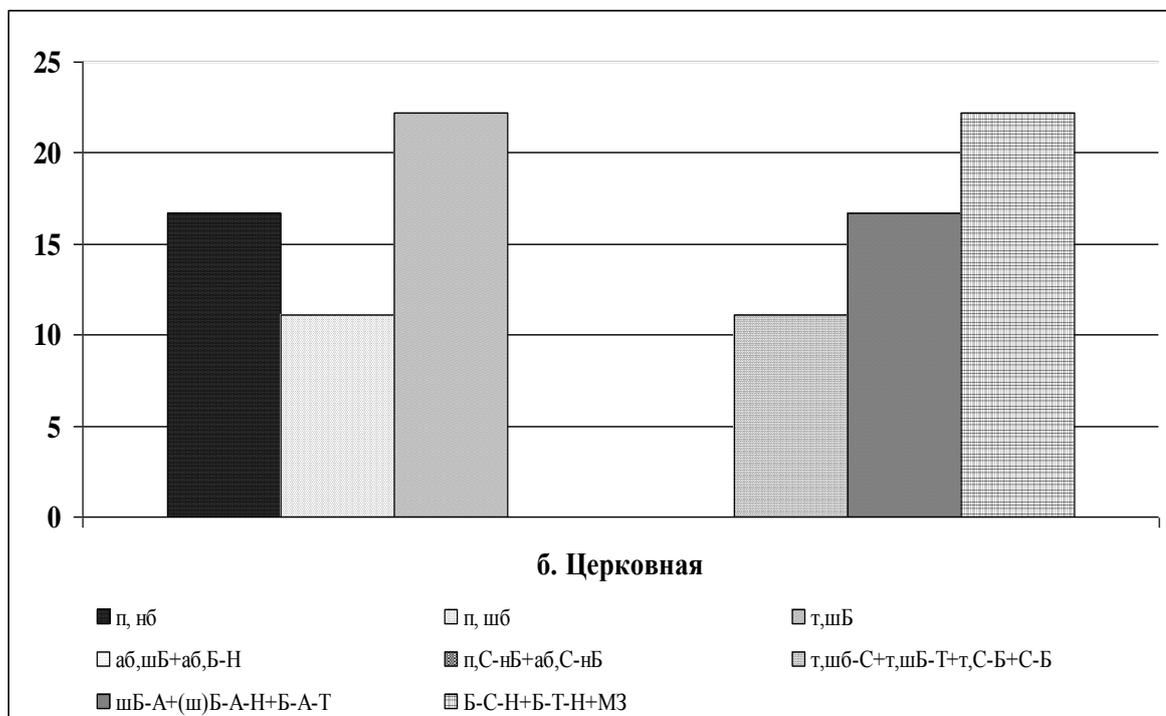


Рис. 36. Зонально-географический состав (%) литоральной флоры б. Церковная тихоокеанского побережья о. Шикотан.

1. С долей, равной 22% от общего числа видов, преобладают тихоокеанские широкобореальные и бореально-(суб)тропическо-нотальные, мультизональные виды.

2. Вторыми по численности являются виды с приазиатскими низкобореальными, а также с широкобореально-арктическими, бореально-арктическо-нотальными, бореально-арктическо-тропическими ареалами, составляющими по 17% видового состава флоры.

3. Одинаковыми долями – по 11% всех макрофитов - представлены приазиатские широкобореальные, а также тихоокеанские широкобореально-(суб)тропические, тихоокеанские субтропическо-бореальные, субтропическо-бореальные виды.

Амфибореальные широкобореальные и бореально-нотальные виды, а также приазиатские, амфибореальные субтропическо-низкобореальные виды в б. Церковная в 2013 г. обнаружены не были.

Остров Шикотан в целом.

Анализ распределения водорослей по зонально-географическим комплексам на о. Шикотан после землетрясения показал, что соотношение комплексов видов литоральной флоры имеет ряд характерных особенностей.

Во флорах большинства бухт (3 из 5) лидируют тихоокеанские широкобореальные виды. На охотоморском побережье в б. Крабовая и б. Гольцова доля этих видов наибольшая и достигает 32 и 36%, соответственно. В бухтах Отрадная, Дельфин и Церковная доля составляет 16, 18 и 22%, соответственно (рис. 37).

В литоральных флорах двух бухт из пяти преобладают приазиатские низкобореальные виды. Их представительство во флоре б. Дельфин наибольшее – 29% от общего числа видов, в б. Отрадная – 26%. В бухтах Крабовая, Горобец и Церковная приазиатские низкобореальные виды составляют 15, 14 и 17% видового состава флоры, соответственно.

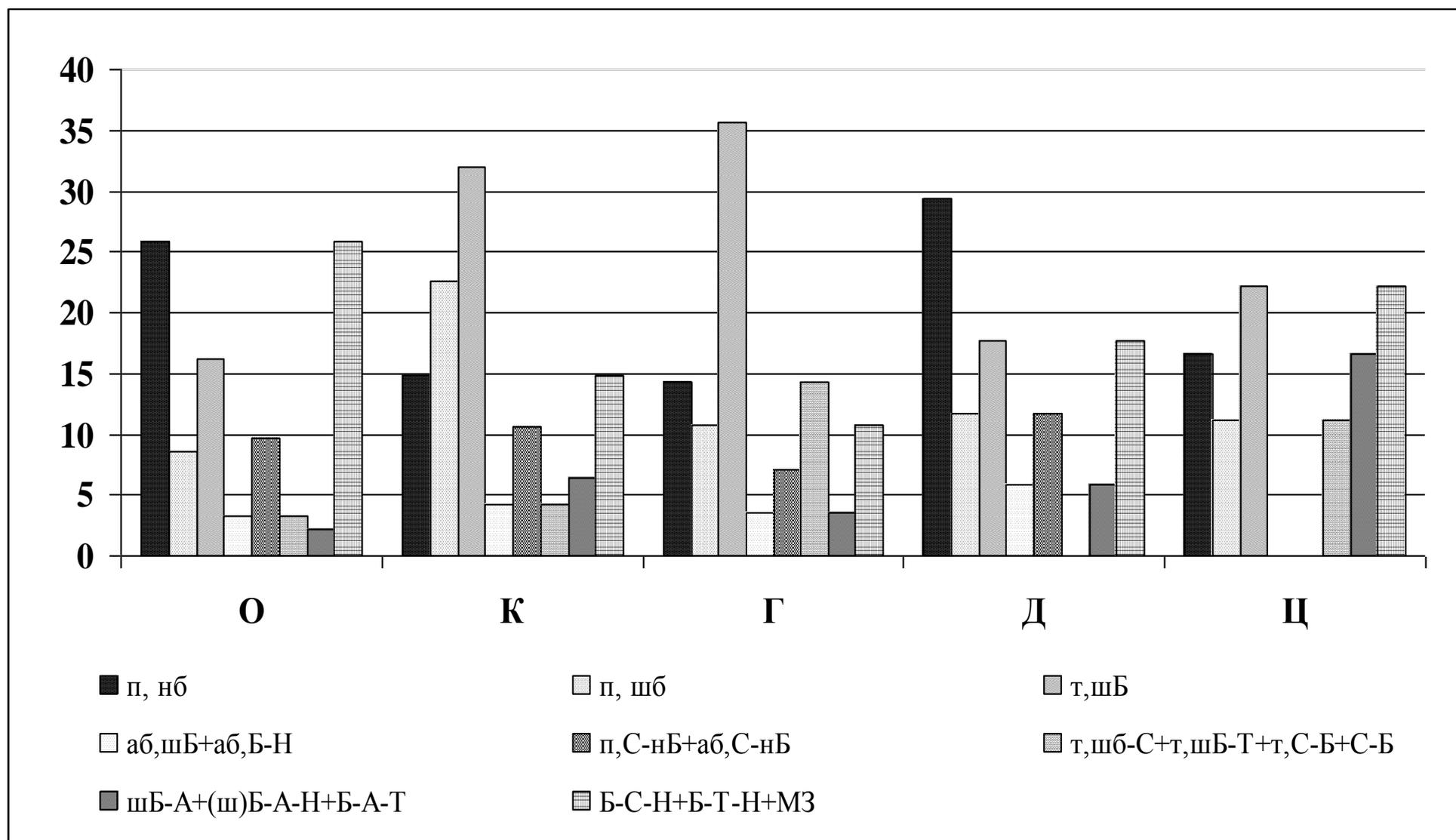


Рис. 37. Зонально-географический состав (%) литоральной флоры о. Шикотан после землетрясения. Обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, Г – б. Горобец, Д – б. Дельфин, Ц – б. Церковная.

Выявлено значительное присутствие в составе флоры широко распространенных в Мировом океане бореально-(суб)тропическо-нотальных и мультizonальных видов. Их преимущество заметнее во флоре б. Отрадная на охотоморском северо-западном берегу, где они составляют 26% видового состава. В литоральных флорах бухт Крабовая и Гольцова их вклад заметно меньше – 15 и 11%, соответственно. На тихоокеанском побережье острова доля видов этого комплекса наибольшая во флоре б. Церковная – 22%; на охотоморском юго-западном берегу в б. Дельфин его доля составляет 18%.

Существенный вклад в фитогеографическую структуру флоры вносят представители приазиатского широкобореального комплекса. Вклад в состав флоры б. Крабовая, где их доля равна 23%, наибольший. В соседних бухтах Отрадная и Горобец доли этих видов составляют 9 и 11%, соответственно. В бухтах на тихоокеанском побережье их доля в составе флоры примерно такие же: в б. Дельфин – 12%, в б. Церковная – 11% от общего числа видов.

В большинстве флор наблюдается примерное равенство между двумя комплексами: 1) амфибореальные широкобореальные и бореально-нотальные и 2) широкобореально-арктические, бореально-арктическо-нотальные и бореально-арктическо-тропические виды. Их доли укладываются в пределы 2-6%. Однако во флоре б. Церковная виды первого комплекса отсутствуют, а на долю второго приходится 17% всех видов. Такое высокое значение связано с присутствием в литоральной флоре б. Церковная бореально-арктических и широкобореальных видов бурых водорослей: *Agarum clathratum* и *Alaria marginata*.

Примерно 10% видового состава флоры о. Шикотан формируют приазиатские субтропическо-низкобореальные и амфибореальные субтропическо-низкобореальные виды. Исключением стала флора б. Церковная, в которой данные виды отмечены не были. В б. Дельфин нет видов комплекса тихоокеанских широкобореально-(суб)тропических и субтропическо-бореальных. В б. Горобец эта группа имеет долю 14%, в б. Церковная – 11%, в бухтах Отрадная и Крабовая 3 и 4%, соответственно.

Остров Юрий

Анализ зонально-географических комплексов литоральной флоры данного острова позволил выявить ряд характерных особенностей (рис. 38).

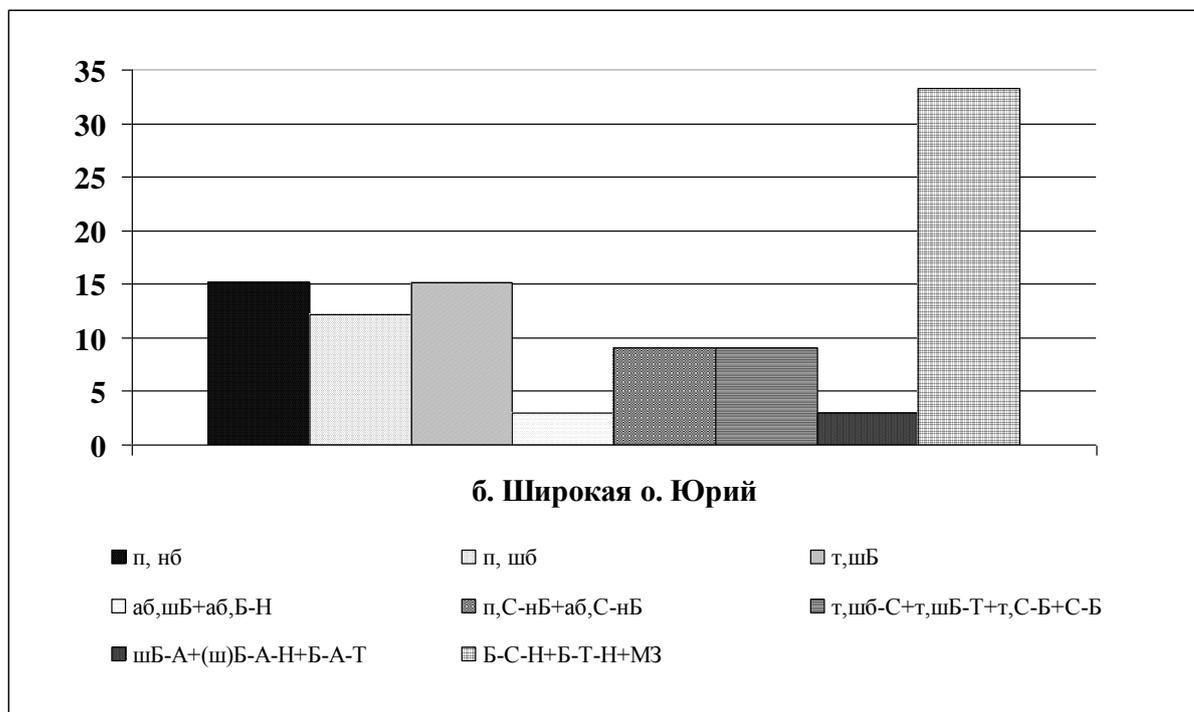


Рис. 38. Зонально-географический состав (%) флоры о. Юрий в 2013 г.

Преобладает комплекс с представителями бореально-(суб)тропическо-нотальных и мультизональных ареалов. Их доля равна 33%, что является наибольшим показателем для всего исследованного района в 2013 г.

Тихоокеанские широкобореальные, а также приазиатские низкобореальные виды были обнаружены в числе 5 видов, что составляет по 15% видового состава.

Немного ниже – 12% приходилось на группу видов с приазиатской широкобореальной областью распространения. Комплексы, состоящие из приазиатских, амфибореальных субтропическо-низкобореальных и тихоокеанских широкобореально-(суб)тропических, субтропическо-бореальных видов составили по 9% от общего числа видов.

Представители амфибореального широкобореального, бореально-нотального и широкобореально-арктического, бореально-арктическо-нотального, бореального-арктическо-тропической группы видов внесли наименьший вклад, имея доли по 3% каждая.

Остров Зеленый

Тихоокеанское расположение данного района предопределило доленое соотношение зонально-географических элементов в его литоральной флоре. Три из восьми комплексов видов имеют одинаковую долю, равную 24%. Среди них приазиатские низкобореальные и широкобореальные, а также бореально-(суб)тропическо-нотальные и мультизональные виды (рис. 39).

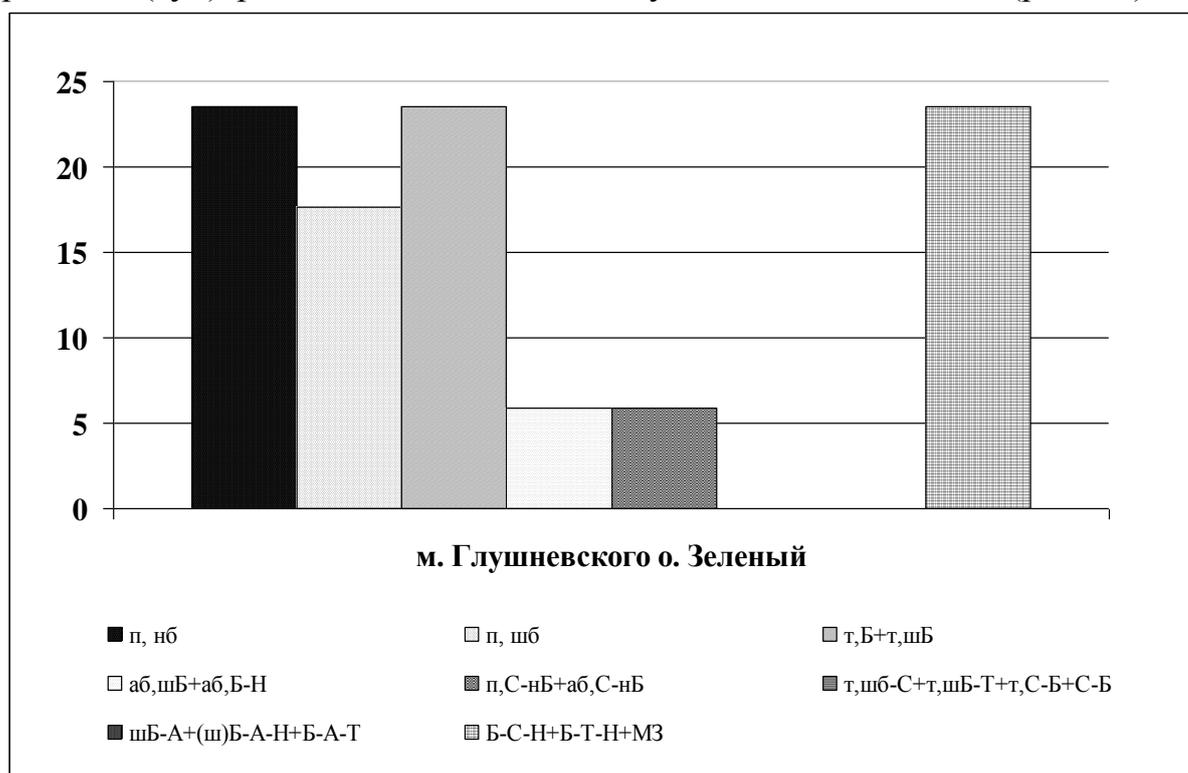


Рис. 39. Зонально-географический состав (%) флоры о. Зеленый в 2013 г.

Существенный вклад внесли виды с приазиатским широкобореальным ареалом. На литорали в районе м. Глушневского в 2013 г. было обнаружено 3 приазиатских вида, что составило 18% от общего числа видов. Комплексы приазиатских и амфибореальных субтропическо-низкобореальных, а также амфибореальных широкобореальных и бореально-нотальных видов имели равные доли – по 6%.

Представителей группы видов, состоящих из макрофитов с тихоокеанскими широкобореальной-(суб)тропическими, тихоокеанскими субтропическо-бореальными и широкобореально-арктическими, бореально-арктическо-нотальными, бореально-арктическо-тропическими ареалами в 2013 г. в данном районе Малой Курильской гряды обнаружены не были.

5.3 Эколого-ценотический состав литоральной флоры

Остров Шикотан

Распределение основных ценотических групп в литоральной флоре о. Шикотан в 2013 г. было следующим. Красные водоросли доминировали над другими в б. Крабовая, а также незначительно преобладали в 2 бухтах охотоморского побережья (рис. 40). В флоре б. Церковная они доминировали совместно с бурыми. Бурые водоросли лидировали во флоре б. Отрадная охотоморского побережья. Зеленые водоросли во всех изученных флорах были третьими по количеству видов, при этом их доля была более значимой в бухтах Церковная и Отрадная. Из 5 видов морских трав большинство было обнаружено в б. Горобец охотоморского побережья.

Расположенные на северо-западном берегу охотоморского побережья б. Крабовая и б. Отрадная резко различны по составу литоральных флор, которые содержат 47 и 31 вид, соответственно. Доля красных водорослей во флоре б. Крабовая превышает 50% от общего числа видов. Для флоры б. Отрадная она значительно ниже – 32%. Бурых водорослей в б. Отрадная на 10% больше, чем в б. Крабовая. Доля видов Chlorophyta также выше во флоре б. Отрадная (рис. 40).

На юго-западном берегу охотоморского побережья общее число видов флор бухт Горобец и Дельфин различно: 28 и 17 видов, соответственно. Доля Rhodophyta для флор б. Горобец и б. Дельфин – около 40%. Доли бурых водорослей также примерно равны, они составляют 36 и 35%. Доля зеленых водорослей во флоре б. Горобец чуть выше, чем в б. Дельфин. Итак, флоры двух опресненных бухт имеют сходную ценотическую структуру.

На литорали тихоокеанского побережья о. Шикотан наблюдается несколько другая картина. В б. Церковная Доля видов бурых водорослей, которые доминируют в данной флоре, составляет 41%. Вклад красных водорослей в состав флоры низкий – всего 35%. Вклад видов зеленых водорослей в богатство флоры б. Церковная достигает 18% (рис. 40).

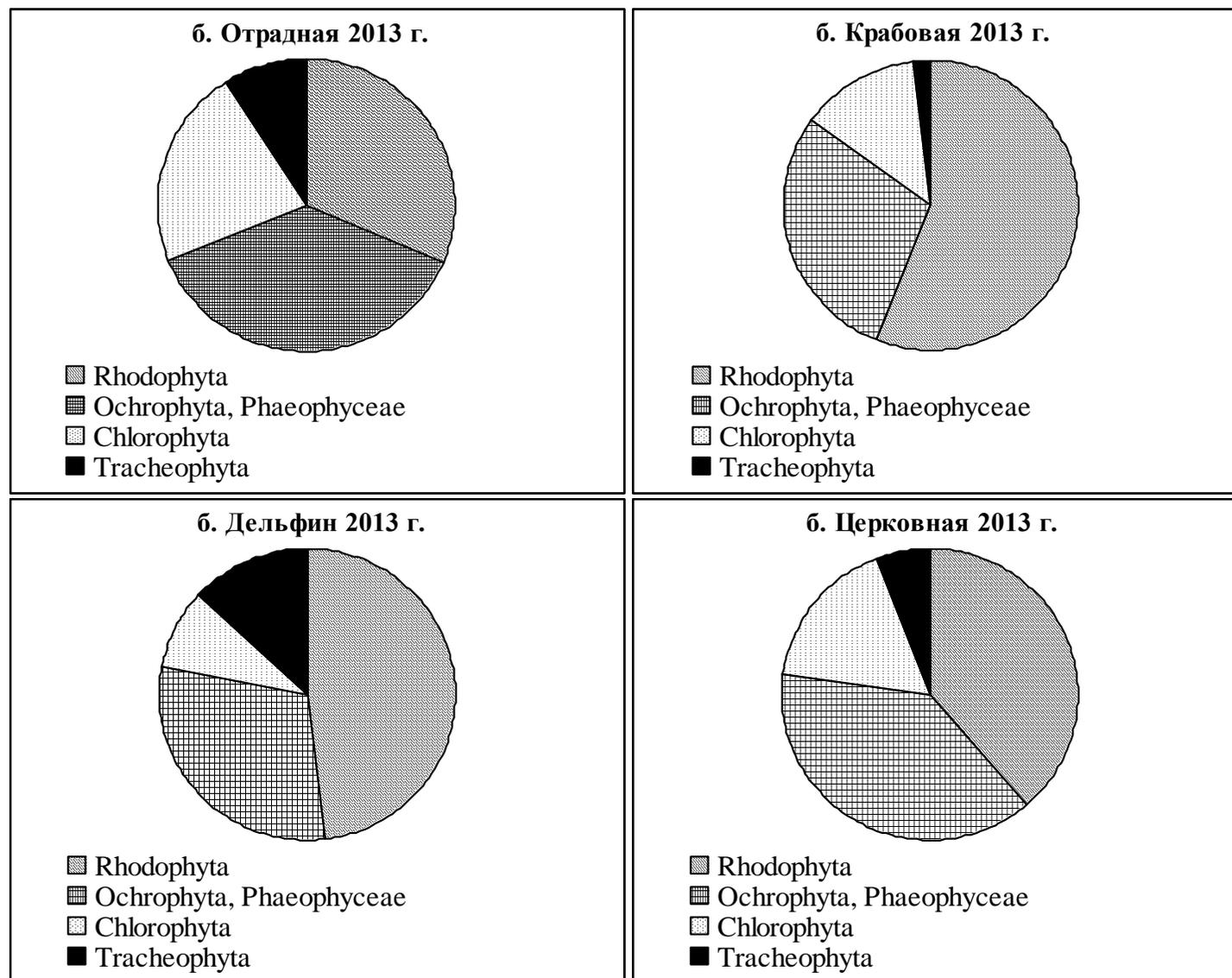


Рис. 40. Ценотический состав (%) литоральной флоры охотоморского побережья о. Шикотан в 2013 г.

Анализ видового разнообразия конкретных флор методом полной связи выявил наиболее высокий уровень разнообразия видов Rhodophyta во флоре б. Крабовая охотоморского берега, что говорит о повышении ее разнообразии и оригинальности после произошедшего землетрясения (рис. 41).

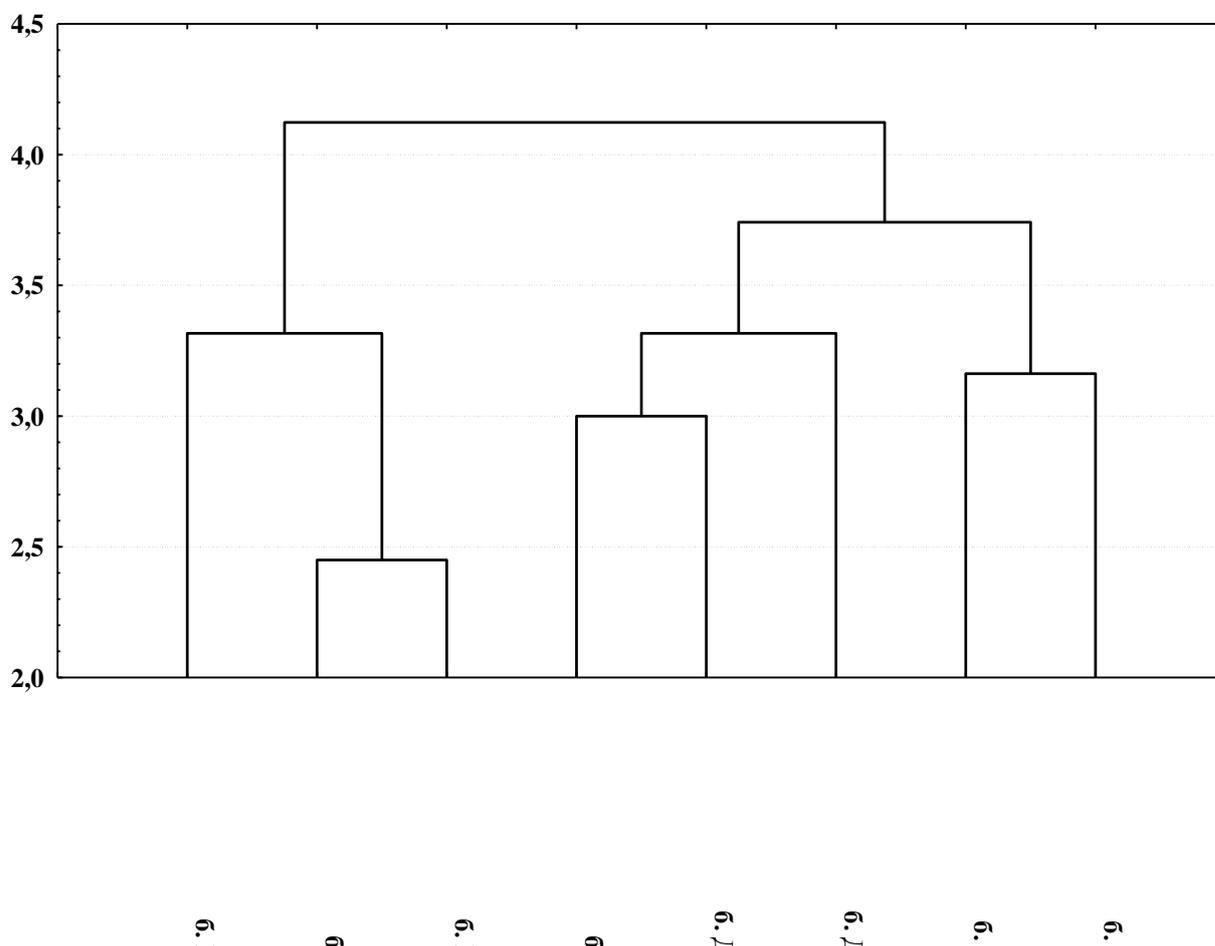


Рис. 41. Сходство видового состава Рхаеорфусеае в локальных флорах о. Шикотан. По оси ординат – евклидово расстояние.

Как видно, в локальных флорах большинства бухт преобладают Rhodophyta. Наибольшая доля Chlorophyta характерна для б. Отрадная. Морские травы имеют значимую долю в составе флор бухт Дельфин и Отрадная. Больше всего красных водорослей (24 вида) встречено во флоре б. Крабовая охотоморского берега, меньше всего – в б. Церковная тихоокеанского. Максимальное число видов Рхаеорфусеае (14) найдено в б. Крабовая, минимальное (6) отмечено в бухтах Дельфин и Церковная. Максимальное число видов Chorophyta (7) найдено в б. Отрадная и б. Крабовая, минимальное (2) – в б. Дельфин (рис. 42).

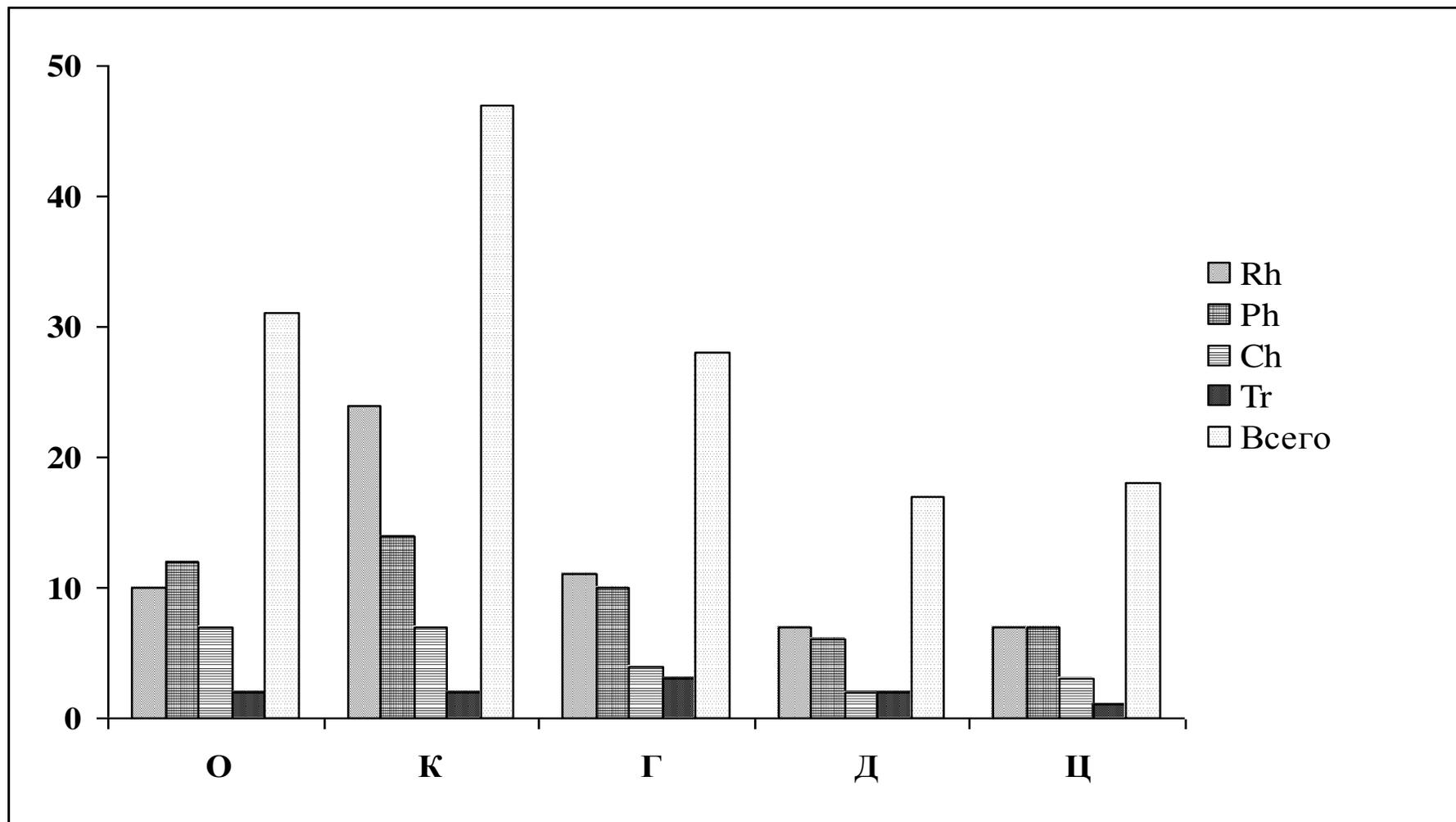


Рис. 42. Ценотический состав флоры на литорали о. Шикотан в 2013 г. Обозначения: О – б. Отрадная, К – б. Крабовая, Г – б. Горобец, Д – б. Дельфин, Ц – б. Церковная. По оси ординат – число видов. Rh – Rhodophyta (красные водоросли), Ph – Phaeophyceae (бурые водоросли), Ch – Chlorophyta (зеленые водоросли), Tr – Tracheophyta (морские травы).

Уровень разнообразия видов Phaeophyceae в локальных флорах обоих побережий острова невысок. Только литораль б. Крабовая, очистившаяся от многолетних липидных наслоений и пополнившаяся новыми субстратами, после землетрясения демонстрирует некоторую оригинальность флоры (рис. 40). По видовому богатству флор охотоморского побережья лидирует флора б. Крабовая – 47 видов. Второе место занимают флоры бухт Отрадная и Горобец – по 31 виду. Флоры бухт Дельфин и Церковная включают одинаковое количество видов – 17, но их ценотическая структура различается по вкладу основных групп, прежде всего, Rhodophyta (рис. 42).

На литорали охотоморского побережья острова Шикотан наиболее распространенными среди зеленых водорослей являются виды родов *Ulva*, *Acrosiphonia*, *Chaetomorpha*, *Blidingia*. Из бурых водорослей преобладают представители родов *Alaria*, *Fucus*, *Saccharina*, *Analipus*, *Chorda*, *Pseudochorda*, из красных *Palmaria*, *Gloiopeltis*, *Halosaccion*, *Mazzaella*, *Neoptilota*, из морских трав – *Phyllospadix*, *Zostera*. При этом состав обычных видов на разных побережьях не совпадает для зеленых и бурых водорослей, и совпадает для морских трав и красных водорослей (табл. 16).

Как видно из табл. 16, многие виды красных, бурых и зеленых водорослей распространены на охотоморском побережье и не встречаются на тихоокеанском и наоборот. Таким образом, после землетрясения среди бурых и зеленых водорослей появились новые массовые и обычные виды флоры, различные для разных участков литорали и побережий о. Шикотан. Морские травы определяют облик растительных сообществ преимущественно у охотоморского берега.

Таким образом, после произошедшей сейсмической перестройки, сопровождавшейся появлением новых биотопов и очисткой загрязненных жировыми отложениями берегов бухт охотоморского побережья, видовое богатство литоральной флоры и ее разнообразие определяется всеми ценотическими группами.

Таблица 16

Обычные литоральные виды макрофитов о. Шикотан в 2013 г.

Семейство	Вид	Охотоморский берег	Тихоокеанский берег
Отдел Rhodophyta – Красные водоросли			
Bangiaceae	<i>Boreophyllum pseudocrassum</i>	+	+
Bangiaceae	<i>Wildemanina variegata</i>	+	-
Endocladaceae	<i>Gloiopeltis furcata</i>	+	+
Gigartineae	<i>Mazzaella japonica</i>	+	-
Gigartineae	<i>Mazzaella parksii</i>	+	+
Palmariaceae	<i>Halosaccion glandiforme</i>	+	-
Palmariaceae	<i>Palmaria marginicrassa</i>	+	+
Palmariaceae	<i>Palmaria stenogona</i>	+	-
Rhodomelaceae	<i>Neorhodomela oregona</i>	+	-
Tichocarpaceae	<i>Tichocarpus crinitus</i>	+	-
Wrangeliaceae	<i>Neoptilota asplenioides</i>	+	+
Отдел Ochrophyta, класс Phaeophyceae – Бурые водоросли			
Alariaceae	<i>Alaria marginata</i>	+	+
Chordaceae	<i>Chorda asiatica</i>	+	-
Chordariaceae	<i>Coilodesme japonica</i>	+	-
Fucaceae	<i>Fucus evanescens</i>	+	+
Pseudochordaceae	<i>Pseudochorda nagaii</i>	+	-
Laminariaceae	<i>Saccharina angustata</i>	+	-
Laminariaceae	<i>Saccharina gyrata</i>	+	-
Laminariaceae	<i>Saccharina japonica</i>	+	-
Sargassaceae	<i>Stephanocystis crassipes</i>	+	-
Scytosiphonaceae	<i>Scytosiphon lomentaria</i>	+	+
Ralfsiaceae	<i>Analipus japonicus</i>	+	+
Отдел Chlorophyta – Зеленые водоросли			
Kornmanniaceae	<i>Blidingia minima</i>	+	-
Cladophoraceae	<i>Chaetomorpha linum</i>	+	-
Ulotrichaceae	<i>Acrosiphonia duiuscula</i>	+	-
Ulvaceae	<i>Ulva lactuca</i>	+	+
Ulvaceae	<i>Ulva prolifera</i>	+	-
Ulvaceae	<i>Ulvaria splendens</i>	+	-
Отдел Trachaeophyta – Трахейные растения			
Cymodoceaceae	<i>Phyllospadix iwatensis</i>	+	-
Zosteraceae	<i>Zostera asiatica</i>	+	+
Zosteraceae	<i>Zostera japonica</i>	+	-
Zosteraceae	<i>Zostera marina</i>	+	-

У охотоморского побережья большинство видов красных водорослей, так же, как и до землетрясения, являлись кустистыми формами, на втором месте находились пластинчатые – 6 видов, на третьем – корковые (рис. 43).

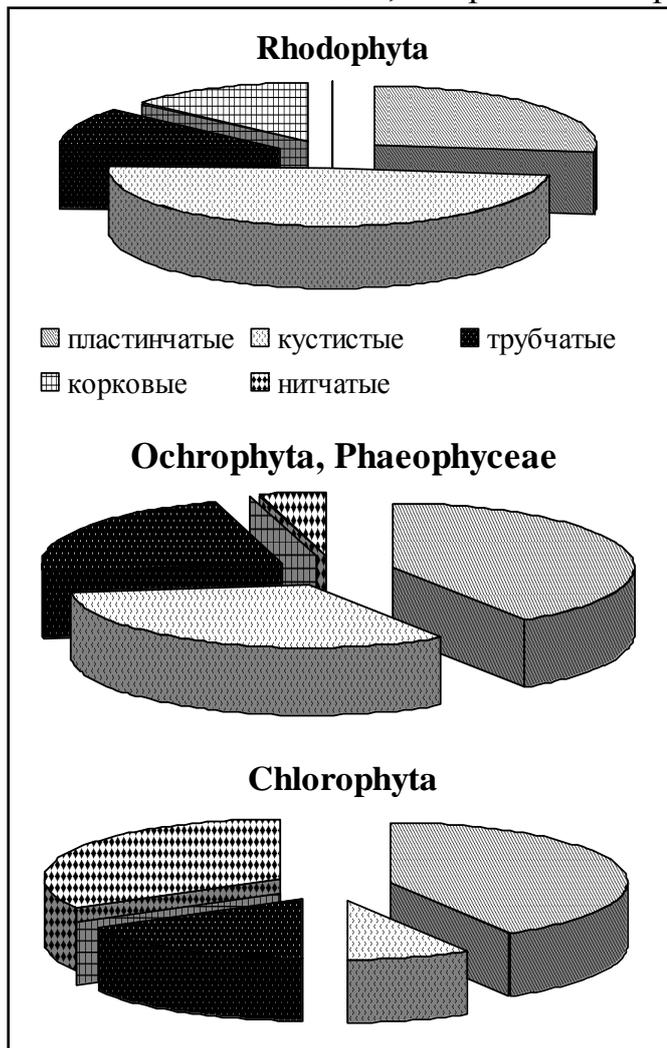


Рис. 43. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов на охотоморском побережье о. Шикотан после землетрясения.

Трубчато-мешковидные формы талломов у видов Rhodophyta включали наименьшее число видов. Нитчатые формы обнаружены не были.

Бурые водоросли у охотоморского побережья были представлены в равных долях кустистыми и пластинчатыми формами, а трубчатые были третьими по количеству видов и составляли около 26% видов Phaeophyceae. Представительство корковых и нитчатых форм незначительно (рис. 43).

Среди зеленых водорослей во флоре охотоморского побережья лидируют пластинчатые формы. На втором месте находятся трубчато-мешковидные формы, на третьем – кустистые (рис. 43).

У тихоокеанского побережья соотношение форм талломов для Rhodophyta было отличным от соседнего побережья, здесь доминировали пластинчатые формы (рис. 44).

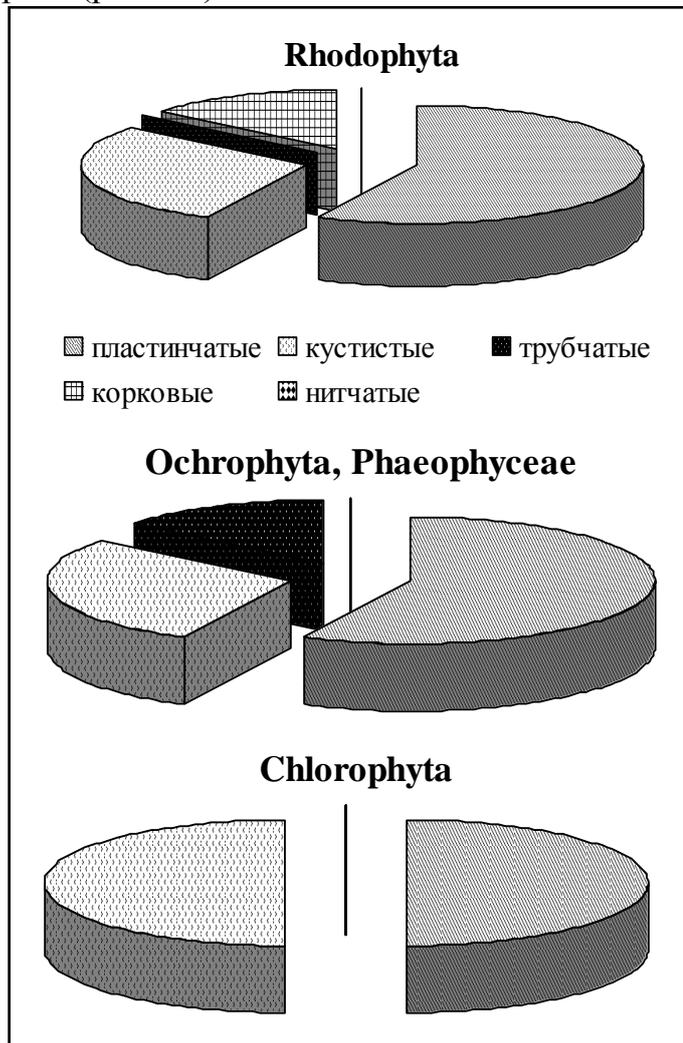


Рис. 44. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов на тихоокеанском побережье о. Шикотан после землетрясения.

Вклад кустистых форм в состав Phaeophyceae во флоре тихоокеанского побережья был несколько выше, чем таковой пластинчатых форм. Доли остальных форм талломов были близки к таковым для охотоморского побережья. Среди Chlorophyta преобладают пластинчатые формы, вторую позицию занимают кустистые, третью – трубчато-мешковидные (рис. 44).

Для флоры литоральных красных водорослей о. Шикотан в целом в 2013 г. сохранилось доминирование кустистых форм талломов (рис. 45).

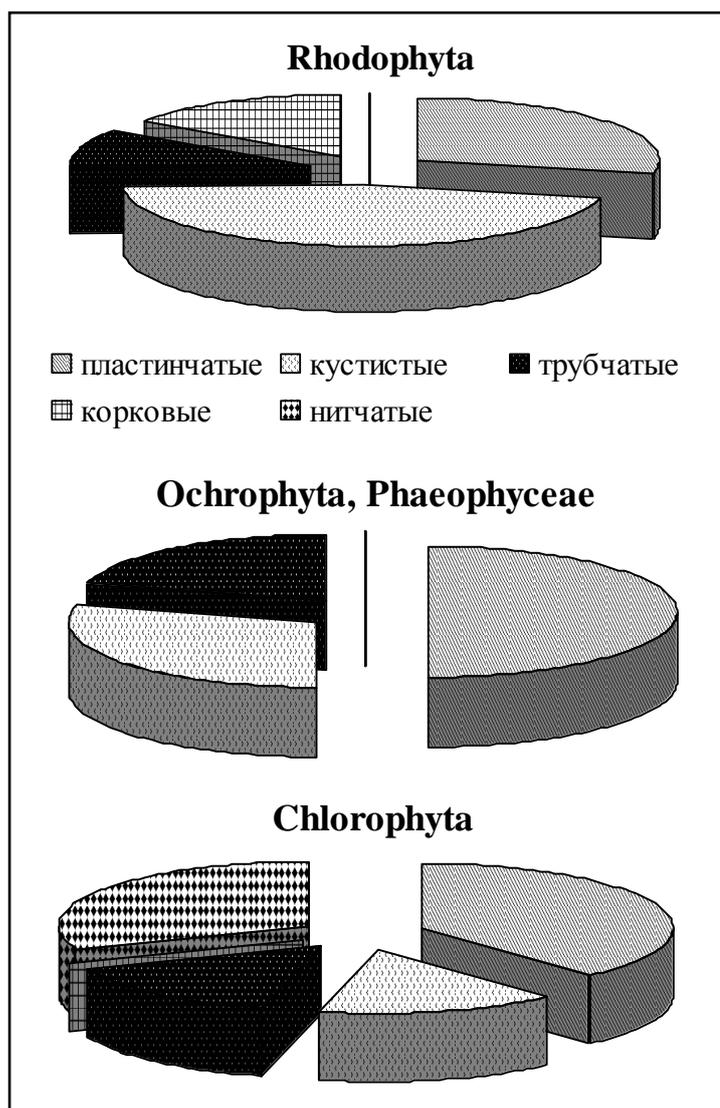


Рис. 45. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов в литоральной флоре о. Шикотан после землетрясения.

Представителей пластинчатых форм насчитывалось 11 видов, корковых и трубчато-мешковидных шесть и четыре вида соответственно. Красных водорослей с нитчатой формой таллома обнаружено не было.

Для флоры бурых водорослей о. Шикотан в целом преобладают пластинчатые формы, их доля составляет 50% всех видов. Вклад видов с кустистой и трубчато-мешковидной формой оказался примерно одинаковым, их доли составили 29% и 21% соответственно. Корковых и нитчатых Phaeophyceae на о. Шикотан после землетрясения выявлено не было (рис. 45).

Для флоры Chlorophyta о. Шикотан в целом доминируют пластинчатые формы. Второе и третье место делят между собой трубчато-мешковидные и

нитчатые формы. Кустистые формы, лидирующие в других ценотических группах, находятся в изученной флоре лишь на четвертом месте (рис. 45).

В 2013 г. исследованная литоральная флора о. Юрий и о. Зеленый была представлена различными формами талломов: корковыми, кустистыми, пластинчатыми, нитчатыми, микроэпифитными.

На о. Юрий из 33 видов макрофитов 14 имели кустистую форму таллома (рис. 46). Среди Rhodophyta к ним относились *Chondrus pinnulatus*, *Gloiopeltis furcata*, *Odonthalia corymbifera* и др., из Phaeophyceae в их число входили *Stephanocystis crassipes*, *Fucus evanescens* и др., у Chlorophyta это были *Cladophora opaca*, *Cl. speciosa*, Tracheophyta были представлены *Phyllospadix iwatensis*.

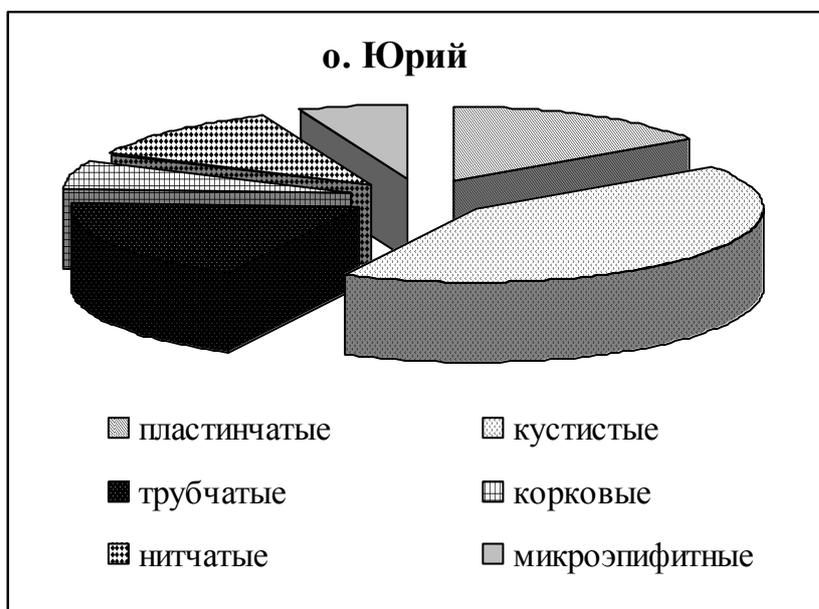


Рис. 46. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов на о. Юрий в 2013 г.

Вторую позицию занимали виды с трубчато-мешковидной формой таллома: на литорали таких водорослей было найдено шесть видов. Немного меньше (5 видов) водорослей имели пластинчатую форму таллома. Корковых водорослей было найдено два вида, что является среднестатистическим показателем для исследованного района. Стоит отметить, что на о. Юрий были обнаружены два микроэпифитных вида: *Erythrocladia irregularis*, *Erythrotrichia carnea*. Ранее представители этой группы в литоральных сборах не регистрировались.

На о. Зеленый доминирующее положение занимали пластинчатые водоросли, за счет видов Phaeophyceae (рис. 47). В их числе *Punctaria plantaginea*, *Saccharina angustata*, *S. gyrata*, *S. japonica* и другие.

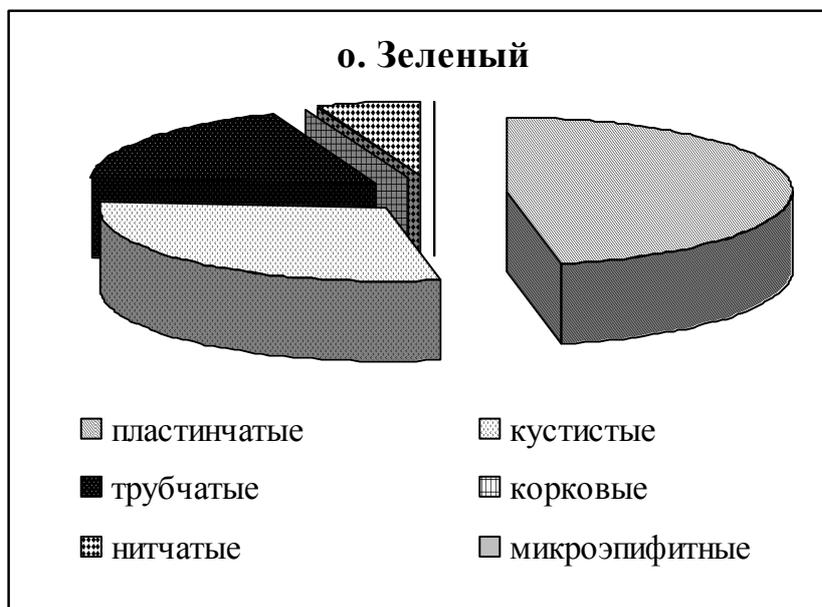


Рис. 47. Соотношение форм талломов водорослей различных отделов на о. Зеленый в 2013 г.

Существенный вклад внесли кустистые водоросли, в исследованной флоре их насчитывалось пять видов. Третью и четвертую позицию занимали трубчатые (3 вида) и нитчатые (1) водоросли. Представителей с корковой формой таллома и микроэпифитных видов обнаружено не было.

5.4. Состав сосудистых растений супралиторали островов Малой Курильской гряды

Супралитораль – участок морского побережья, который расположен выше уровня максимального прилива и во время сильных штормов покрывается водой прибоя. Организмы, обитающие в данной зоне, подвергаются воздействию двух сред: воздушной и водной, в том числе и экстремального характера. Эта часть побережья характеризуется специфическим комплексом экологических условий: повышенная засоленность субстрата, суточные, недельные, месячные и сезонные колебания температуры воздуха и воды, высокая солнечная инсоляция, сильные морские ветра. Непостоянство условий существования определяет формирование экологической группы растений, представленной в основном галофитами (Бутов, 2016а).

Обследованные участки супралиторали – это приморские пески и галечники в зоне заплеска, с одной стороны, примыкающие к литорали, с другой, ограниченные прибрежными луговыми сообществами и зарослями кустарников.

Всего на обследованных участках супралиторали обнаружено 21 вид высших наземных растений, относящихся к 19 родам и 12 семействам.

Сем. *Apiaceae* – Сельдерейные

Ligusticum scoticum L. – Лигустикум шотландский. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное морское побережье. Циркумпольный, литорально-приморский. Стержнекорневой поликарпик.

Сем. *Asteraceae* – Астровые

Artemisia montana Rampr. – Полынь горная. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное морское побережье. Восточно-азиатский, лесной. Длиннокорневищный поликарпик.

Senecio pseudoarnica Less. – Крестовник ложноарниковый. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, приморские пески и галечники. 12.08.13, о. Юрий, б.

Широкая, песчано-галечное побережье. Северотихоокеанский, литорально-приморский. Коротко-корневищно-кистекарпик.

Sonchus asper (L.) Hill. – Осот шероховатый. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное морское побережье. Евразийский, синантропный. Одно-двулетний стержнекарпик. Заносный.

Sonchus arenicola Worosch. – Осот песчаный. 14.08.13, о. Шикотан, б. Церковная, приморские пески и галечники. Восточно-азиатский, литорально-приморский. Длиннокорневищный поликарпик.

Сем. Campanulaceae – Колокольчиковые

Adenophora sp. – Колокольчик. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное морское побережье.

Сем. Caryophyllaceae – Гвоздичные

Honckenia oblongifolia Torr. et Gray. – Гонкения продолговатолистная. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное побережье. 14.08.13, о. Шикотан, б. Церковная, приморские пески и галечники. 12.08.13, о. Юрий, б. Широкая, приморские пески и галечники. Северотихоокеанский, литорально-приморский. Длиннокорневищный поликарпик.

Сем. Chenopodiaceae – Маревые

Atriplex subcordata Kitag. – Лебеда почти-сердцевидная. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, приморские пески и галечники. 13.08.13, о-в Зелёный, приморские пески и галечники. 12.08.13, о. Юрий, б. Широкая, песчано-галечное побережье. Восточно-азиатский, литорально-приморский. Одно-двулетний стержнекарпик.

Chenopodium album L. – Марь белая. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное морское побережье. 13.08.13, о. Зелёный, приморские пески и галечники. Циркумполярный, синантропный. Одно-двулетний стержнекарпик. Заносный.

Salicornia europea L. – 10.07.1987, о. Шикотан, б. Дельфин, песчано-галечное морское побережье. Циркумполярный, литорально-приморский. Одно-двулетний стержнекарпик.

Сем. Cyperaceae – Осоковые

Carex sp. – Осока. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, приморские пески и галечники. 14.08.13, о. Шикотан, б. Церковная, приморские пески и галечники.

Сем. Juncaceae – Ситниковые

Juncus filiformis L. – Ситник нитевидный. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное побережье. Циркумпольный, лугово-болотный. Коротко-корневищно-кистекарпик.

Сем. Lythraceae – Дербенниковые

Lythrum salicaria L. – Дербенник иволистный. 14.08.13, о. Шикотан, б. Церковная, приморские пески и галечники. Циркумпольный, лугово-болотный. Стержнекарпик.

Сем. Plantaginaceae – Подорожниковые

Plantago asiatica L. – Подорожник азиатский. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное морское побережье. Восточно-азиатский, лугово-болотный. Коротко-корневищно-кистекарпик

Сем. Poaceae – Мятликовые

Leymus mollis (Trin.) Nara. – Колосняк мягкий. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, приморские пески и галечники. Северотихоокеанский, литорально-приморский. Длиннокорневищный поликарпик.

Puccinella kurilensis (Tak.) Honda - Бескильница курильская. 10.07.1987, о. Шикотан, б. Дельфин, приморские пески и галечники. Северотихоокеанский, литорально-приморский. Коротко-корневищно-кистекарпик.

Сем. Polygonaceae – Гречишные

Persicaria longiseta (De Bruyn) Kitag. – Горец длиннощетинковый. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное морское побережье. Восточно-азиатский, лугово-болотный. Одно-двулетний стержнекарпик.

Persicaria hydropiper (L.) Spach. – Горец перечный. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, песчано-галечное побережье. Евразиатский, лугово-болотный. Одно-двулетний стержнекорневой монокарпик.

Rumex ochotskius Rech. fil. – Щавель охотский. 14.08.13, о. Шикотан, б. Церковная, приморские пески и галечники. Восточно-азиатский, литорально-приморский. Одно-двулетний стержнекорневой монокарпик.

Rumex sp. – Щавель. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, пески и галечники морского побережья.

Сем. Rosaceae – Розоцветные

Potentilla anserina L. – Лапчатка гусиная. 19.08.13, о. Шикотан, б. Крабовая, пески и галечники морского побережья. Евразиатский, синантропный. Коротко-корневищно-кистекарневой поликарпик.

Таксономический состав локальных флор в исследованных бухтах на уровне семейств, родов и видов оказался неравномерным (таб. 17).

Таблица 17

Таксономическое разнообразие сосудистых растений супралиторали

Таксоны	Всего	о. Шикотан						о. Юрий		Б. о. Зеленый (ЗМК)	
		б. Крабовая		б. Церковная (ЗМК)		б. Дельфин (ЗМК)		б. Широкая (ЗМК)			
		А	%Б	А	%	А	%	А	%	А	%
Семейство	12	11	92	5	42	2	17	3	25	1	8
Род	17	15	88	5	29	2	12	3	18	2	12
Вид	19	16	84	5	26	2	11	3	16	2	11

Примечание. А – абсолютный показатель; Б – относительный показатель.

Больше всего видов растений встречено в супралиторальной зоне о. Шикотан. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуется флора б. Крабовая, в ней отмечено более 80% семейств, родов и видов. В бухтах Церковная и Дельфин, по сравнению с б. Крабовая, число таксонов было в 2–3 раза меньше (табл. 17).

Флора супралиторали островов Юрий и Зеленый имела низкий уровень разнообразия. Среди всех обследованных участков побережья наименьшим разнообразием таксонов характеризуется супралитораль б. о. Зеленый – по 1 виду из родов *Atriplex* и *Chenopodium*, сем. *Chenopodiaceae*, что составило в целом 11%, 12% и 8% соответственно от общего числа выявленных таксонов.

Анализ видового состава показал, что сем. *Asteraceae* и *Polygonaceae* представлены 4 видами, сем. *Chenopodiaceae* – 3 видами, остальные семейства – 1-2 видами (рис. 48). Роды *Persicaria* и *Rumex* (*Polygonaceae*), *Sonchus* (*Asteraceae*) насчитывают по 2 вида, остальные по 1 виду. Почти повсеместно встречаются *Atriplex subcordata* (*Chenopodiaceae*) и *Honckenya oblongifolia* (*Caryophyllaceae*). В б. Крабовая о-ва Шикотан обнаружен *Juncus filiformis* (*Juncaceae*), этот вид ранее не указывался для супралиторальной флоры Курильских островов (Баркалов, 2003; Баркалов, 2009).

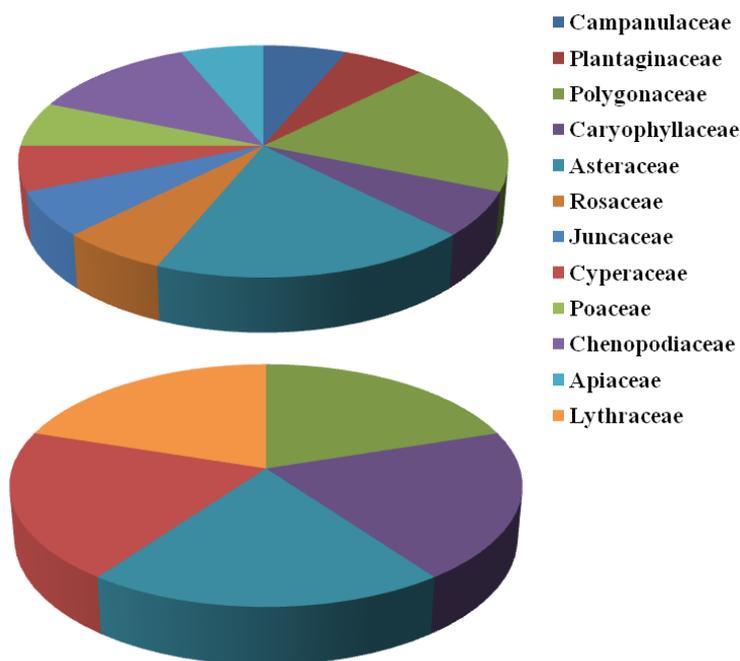


Рис. 48. Разнообразие локальных флор б. Церковная (вверху) и б. Крабовая о. Шикотан на уровне семейств.

Среди собранных растений из-за недостаточного комплекса признаков не удалось определить видовую принадлежность представителей трех родов: *Adenophora*, *Carex* и *Rumex*. Проведенный фитогеографический анализ флоры супралиторали позволил выделить четыре группы по типу ареала. Доля восточно-азиатских видов самая значительная и составляет 33%. К ним

относятся *Sonchus arenicola*, *Plantago asiatica* и другие, ареал которых охватывает Восточную Сибирь, Дальний Восток, Корею, Японию (Рис. 49).

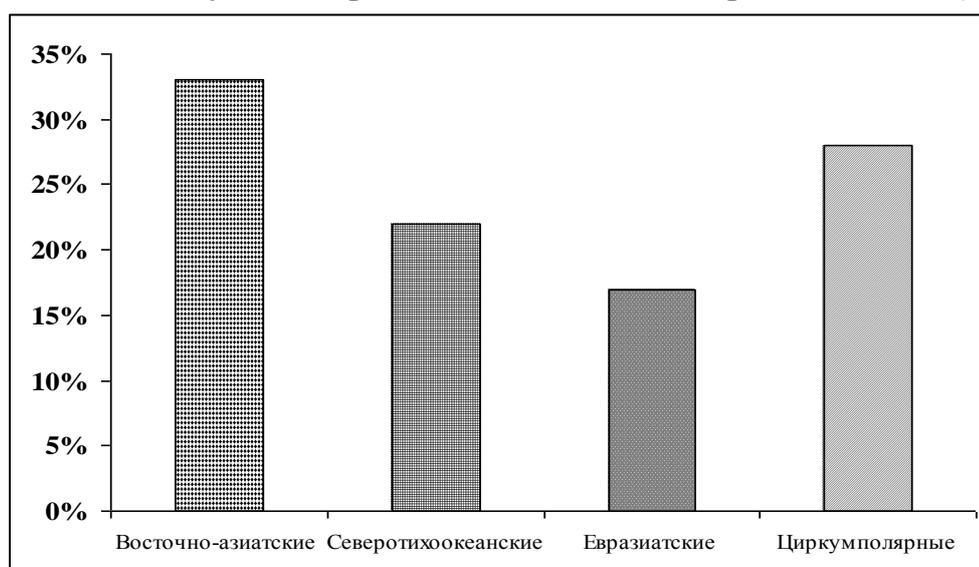


Рис. 49. Ареалы видов наземных растений супралиторали островов МКГ.

На долю циркумполярных видов приходится 28%. Представители этой группы – *Ligusticum scoticum*, *Chenopodium album* и др. Северо-тихоокеанская и евразийская группы видов в супралиторальной флоре составляют 22 и 17%, соответственно. Представители первой группы распространены в Европе, на Дальнем Востоке, в Северной Америке – *Honckenya oblongifoli*, *Leymus mollis* и другие. Вторые – встречаются в умеренной зоне по всему земному шару – *Sonchus asper*, *Potentilla anserina* и др.

Анализ оригинальных данных и литературных источников позволил установить, что среди определенных до вида растений, семь относятся к литорально-приморскому ценоэлементу, их доля составила 47%. Это обычные вдоль морских побережий *Senecio pseudoarnica*, *Leymus mollis*, *Puccinella kurilensis* и др. Доля лесных и лугово-болотных видов составила 6 и 29%, соответственно. Присутствие на супралиторали лугово-болотных видов, по-видимому, связано с процессами заболачивания, вызванными грунтовыми стоками, поступающими из выше расположенных сырых разнотравных сообществ. К этой группе относятся *Lythrum salicaria*, *Persicaria hydropiper* и другие. Стоит отметить, что 18% всех видов сосудистых растений являются представителями синантропного эколого-

ценотического комплекса. Эти виды предпочитают расти вблизи населенных пунктов или хозяйственных объектов, они были собраны в б. Крабовая, где находятся поселок и рыбокомбинат. К ним относятся *Potentilla anserina*, *Chenopodium album* и др.

Экологические условия супралиторали определяют набор растений, приспособленных к жизни на морском побережье, и обуславливают их жизненную форму.

Жизненная форма растения – это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды (Баркалов, 2009). Как правило, биоморфологическое описание вида основывается на следующих группах признаков: 1) продолжительность жизни; 2) ритм годичного развития; 3) количество плодоношений в течение года; 4) тип нарастания особи; 5) структура наземного побега и его положение в пространстве; 6) тип корневой системы с наличием специализированных корней и др. (Сосудистые растения..., 1985-1996).

Анализ жизненных форм позволяет понять структуру биоценоза, определить динамику его изменений, а также позволяет дать экологическую характеристику флоры исследуемого района. К примеру, продолжительность жизни отражает стратегию поведения вида в сообществе. Одно-двулетние виды чаще захватывают нарушенные местообитания и редко проникают в климаксные сообщества, первыми занимают территорию после катастрофических событий и в ходе последующих сукцессионных процессов происходит постепенное замещение 1-2-летников многолетними видами. Что касается исследуемой флоры, то здесь наблюдается практически равенство, 10 обнаруженных видов относятся к 1-2-летникам, 11 к многолетникам, что подтверждает тезис о непостоянстве климатических процессов, протекающих в супралиторальной зоне, к тому же в сейсмически активном районе.

Ритм годичного развития отражает приспособленность растений к поглощению солнечной радиации в разные периоды года. Эволюционно наиболее древний тип ритмики – вечнозеленый, возникающий в

благоприятных условиях теплого и влажного бессезонного климата (Безделев, Безделева, 2006). Супралиторальная флора МКГ представлена исключительно летнезелеными видами, что также характерно для семенных растений Дальнего Востока.

Число плодоношений, как правило, идентично группам одно-двулетних и многолетних растений. К первым относятся монокарпики, ко второй – поликарпики. В анализируемой флоре все найденные одно-двулетники, такие как *Persicaria hydropiper* и *Salicornia europea*, имеют одно плодоношение в течение жизни, а многолетники, такие как *Plantago asiatica* и *Artemisia montana*, плодonoсят много раз.

Анализ структуры надземного побега показал, что соотношение видов, отличающихся по этому признаку, такое: 70% видов имеют удлиненный побег, т.е. стебель облиствен, прикорневая розетка также без листьев; у 18% видов имеется прикорневая розетка листьев, цветонос не облиствен, т.е побег – розеточный; 12% видов обнаружены с полурозеточным побегом – стебель облиствен, имеется прикорневая розетка листьев.

Положение побега в пространстве почти у всех видов прямостоячее (ортотропное), лишь у *Honkenya oblongifolia* он стелющийся (плагиотропный не укореняющийся); у *Potentilla anserina* отмечен ползучий, укореняющийся в узлах (плагиотропный укореняющийся) побег; приподнимающийся (анизотропный) побег имеет *Atriplex subcordata* и полегающий (ортотропный, затем плагиотропный) побег был выявлен у *Lythrum salicaria*.

Стоит отметить, что 26% видов, обнаруженных в супралитории МКГ, имеют одинаковую жизненную форму. В б. Крабовая о. Шикотан были встречены: *Persicaria longiseta*, *P. hydropiper*, *Sonchus asper*, *Chenopodium album* (найден также на о. Зеленый), в б. Церковная - *Rumex ochotskius*. Это одно-двулетние летнезеленые травянистые стержнекорневые моноподиально нарастающие монокарпики с удлиненным прямостоячим побегом.

Изученные нами виды – это травянистые поликарпики (62%) и одно-двулетние монокарпики (38%). Первая группа представлена тремя

жизненными формами: длиннокорневищной (*Artemisia montana*, *Leymus mollis* и др.) – 25%, коротко корневищно-кистекарневой (*Plantago asiatica*, *Potentilla anserina* и др.) – 25%, стержнекарневой (*Lythrum salicaria*, *Ligusticum scoticum*) – 12%. Вторая – только стержнекарневой жизненной формой (*Atriplex subcordata*, *Rumex ochotskius* и др.) – 38%.

Таким образом, на супралиторали о-вов Юрий, Зеленый и Шикотан выявлено 21 вид высших сосудистых травянистых растений, относящихся к 19 родам и 12 семействам. Вид *Juncus filiformis* впервые указывается для флоры островов Малой Курильской гряды.

По типу ареала выделено 4 группы видов: восточно-азиатская (33%), циркумполярная (28%), северо-тихоокеанская (22%), евразийская (17%). Изученные виды относятся к литорально-приморскому (47%), лугово-болотному (29%), синантропному (18%), лесному (6%) эколого-ценотическим комплексам. Супралиторальная флора островов МКГ представлена длиннокорневищными (25%), коротко-корневищно-кистекарневыми (25%), стержнекарневыми (12%) поликарпиками и стержнекарневыми (38%) одно-двулетними монокарпиками (рис. 50).

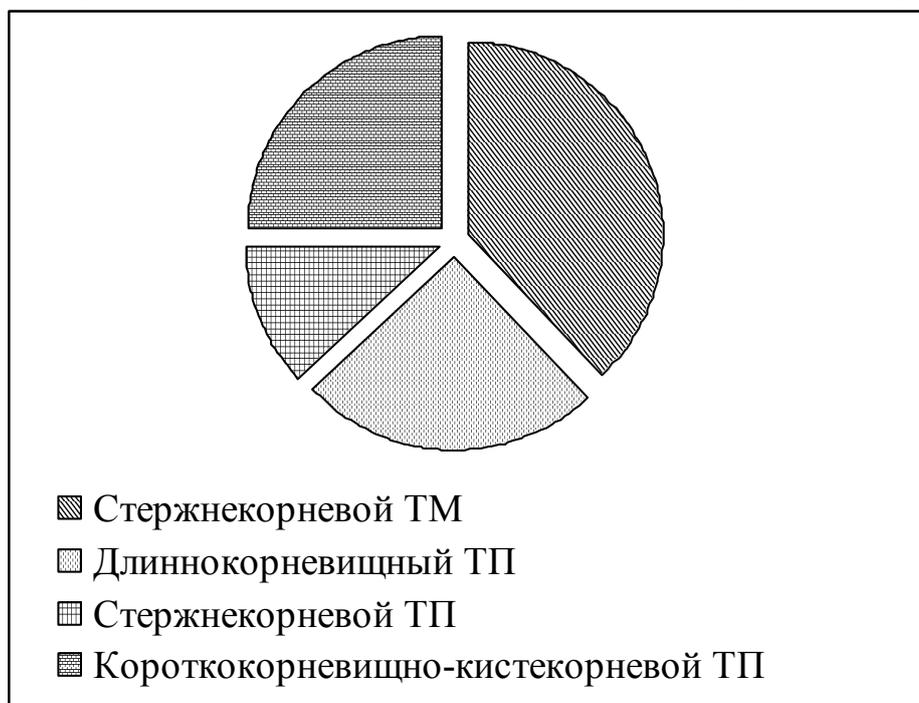


Рис. 50. Жизненные формы растений супралиторали МКГ.

ГЛАВА 6. УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ И ДИНАМИКА ФЛОРЫ ОСТРОВОВ МАЛОЙ КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ

Под систематической структурой флоры понимается полная территориальная совокупность надвидовых таксонов того или иного ранга (Юрцев, Камелин, 1991). Это один из важных показателей, позволяющий выявить некоторые особенности флоры. А.И. Толмачев (1970, 1974) отметил закономерности изменения систематической структуры флор в географическом аспекте. В пределах естественной флористической области независимо от площади, занимаемой флорой, эта структура более или менее постоянна, тогда как при переходе в соседнюю область постоянство заметно нарушается. Примером могут служить Курильские острова, где проходит флористическая граница между Циркумбореальной и Восточноазиатской областями (Тахтаджян, 1978; Barkalov, 2000; Баркалов, 2002).

В количественной оценке таксонов наивысшего ранга во флоре Курильских островов наблюдаются те же закономерности, что и на уровне флористического богатства, то есть с севера на юг и от центра к периферии число видов в них заметно возрастает. Существенные различия наблюдаются также относительно роли таксонов наивысшего ранга в сложении флор групп островов Курильского архипелага - северной, средней и южной. Спектр семейств отражает общие особенности флоры в связи с ее зонально-географическим положением и отдельными этапами флорогенеза (Толмачёв, 1986; Малышев, 1987).

Конкретная (локальная) флора любой территории или акватории образована более или менее однородными комплексами видов, сходными по генетическим или эколого-географическим особенностям. Это позволяет проводить эколого-ценотический анализ и при исследованиях рассматривать флористические комплексы, а не только отдельные виды растений.

6.1 Особенности формирования флоры Малой Курильской гряды

Причина богатства видового состава курильской флоры заключается в сложной геологической истории района. На южные острова Курильской гряды растительность перебралась с Японии, Маньчжурии и Китая, а на северные с Камчатки и Северной Америки. Четвертичное оледенение не затронуло южные и средние Курилы, поэтому здесь сохранились древние виды древесных растений и типы растительных сообществ. Малое число эндемичных видов свидетельствует о сходстве климатических условий Курильской гряды и соседних с ней территорий. Появлению эндемичных форм растений препятствует бурная вулканическая деятельность, а также геологическая молодость района.

В раннем мезозое на современной площади Японского моря существовала суша. Японские острова находились ближе к Азии. В конце мела земная кора здесь раздробилась на небольшие блоки. Из-за поступления по разломам базальтового и мантийного материала горизонтальные раздвиги в земной коре увеличились. Одновременно происходило оседание блоков коры азиатского материка. Формирование япономорской впадины продолжалось с мела по неоген; в конце неогена этот бассейн приобрел очертания, близкие к современным (Геологическое развитие..., 1968).

По результатам палеогеографических исследований, окружающие глубоководную впадину районы имеют различный возраст (Берсенев, 1973). Южная часть моря на протяжении всего палеогена была сушей, северная имеет более древний возраст (Хидака, 1974). Япономорский бассейн длительный период своего существования был слабо связан с окружающими его акваториями и был изолированным, соединяющимся с акваторией Тихого океана несколькими узкими проливами (Геологическое развитие..., 1968).

Последнее резкое изменение очертаний береговой линии и размеров акватории Японского моря произошло в результате регрессии, начавшейся около 30 тыс. лет назад. В это время уровень моря понизился, по разным данным, на 90-100 или на 110-140 м (Короткий и др., 1980; Геологическое

развитие..., 1968). В результате пролив Невельского закрылся, северная часть Татарского пролива обнажилась, о. Сахалин широким мостом соединился на севере с материком, на юге – с о. Хоккайдо. Сангарский пролив, по одним данным, закрылся, по другим – был открыт (Хидака, 1974).

В плейстоцене и голоцене в результате колебаний климата в сторону потепления или похолодания состав флоры в северном полушарии претерпевал значительные изменения, в том числе и на Курильских островах. С другой стороны, смягчающее воздействие на климат в этом районе оказывали Тихий океан и вулканическая деятельность, что способствовало сохранению в южной части гряды теплолюбивых элементов.

На окраине Азиатского континента, где расположен Курильский архипелаг, вследствие мобильности тектонических процессов и колебания уровня Мирового океана происходило перераспределение суши и моря. Острова периодически соединялись с Камчаткой на севере и Хоккайдо на юге, а также между собой в крупные островные блоки, что способствовало обмену флористического состава. Островная изоляция и погружение отдельных участков суши под воду приводили к обеднению флоры наземных растений. Все это нашло отражение в современной флоре Курил.

Значительные изменения климата, наблюдавшиеся в кайнозое, были направлены в сторону похолодания. Среднегодовые температуры в Приморье были на 2-8⁰С ниже современных. Похолодание вызвало смещение широтных границ растительности на 8-10⁰С с.ш. к югу (Короткий и др., 1980). Вечнозеленые лиственные и субтропические леса на Северном Хонсю сменились хвойными и листопадными лесами субтропического типа. На Северном Хоккайдо появились тундровые ассоциации (Геологическое развитие..., 1968).

Эти изменения климатической и, соответственно гидрологической обстановки в районе МКГ определяли особенности формирования морской флоры данного района. В нее постепенно включались виды с различными терморпатическими характеристиками, разные по своему происхождению.

Происхождение бореально-арктических видов водорослей тесно связано с плиоцен-плейстоценовой историей полярного бассейна и похолоданием климата, приведшим к появлению в высоких широтах типично арктических условий. Комплекс низкобореальных видов не является одновозрастным. В нем имеются сходные виды из родов *Polysiphonia*, *Rhodomela*, *Neorhodomela*, *Odonthalia*. Их можно считать прогрессивными приазиатскими эндемиками (Клочкова, 1996).

В современную эпоху район Малой Курильской гряды находится под сильным влиянием флоры Японских островов. Это влияние, по-видимому, наблюдалось на протяжении всей третичной и четвертичной истории. Шельф тихоокеанского побережья Японии и, следовательно, населяющая его донная флора являются более древними в приазиатском низкобореальном районе.

В настоящее время у побережья Японских островов наблюдается сочетание благоприятных условий существования с дифференцированностью на ограниченном пространстве. Это является предпосылкой усиленного видо- и формообразования.

Прибрежные воды Японии характеризуются высоким разнообразием биономических типов, повышенной аэрацией, высоким содержанием микро- и биогенных элементов, поступающих с вулканическими пеплами. Различия условий среды обусловлены изменением гидротермического режима, связанным с изменением мощности течения Куроисио. Рассеченность рельефа, мощный подводный вулканизм и система течений сложились здесь еще в палеогене и обеспечивали условия развития и поддержания видового и таксономического разнообразия флоры Японии на протяжении длительной геологической истории (Кафанов, 1982).

6.2 Особенности супралиторальной флоры МКГ

Флора сосудистых растений Курильских островов имеет бореальный характер. Ведущая роль в ней принадлежит преимущественно бореальным семействам: Сурегасеае, Роасеае, Ranunculaceae, Caryophyllaceae и др. При этом бореальные черты флоры наиболее выражены на северных Курильских островах. В спектре флоры южных Курильских островов в число ведущих семейств входят Orchidaceae, Polygonaceae и Lamiaceae.

Наличие этих семейств подчеркивает восточноазиатскую природу флоры, свойственную приокеаническим территориям. Это ведущая позиция семейства Сурегасеае и обилие представителей семейства Orchidaceae. Кроме того, на южных Курильских островах насчитывается 35 семейств, содержащих по одному виду, что указывает на «южный» облик флоры этой островной территории. На северных и средних Курилах подобных семейств мало, соответственно 6 и 3. Повышенная роль Сурегасеае, Роасеае, Ericaceae и Juncaceae в сложении флоры Курильских островов в значительной мере обусловлена присущими островам особенностями морского климата и горным рельефом.

По данным разносезонных ботанических исследований Курильских островов для супралиторали островов Малой Курильской известно около 30 видов высших сосудистых растений. Они относятся к 25 родам и к 15 семействам. Большинство родов (19) и семейств (8) представлено 1 видом. Самый крупный род Carex включает 3 вида. По 2 вида содержат следующие 4 рода: Puccinella, Sonchus, Rumex и Persicaria. Семейства Apiaceae и Rosaceae включают по 2 вида, Chenopodiaceae и Сурегасеае – по 3, Polygonaceae и Роасеае – по 4, Asteraceae – 6 видов (Баркалов, 2009).

Среди супралиторальных растений 11 видов – *Honckenya oblongifolia*, *Chenopodium album*, *Ligusticum scoticum*, *Senecio pseudoarnica*, *Leymus mollis*, *Artemisia montana*, *Plantago asiatica*, *Mertensia maritima*, *Glehnia littoralis*, *Carex gmelinii*, *Poa annua* – широко распространены на Курильских островах.

Обследованные в 2013 г. участки супралиторали были расположены на территории Заказника «Малые Курилы» (ЗМК): бух. Широкая – о. Юрий; безымянная бухта – о. Зеленый; бух. Церковная – о. Шикотан; а также за пределами ЗМК в бух. Крабовая на северо-западном побережье о. Шикотан. Изученные районы представляют собой приморские пески и галечники в зоне заплеска. С одной стороны, они примыкают к литорали, а с другой ограничены прибрежными луговыми сообществами и зарослями кустарников. На супралиторали трех островов Малой Курильской гряды в 2013 г. отмечено большинство массовых видов супралиторальной флоры Курил: *H. oblongifolia*, *A. montana*, *Ch. album*, *L. scoticum*, *Pl. asiatica*, *L. mollis*, *S. pseudoarnica*. В 1987 г. на супралиторали о. Шикотан в б. Дельфин также были обнаружены виды *Puccinella kurilensis* и *Salicornia europea*, характерные для Южно-Курильского района. Всего на обследованных участках супралиторали в 1987 и 2013 г. обнаружен 21 вид сосудистых растений из 19 родов и 14 семейств.

Больше всего видов растений встречено на супралиторали о. Шикотан. Самыми крупными в супралиторальной флоре МКГ являются семейства Asteraceae и Polygonaceae, рода *Persicaria*, *Rumex* и *Sonchus*. Чаще всего встречаются 2 вида - *Atriplex subcordata* и *H. oblongifolia*. В б. Крабовая о. Шикотан был обнаружен вид *Juncus filiformis*, который является новым для супралиторальной флоры Курильских островов. Большим таксономическим разнообразием характеризуется флора б. Крабовая, где отмечено более 80% семейств, родов и видов. Флора супралиторали о. Юрий имела низкий уровень разнообразия, и флора о. Зеленый – самый низкий.

В исследованной флоре преобладали виды из двух групп ареалов: восточно-азиатские (38%) и циркумполярные (25%). К циркумполярному типу относятся виды с очень широкими, голарктическими и космополитными ареалами. Восточноазиатский тип включает виды, которые распространены в пределах Восточноазиатской флористической области (Тахтаджян, 1978). Северотихоокеанские виды распространены в северной части Тихого океана,

где приурочены преимущественно к островным дугам, лишь незначительно проникая в континентальные районы и распространяясь в южном направлении вдоль морских побережий. Количество восточноазиатских видов, лидирующих во флоре южных Курильских островов, в направлении с юга на север резко уменьшается, уступая место циркумполярным, азиатско-американским и азиатским видам.

В составе флоры сосудистых растений Курильских островов выделяют комплексы (эколого-ценотические группы) видов: высокогорный, лесной, лугово-болотный, прибрежно-морской и синантропный. Каждый комплекс представляет собой исторически сложившуюся, целостную в генетическом плане и экологических потребностях общность растений, но объединяет виды, в значительной степени отличающиеся по общему характеру их распространения (Баркалов, 2009). Для прибрежно-морского комплекса характерна важная экологическая особенность: значительная засоленность местообитаний. Она возникает в результате приливно-отливных процессов, действия прибоя и импульверизации соленых морских брызг, а также из-за непосредственного воздействия соленой морской воды на литоральных представителей. К этому комплексу относятся сосудистые растения, которые обитают в море (литораль и верхняя сублитораль), на приморских песках и галечниках (супралитораль), морских террасах, скалах у моря, находящихся под воздействием прибоя, и на маршах.

Стоит отметить, что в изученной супралиторальной флоре островов Малой Курильской гряды 19% всех видов высших сосудистых растений являются представителями синантропного эколого-ценотического комплекса. Такие виды предпочитают расти вблизи населенных пунктов или хозяйственных объектов. В 2013 г. они были встречены в испытывающей антропогенную нагрузку б. Крабовая (имеется поселок и рыбокомбинат). К синантропным видам отнесены *Potentilla anserina*, *Chenopodium album* и др. Эти растения являются заносными.

Доля заносных видов наземных сосудистых растений составляет 13,7% от общего количества видов во флоре Курильских островов. В основном они отражают антропогенные изменения флоры и являются здесь чужеродным элементом. Большая часть заносных видов (97%) приходится на южные Курильские острова, главным образом, на о. Кунашир, где условия для натурализации растений вполне подходящие (Баркалов, 2009).

Литорально-приморской комплекс флоры южных Курильских островов включает 86 видов из 56 родов и 23 семейств. Наиболее крупные по числу видов семейства - Poaceae - 16, Asteraceae - 10, Cyperaceae-8, Caryophyllaceae и Rosaceae - по 6; остальные семейства представлены 1-5 видами.

Виды литоральной группы приурочены к берегам южных Курильских островов, что обусловлено климатическими факторами. Наиболее часто встречается морской лен (*Ph. iwatensis*). Данный вид образует большие заросли на скалах и участках с каменистым дном, обнажающихся при отливах. Взморник (*Zostera*) растет на некотором удалении от берега, на глубинах 1,5-2 м, где образует небольшие заросли в местах с песчаным и иловато-песчаным дном. Наиболее обычны *Zostera asiatica*, *Z. marina*, *Z. japonica*. Еще один вид, *Z. caespitosa*, ранее был известен только у берегов о. Зелёный (Баркалов, 2009). По нашим данным, *Z. caespitosa* обитает и у берегов о. Шикотан, поскольку этот вид в 2013 г. был найден в б. Отрадная.

На Курильских островах насчитывается небольшое число (18) видов скально-приморской группы, несмотря на значительную протяженность каменистой береговой линии. Из них видов, строго приуроченных к приморским скалам, находящихся под воздействием прибоя, всего 8: *Carex chishimana*, *C. ushishirensis*, *Cochlearia officinalis*, *Nesodraba grandis*, *Saxifraga bracteata*, *S. fortunei* и *P. kurilensis*.

Болотный комплекс супралиторальной курильской флоры включает 17 видов с узкой экологической амплитудой. Они растут преимущественно на засоленных маршах. Это *Salicornia perennans*, *Glaux maritima*, *Tripholium rannonicum*, *Juncus prominens*, *Carex subspathacea* и др. Лугово-приморская

группа представлена видами приморских лугов и несомкнутых растительных группировок береговой полосы. В их числе галофильные виды: *Honkenya oblongifolia*, *Atriplex subcordata*, *Rosa rugosa*, *Lathyrus japonicus*, *Glehnia littoralis*, *Artemisia stelleriana*, *Senecio pseudoarnica*, *Carex macrocephala*, *Leymus mollis* и др.

Экологические условия супралиторали определяют набор растений и их приспособлений к существованию на морском побережье: якорные корни, восковый налет, опушение, суккулентность. Здесь преобладают травянистые растения, многолетние поликарпики и одно-двулетние монокарпики с длинными, короткими, клубневидными или кистевидными корневищами.

На таксономическом разнообразии курильской флоры отразились современные физико-географические условия, размер острова, удаленность от материка, широтное положение, влияние вулканизма, геологическое прошлое (длительность островной изоляции) (Баркалов, 2009).

Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуется флора южных Курил. Данная флора по числу видов в 3 раза превосходит флору средних Курил и почти в 2 раза - флору северных Курил. Это превосходство, видимо, обусловлено более суровыми климатическими условиями северных и средних групп островов, малыми размерами и большой удаленностью от материка средних Курил, наличием на них активно действующих вулканов. По направлению с юга на север видовое разнообразие флоры снижается, но сохраняется разнообразие на уровне родов и семейств.

Следовало бы ожидать: чем крупнее остров и разнообразнее рельеф, тем больше экотопическое разнообразие и, следовательно, богаче флора. Однако это справедливо для островов, находящихся в равных природных условиях и обладающих общим геологическим прошлым, как, например, острова Малой Курильской Гряды. Наземная же флора о. Итуруп заметно беднее флоры о. Кунашир, почти в 2 раза меньшего по площади. Вероятнее всего, это обусловлено климатическими особенностями и более южным

положением о. Кунашир, а также близостью к о. Хоккайдо, с которым у него были тесные флористические связи в прошлом (Баркалов, 2009).

Близость краевых островов Курильского архипелага к п-ову Камчатка на севере и к о. Хоккайдо на юге, частое изменение палеогеографической обстановки в этом районе в результате колебания уровня Мирового океана, тектонических процессов и проявления наземного вулканизма, а также смена климатических условий усиливали значение аллохтонной тенденции во флорогенезе Курильских островов. Об этом свидетельствует очень низкое число эндемичных видов сосудистых растений (Баркалов, 2009).

Однако изменения палеогеографической обстановки на восточной окраине Азиатского материка в четвертичный период, происходившие в результате колебания уровня Мирового океана и оживленности здесь тектонических процессов, не посредственно затрагивали территорию современного расположения Курильских островов.

Остров Хоккайдо служил посредником в обмене между наземными флорами Сахалина и Хонсю, с одной стороны, Сахалина и Курильских островов - с другой, благодаря периодически возникавшим сухопутным мостам. Это облегчало миграции видов и способствовало флористическому обмену между островами Курильского архипелага и близлежащими к нему территориями – п-овом Камчатка и о. Хоккайдо.

6.3 Динамика литоральной флоры МКГ до и после землетрясения

На современный состав флоры Курильских островов и распространение видов существенное влияние оказывают воздушные массы, поступающие с Тихого океана. В течение почти всего вегетационного периода южные Курильские острова находятся под воздействием океанических ветров, приносящих тепло на континент. Однако в результате охлаждения при прохождении над холодными водами Курильского течения (Ойясио) эти ветры несут туманы на тихоокеанское побережье островов. На защищенное высокими горными хребтами охотоморское побережье туманы почти не попадают, в связи с чем здесь в летний период больше солнечных дней. Большинство теплолюбивых элементов флоры южных Курильских островов приурочены к этому побережью (Баркалов, 2009).

Такие показатели, как число видов, родов и семейств характеризуют видовое богатство любой флоры. Для характеристики фитогеографической и таксономической структуры флоры используют различные коэффициенты. Соотношение видов красных и бурых водорослей (R/P, коэффициент Фельдмана) в любой морской флоре зависит от широты. В арктических и высокобореальных районах он близок к 1, в субтропиках достигает 3, в тропиках – более 4.

Соотношение видов зеленых и бурых водорослей (C/P, коэффициент Сегава) в приазиатских бореальных водах возрастает от 0,5 до 1,0 при продвижении с севера на юг. Низкобореальные флоры, например, флора Татарского пролива, имеет значения R/P около 2, а значения C/P – около 0,7 (Клочкова, 1996). Они характеризуют ее как теплоумеренную. Для флоры литорали исследованных нами островов они составляют 1.3 и 0.5, соответственно. Несмотря на то, что коэффициенты C/P и R/P имеют ограничения в применении, флору МКГ с большой долей вероятности можно охарактеризовать как холодоумеренную бореальную флору.

Анализ таксономического состава литоральной флоры в сейсмически активном районе позволяет оценить характер воздействия и степень ее изменчивости после сильного землетрясения. Четыре бухты о. Шикотан, изученные до землетрясения – в 1987 году и после него – в 2013 году оказались полноценной моделью для понимания возникающих изменений.

В результате землетрясения структура литоральной флоры острова трансформировалась. Доля видов красных водорослей немного возросла (с 44 до 46%), а бурых снизилась (с 35 до 31%). В локальных флорах бухт Отрадная, Дельфин и Церковная общее число видов макрофитов уменьшилось. Количество видов красных водорослей при этом снизилось в 1,2–1,5 раза. В бухте Крабовой число видов макрофитов возросло с 43 до 47 видов, а число видов Rhodophyta – с 21 до 24. Количество видов Rhaeophyceae снизилось во всех бухтах в 1,2–1,5 раза. Число видов Chlorophyta в бухтах Церковная и Крабовая увеличилось, в б. Отрадная не изменилось, а в б. Дельфин уменьшилось в 3 раза (рис. 51).

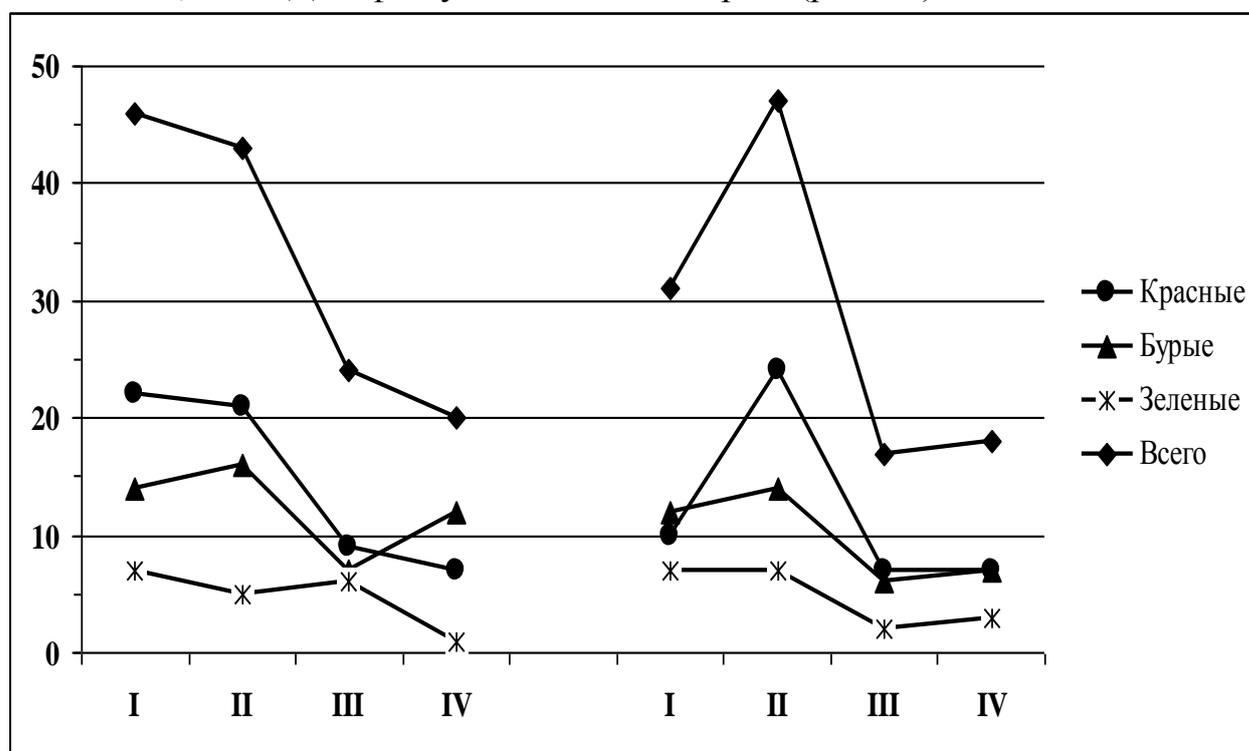


Рис. 51. Динамика видового состава литоральной флоры о. Шикотан до (1987 г. – слева) и после (2013 г.) землетрясения 1994 г. Районы: I – б. Отрадная, II – б. Крабовая, III – б. Дельфин, IV – б. Церковная. По оси ординат – число видов.

В ходе проведенного исследования, в 2013 году были найдены 30 видов, которые являются новыми для литоральной флоры о. Шикотан. Они представлены преимущественно видами Rhodophyta (табл. 18).

Таблица 18

Новые виды для литорали о. Шикотан 2013 г.

№	Отдел
п/п	отдел Rhodophyta – Красные водоросли
1.	<i>Boreophyllum pseudocrassum</i>
2.	<i>Chondrus armatus</i>
3.	<i>Devaleraea microspora</i>
4.	<i>Gracilaria vermiculophylla</i>
5.	<i>Halosaccion hydrophorum</i>
6.	<i>Laurencia nipponica</i>
7.	<i>Lithophyllum dispar</i>
8.	<i>Neosiphonia japonica</i>
9.	<i>Pneophyllum fragile</i>
10.	<i>P. japonicum</i>
11.	<i>P. zostericola</i>
12.	<i>Pyropia seriata</i>
13.	<i>Sparlingia pertusa</i>
14.	<i>Tokidadendron bullatum</i>
	отдел Ochrophyta , класс Phaeophyceae – Бурые водоросли
1.	<i>Agarum clathratum</i>
2.	<i>Analipus filiformis</i>
3.	<i>Arthrothamnus kurilensis</i>
4.	<i>Chorda asiatica</i>
5.	<i>Coilodesme cystoseirae</i>
6.	<i>Petalonia fascia</i>
7.	<i>Punctaria plantaginea</i>
8.	<i>Sargassum miyabei</i>
9.	<i>Sphacelaria rigidula</i>
	отдел Chlorophyta – Зеленые водоросли
1.	<i>Chaetomorpha moniligera</i>
2.	<i>Cladophora opaca</i>
3.	<i>Protomonostroma undulatum</i>
4.	<i>Ulva intestinalis</i>
5.	<i>U. linza</i>
	отдел Trachaeophyta – Трахейные растения
1.	<i>Zostera asiatica</i>
2.	<i>Zostera caespitosa</i>

Большинство этих видов распространены в исследованном районе встречаются на литорали южных Курильских островов (Кусакин и др., 1997).

Девять видов водорослей являются новыми для литорали изученных островов МКГ (табл. 19). Шесть из них относятся к красным водорослям.

Таблица 19

Водоросли, новые для литорали островов Шикотан, Юрий и Зеленый

№	Таксон
п/п	отдел Rhodophyta – Красные водоросли
1.	<i>Campylaephora crassa</i>
2.	<i>Erythrotrichia carnea</i>
3.	<i>Lithophyllum dispar</i>
4.	<i>Odonthalia corymbifera</i>
5.	<i>Pneophyllum japonicum</i>
6.	<i>Sparlingia pertusa</i>
	отдел Ochrophyta , класс Phaeophyceae – Бурые водоросли
1.	<i>Agarum clathratum</i>
2.	<i>Analipus filiformis</i>
	отдел Chlorophyta – Зеленые водоросли
1.	<i>Ulva intestinalis</i>

Половина новых для литоральной флоры МКГ видов Rhodophyta представлена эпифитными формами. Это два вида кораллиновых водорослей: *L. dispar* и *P. japonicum*, а также микроскопический эпифит *E. carnea*. Флора также пополнилась крупными формами: сублиторальными видами *C. crassa*, *O. corymbifera* и *S. pertusa*, обычными для данного района (Евсеева, 2009).

Новые для флоры виды Phaeophyceae широко распространены в бореальных водах Пацифики, новый вид Chlorophyta *Ulva intestinalis* – в водах Мирового океана (Guiry, Guiry, 2016). Наличие таких видов в составе литоральной флоры островов МКГ, вероятнее всего, объясняется динамичностью среды обитания, в частности, появлением дополнительных субстратов в результате сейсмических перестроек береговой линии. Обращает на себя внимание тот факт, что флоры тихоокеанского берега о. Шикотан после произошедшего землетрясения пополнились относительно холодноводными видами (*A. clathratum*, *O. corymbifera*, *S. pertusa*).

Анализ сходства видового состава выявил довольно высокий уровень разнообразия флор в 2 бухтах охотоморского побережья: в б. Крабовая за счет видов Rhodophyta (2013 г.) и в б. Дельфин – за счет Chlorophyta (1987 г.).

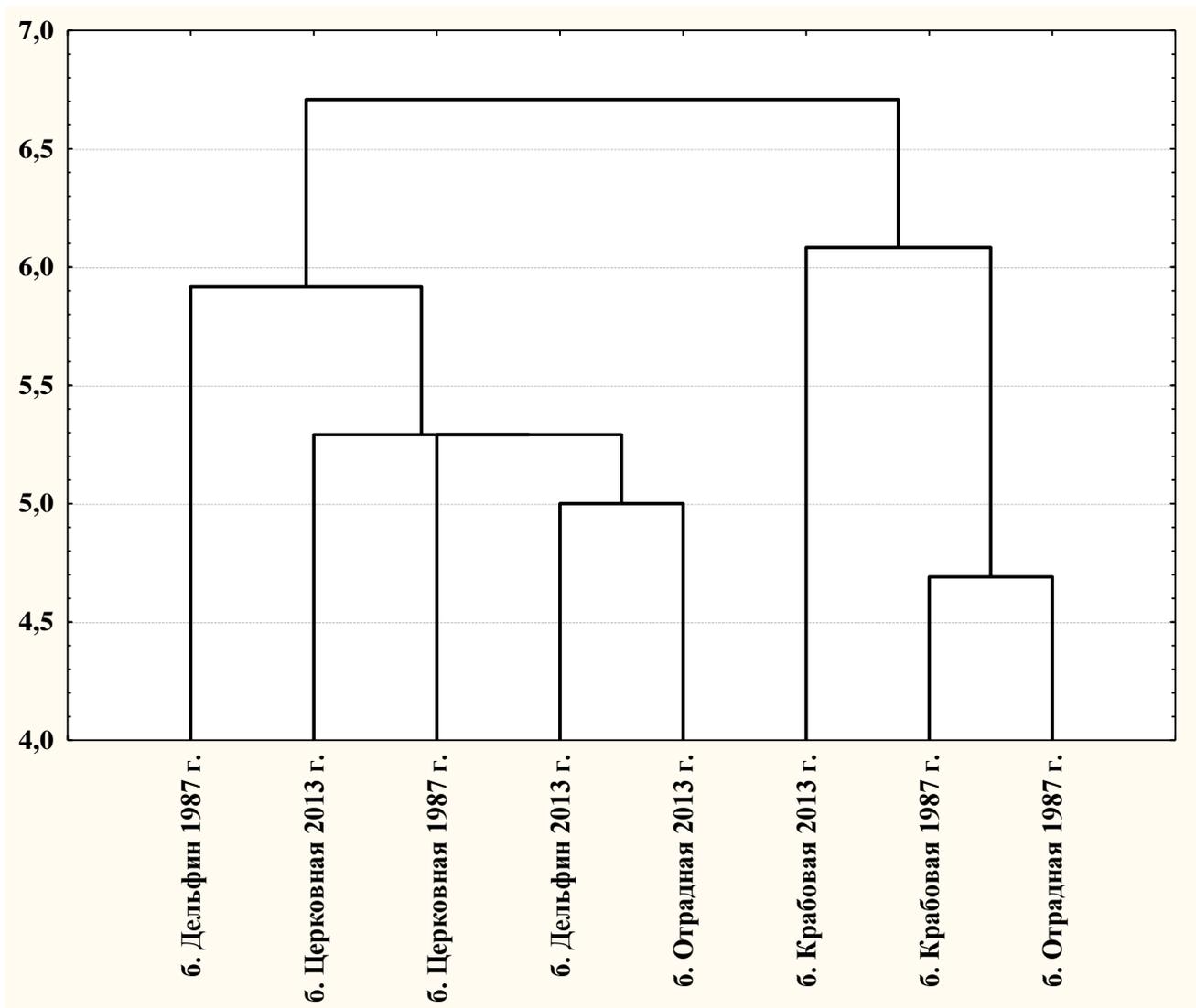


Рис. 52. Дендрограмма сходства локальных флор о. Шикотан.

Сходными по видовому составу литоральных флор оказались соседние бухты охотоморского побережья – б. Крабовая и б. Отрадная – в 1987 г. Стоит отметить, что межгодовой кластер образовался только в б. Церковная. Здесь видовое разнообразие литоральной флоры и до, и после землетрясения оказалось статистически одинаковым. Характерной особенностью является проявление сходных черт структуры флор б. Дельфин и б. Отрадная в 2013 г. По всей видимости, это связано не столько с присутствием одних и тех же видов водорослей во флорах этих бухт, сколько с их отсутствием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа значительно расширила знания по таксономическому, зонально-географическому и эколого-ценотическому составу литорально-супралиторальной флоры островов Малой Курильской гряды (МКГ).

Курило-Сахалинский регион и, в частности, МКГ на протяжении нескольких десятилетий привлекали внимание российских исследователей, особенно при изучении таксономического состава флоры, а также при определении промысловых запасов. Однако во флористическом отношении морские макрофиты МКГ изучены неравномерно и, за исключением о. Шикотан, недостаточно (Бутов, 2016б).

Таким образом, до настоящего исследования сведений о составе и разнообразии, а также распределения литоральных макрофитов на островах МКГ в разных экологических условиях (степень антропогенной нагрузки, уровень сейсмической активности) не существовало.

В результате таксономического анализа впервые изучено изменение литоральной флоры островов Шикотан, Юрий и Зеленый до и после землетрясения 1994 г., а также изучено разнообразие сосудистых растений супралиторальной зоны данного района.

На супралитерали исследованных островов МКГ в 2013 г. отмечено большинство (7 из 11) массовых видов супралиторальной флоры Курил: *H. oblongifolia*, *A. montana*, *Ch. album*, *L. scoticum*, *Pl. asiatica*, *L. mollis*, *S. pseudoarnica*. В 1987 г. на супралитерали о. Шикотан в б. Дельфин также были обнаружены виды *Puccinella kurilensis* и *Salicornia europea*, характерные для Южно-Курильского района. Всего на изученных участках супралитерали в 1987 и 2013 г. обнаружен 21 вид травянистых сосудистых растений из 19 родов и 14 семейств. Большинство семейств (8) содержит по 1 виду, что при общем бореальном характере указывает на «южный» облик данной флоры. В б. Крабовая о. Шикотан обнаружен вид *Juncus filiformis*, который является новым для супралиторальной флоры Курильских островов.

Стоит отметить, что в данной супралиторальной флоре островов МКГ

19% всех макрофитов являются представителями синантропного эколого-ценотического комплекса. Такие виды предпочитают расти вблизи населенных пунктов или хозяйственных объектов.

Анализ таксономического состава литоральной флоры в сейсмически активном районе позволяет оценить характер воздействия сильного землетрясения и степень ее изменчивости после этого явления. Четыре бухты о. Шикотан, изученные до землетрясения, в 1987 г., и после него, в 2013 г., оказались полноценной моделью для понимания возникающих изменений.

В результате землетрясения структура литоральной флоры острова трансформировалась. Доля видов красных водорослей немного возросла (с 44 до 46%), а бурых снизилась (с 35 до 31%). При этом видовой состав флоры заметно изменился: одни виды исчезли и появились другие. В локальных флорах бухт Отрадная, Дельфин и Церковная общее число видов макрофитов уменьшилось. Количество видов красных водорослей при этом снизилось в 1,2–1,5 раза. В бухте Крабовой число видов макрофитов возросло с 43 до 47 видов, а число видов Rhodophyta – с 21 до 24. Количество видов Rhaeophyceae снизилось во всех бухтах в 1,2–1,5 раза. Число видов Chlogophyta в бухтах Церковная и Крабовая несколько увеличилось, в б. Отрадная не изменилось, а в б. Дельфин уменьшилось в 3 раза. Итак, трансформация литоральной флоры о. Шикотан выражается в обеднении таксономического разнообразия в большинстве (3 из 4) районов и изменении ее ценотических пропорций (Butov, 2016).

В ходе проведенного исследования были найдены 30 видов, которые являются новыми для литорали о. Шикотан. Большинство этих видов распространены в исследованном районе и встречаются на литорали южных Курильских островов.

Девять видов водорослей являются новыми для литорали изученных островов МКГ. Половина новых для литоральной флоры МКГ видов Rhodophyta представлена эпифитными формами. Это два вида кораллиновых водорослей: *L. dispar* и *P. japonicum*, а также микроэпифит *E. carnea*. Флора

также пополнилась крупными формами: сублиторальными видами *C. crassa*, *O. corymbifera* и *S. pertusa*, обычными для данного района. Новые для флоры виды Phaeophyceae широко распространены в бореальных водах Тихого океана, новый вид Chlorophyta – в водах Мирового океана. Наличие таких видов в составе литоральной флоры островов МКГ, вероятно, объясняется динамичностью среды обитания, в частности, появлением дополнительных субстратов в результате сейсмических перестроек береговой линии.

Широтно-зональные особенности литоральной флоры заключаются в доминировании в ней трех зонально-географических видовых комплексов: тихоокеанские широкобореальные, приазиатские низкобореальные и широко распространенные в Мировом океане.

При этом тихоокеанские широкобореальные виды в типично морских участках лидируют над другими фитогеографическими группами с большим отрывом. В условиях опреснения литорали они доминируют совместно с приазиатскими низкобореальными и широко распространенными в Мировом океане видами.

Состав флор тихоокеанского побережья определяют также виды холодноводного комплекса (бореально-арктические). Для локальных флор охотоморского побережья характерно заметное присутствие приазиатских широкобореальных и субтропическо-низкобореальных видов.

Таким образом, сейсмические перестройки, вызывающие изменение береговой линии островов и появление свободных субстратов, приводят к резким структурным перестройкам прибрежных сообществ. В литорально-супралиторальной флоре МКГ значительно трансформировался видовой и фитогеографический состав, а также ценотическая структура. Во флоре МКГ выраженная пестрота состава связана с непостоянством условий среды, а также влиянием антропогенной и сейсмической нагрузки. При этом в локальных флорах наблюдается высокий уровень видового богатства и разнообразия за счет представителей Rhodophyta и выявляется возрастающая биоценотическая роль порядков Bangiales, Palmariales, Laminariales и Ulvales.

ВЫВОДЫ

1. Литоральная флора о. Шикотан включала: до землетрясения (в 1987 г.) 82 вида из 61 рода, 32 семейств и 19 порядков; после землетрясения (в 2013 г.) 84 вида из 57 родов, 33 семейств, 15 порядков. Флора литоральной зоны 3 островов МКГ в 2013 г. объединяла 97 видов из 63 родов, 35 семейств и 17 порядков. Девять видов являются новыми для литоральной флоры МКГ, 30 видов макрофитов впервые указываются для литорали о. Шикотан.

2. Супралиторальная флора МКГ содержит 21 вид сосудистых растений, из 19 родов и 12 семейств. Один вид впервые указывается для флоры данного района.

3. В 1987 г. зонально-географический состав литоральной флоры о. Шикотан определяли тихоокеанские широкобореальные виды (37-45%). В 2013 г. в ряде районов стали доминировать приазиатские низкобореальные виды (26-29%).

4. Эколого-ценотический состав литоральной флоры о. Шикотан в 1987 г. формировали кустистые формы красных (27%) и пластинчатые формы бурых водорослей (12%). В 2013 г. в ней сократилось присутствие порядков и семейств, представленных кустистыми формами (21%), и увеличился вклад таксонов, содержащих пластинчатые формы (20%).

5. Землетрясение снизило негативные последствия антропогенного загрязнения б. Крабовая, вызывающего обеднение и упрощение разнообразия литоральной флоры.

6. До и после землетрясения литоральная флора характеризуется высоким уровнем видового богатства и разнообразия за счет видов Rhodophyta.

7. В условиях высокой сейсмической активности возрастает биоценотическая роль порядков Bangiales, Palmariales, Laminariales и Ulvales.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаркова В.В. Биохимические основы биотических взаимоотношений серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* и бурой водоросли *Laminaria japonica*: автореф. дис.... канд. биол. наук. Владивосток. 2007. 20 с.
2. Адрианов А.В. Современные проблемы изучения морского биологического разнообразия // Биология моря. 2004. Т. 30, № 1. С. 3-19.
3. Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М: Наука. 1980. 142 с.
4. Атлас Курильских островов // Под редакцией Котлякова В.М., Бакланова П.Я., Н.Н. Комедчикова и др. М.; Владивосток: ИПЦ «ДИК», 2008. 442 с.
5. Атлас Сахалинской области. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1967. 136 с.
6. Балконская Л.А., Чумаков А.А. Перспективные районы промысла *Laminaria japonica* у южного Сахалина // Прибрежное рыболовство – XXI век: Материалы Междунар. науч.-практич. конф., Южно-Сахалинск, 19–21 сентября 2001 г. Ч. 1. Ю.-Сахалинск, 2002. С. 39–44.
7. Баркалов В.Ю. Очерк растительности // Животный и растительный мир Курильских островов (материалы международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 35-66.
8. Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2009. 468 с.
9. Баркалов В.Ю., Еременко Н.А. Флора природного заповедника «Курильский» и заказника «Малые Курилы». Владивосток: Дальнаука, 2003. 284 с.
10. Безделев А.В., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
11. Березовская В.А., Емельянова А.А., Писарева Н.А.

Таксономический состав альгофлор Камчатского побережья // Вестник КамчатГТУ. 2004. Вып. 3. С. 70-73.

12. Берсенев И.И. Форирование и развитие впадины Японского моря // Вопросы геологии дна Японского моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 18-23.

13. Бобков А.А. Течение Соя: биогеографический аспект // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О. Г. Кусакина. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 182–199.

14. Бутов И.В., Купина Н.Г., Цурпало А.П. Литоральная флора бух. Крабовая острова Шикотан (Курильские о-ва) // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т.14, № 1(7). С.1709-1711.

15. Бутов И.В., Баранов А.Ю. Литоральная флора охотоморского побережья острова Шикотан (Курильские острова) // Материалы научно-технических конференций студентов, аспирантов и молодых ученых Дальрыбвтуза. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2012. Т.1. С. 270-272.

16. Бутов И.В, Левенец И.Р. Распределение макрофитов на литорали о. Шикотан (Южные Курильские острова) // X Дальневосточная конференция по заповедному делу. Благовещенск, 25-27 сентября 2013 г.: Материалы конференции. Благовещенск: Издательство БГПУ, 2013. С. 71-73.

17. Бутов И.В. Сосудистые растения супралиторали островов Малой Курильской гряды // Вестник КрасГАУ. 2016а. № 4. С.40-45.

18. Бутов И.В. К изучению разнообразия морских растений литорали южных Курильских островов // Вестник КрасГАУ. 2016б. № 5. С.39-43.

19. Виноградова К.Л. К истории формирования морской флоры Chlorophyta // Комаровские чтения. Вып. 35. Л.: Наука, 1984. 65 с.

20. Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука. 1979. 147 с.

21. Вишневская, Т.И., Аминина Н.М., Гурулева О.Н. Разработка технологии получения йодсодержащих продуктов из *Laminaria japonica* // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 129. С. 163-169.

22. Возжинская В.Б. Продукция донных морских водорослей. Экология донного населения шельфовой зоны // М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1979. С. 19-67.
23. Воробьев Д.П. О флоре Курильских островов // Материалы к изучению природных ресурсов ДВ. – Владивосток, 1948. – Вып. 1. – 314 с.
24. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Рыжик И.В. Изменения в составе фотосинтетических пигментов и структуре клеток у бурых водорослей *Fucus vesiculosus* L. и *F. serratus* L. из Баренцева моря при длительном нахождении в темноте // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 1. С. 26-33.
25. Гайл Г.И. Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. Владивосток: ТИНРО, 1949. 87 с.
26. Галышева Ю.А. Сообщества макробентоса сублиторали залива Восток Японского моря в условиях антропогенного воздействия // Биология моря. 2004. Т. 30, № 6. С. 423-431.
27. Геологическое развитие Японских островов. М.: Мир, 1968. 717 с.
28. Геология СССР. Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.; Л.: Недра, 1964. Т. 31. Ч. 1. Геологическое описание. 733 с.
29. Гнибиденко Г. С., Быкова Т. Г., Веселов О. В. и др. Тектоника Курило-Камчатского глубоководного желоба. – М.: Наука, 1980. 342 с.
30. Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. 1930. Вып. 2. С. 47-52.
31. Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф. Водоросли-макрофиты // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. IX. Охотское море. Вып. 2. Гидрохимические и океанологические основы формирования биологической продуктивности. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1993. С. 145-155.
32. Дерюгин К.М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море) // Сб., посвящ. научн. деят. Н. М. Книповича. М., 1939. С. 28-31.

33. Дзизюров В.Д., Кулепанов В.Н., Т.В. Шапошникова, Суховеева М.В., Гусарова И.С., Иванова Н.В; ТИНРО-центр. Атлас массовых видов водорослей и морских трав российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. 327 с.
34. Евсеева Н.В. Видовой состав и характеристика флоры морских водорослей-макрофитов южных Курильских островов. Труды СахНИРО 2013. Т. 14. С. 237-266.
35. Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны Южных Курильских островов: состав, распределение и ресурсы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: ВНИРО, 2009. 22 с.
36. Евсеева Н.В., Репникова А.Р. Ресурсы промысловых водорослей Сахалино-Курильского региона // Рыбпром. 2010. № 3. С. 14-21.
37. Егорова Е.М. Новые и редкие флористические находки на Курильских островах и о-ве Сахалин // Бюл. Главн. Ботан. Сада АН СССР. – 1965. – Вып.60. – С. 44-90
38. Жуков Л.А. Основы гидрологического режима Курильского района Тихого океана // Тр. Курил. – Сахалин. компл. экспед. ЗИН–ТИНРО 1947–49 гг. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 1. С. 304–390.
39. Журавлева И.В. Концепция развития сообществ коренных малочисленных народов Севера, проживающих в отдаленных прибрежных районах Западной Камчатки. - М-П-К: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 110 с.
40. Журавлева И.В., Король А.П. Проблемы экономической оценки водных биоресурсов в свете современного промысла // Проблемы экономической оценки водных биоресурсов в свете современного промысла: Межвуз. сб. науч. тр. / Дальневост. фил. Всерос. акад. внеш. торговли. Петропавловск-Камчатский, 2010. № 26. С. 23-50.
41. Журавлева И.В., Шарахматова В.Н. Перспективы реализации концепции развития сообществ местного населения на основе использования ВБР // Рыбное хозяйство, 2010. № 2. С.16-17.

42. Закс И.Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-пром. ст. 1929. Т. 3, № 2. С. 1-93.
43. Зинова А.Д. Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Тр. Карило-Сахалинской морской комплексной экспедиции Зоологического института АН СССР и ТИНРО. Вып. VI. М.; Л.: Изд. Академии наук СССР. 1959. С. 146-161.
44. Зинова А.Д., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 332–338.
45. Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (бурые) // Изв. Тихоокеан. научно-пром. станции. 1929. Т. 3, вып. 4. 63 с.
46. Зинова Е.С. Водоросли Японского моря. Зеленые // Изв. Тихоокеан. научно-пром. станции. 1928. Т. 2, вып. 2. 51 с.
47. Зинова Е.С. Водоросли Японского моря. Красные водоросли // Тр. Тихоокеан. Ком. 1940. Т. 5. С. 3-164. 176.
48. Иванова М.Б. Исследование литорали дальневосточных морей России под руководством академика О.Г. Кусакина // Вестник ДВО РАН . 2010. № 4. С. 19-23.
49. Иванова М.Б., Купина Н.Г., Цурпало А.П. Макробентос опресненных участков литорали бухты Дельфин (остров Шикотан, Малая Курильская гряда) // Биол. моря. 2001. Т. 27, № 1. С. 317–326.
50. Иванова М.Б., Цурпало А.П. Макробентос литорали Гижигинской и Ямской губ // Известия ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 144-161.
51. Иващенко А.И., Гусяков В.К., Джумагалиев В.А., Йех Г., Жукова Л.Д., Золотухина Н.Д., Кайстренко В.М., Като Л.Н., Клочков А.А., Королев Ю.П., Кругляков А.А., Куликов Е.А., Куракин В.Н., Левин Б.В., Пелиновский Е.Н., Поплавский А.А. Титов В.В., Харламов А.А., Храмушин В.Н., Шельтинг Е.В. Шикотанское цунами 5 октября 1994 г. // Докл. РАН. 1996. Т. 348, № 4. С. 532–538.

52. Калинина М.В., Гусарова И.С., Гаврилова Г.С., Викторовская Г.И. Влияние экологических факторов на размножение морских ежей в различных биотопах залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 490–511.
53. Калугина-Гутник А.А. Изменение видового состава фитобенстоа в бухте Ласпи за период 1964-1983 гг. // Экология моря. Киев: Наукова думка, 1989. Вып. 31. С. 7-11.
54. Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1989. 200 с.
55. Каредин, Е.П., Борец, Л.А. Сырьевая база рыбной промышленности дальневосточного бассейна на период до 2015 г. // Рыбное хозяйство, 2001. № 6. С. 18-19.
56. Кафанов А.И. Кайнозойская история малакофаун шельфа Северной Пацифики // Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 134-176.
57. Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография: Учебное пособие. М.: Наука, 2000. 176 с.
58. Кафанов А.И., Иванова М.Б., Колтыпин М.В. Состояние изученности литорали Дальневосточных морей России // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 4. С. 320-330.
59. Кафанов А.И., Павлючков В.А. Экология промысловых морских ежей рода *Strongylocentrotus* материкового япономорского побережья России // Известия ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 349-373.
60. Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова Л.П. Морские водоросли и травы дальневосточных морей. – М.: Пищ. пром-сть, 1981. – 113 с.
61. Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука, 1996. 290 с.

62. Клочкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (Rhodophyta) дальневосточных морей СССР. Род *Pneophyllum* Kutz. // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. 1987. Т. 35. С. 34-39.
63. Клочкова Н.Г., Селиванова О.Н. Виды *Halosaccion* и *Devaleraea* (Palmariales, Rhodophyta) в дальневосточных морях СССР // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 7. С. 953-958.
64. Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди Э.А. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский, 2009. Т.1, 2.
65. Коженкова С.И. Ретроспективный анализ морской флоры залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2008. Т. 34, № 3. С. 159-174.
66. Короткий А.М., Караулова Л.П., Троицкая Т.С. Четвертичные отложения Приморья // Стратиграфия и палеогеография. Новосибирск: Наука, 1980. 233 с.
67. Корсунская Г.В. Курильская островная дуга (физико-географический очерк). М.: Географгиз, 1958. 223 с.
68. Корсунская Г.В. Курильские острова (физико-географический очерк). Владивосток: Примиздат, 1948. 38 с.
69. Кулепанов В.Н. Видовой состав и ресурсы макрофитов Дальневосточных морей России // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2012. № 1. С. 58-62.
70. Кусакин О.Г. Биологическое разнообразие в морских прибрежных экосистемах Дальнего Востока в связи с их устойчивостью // Вестн. ДВО РАН. 1994. № 1. С. 85-94.
71. Кусакин О.Г. Вертикальное распределение жизни в океане. Население литорали // Биология океана / под ред. М.Е. Виноградова. Т. 1: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977. С. 174-178.
72. Кусакин О.Г. Гидробиологические исследования Института биологии моря на литорали дальневосточных морей СССР. // Науч. сообщ. ин-та биол. моря ДВНЦ АН СССР. 1971. Вып. 2. С. 134–135.

73. Кусакин О.Г. К фауне и флоре осушной зоны острова Кунашир // Тр. проблемных и тематических совещаний Зоол. ин-та АН СССР. М.: АН СССР, 1956. Вып. 6. С. 98-115.
74. Кусакин О.Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1961. Т. VII. С. 312-343.
75. Кусакин О.Г. Сезонные изменения на литорали южных Курильских островов // Вестн. Ленинград. ун-та. Серия биол. 1958. Т. 3. С. 116-130.
76. Кусакин О.Г. Сезонные изменения на литорали южных Курильских островов // Вестн. Ленинград. ун-та. Серия биол. 1958. Т. 3. С. 116–130.
77. Кусакин О.Г. Фауна и экология равноногих ракообразных (Crustacea, Isopoda) литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 227–275.
78. Кусакин О.Г., Тараканова Т.Ф. Макробентос литорали острова Кунашир // Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука, 1977. С. 15-48.
79. Кусакин О.Г., Лукин В.И. Подводный мир Курил. Владивосток: Дальнаука, 1995. 180 с.
80. Кусакин О.Г., Цурпало А.П. Многолетние изменения литорального макробентоса бухты Крабовая (остров Шикотан) в условиях разной степени органического загрязнения // Биол. моря. 1999. Т. 25, № 3. С. 209-216.
81. Кусакин О.Г., Чавтур В.Г. Гидробиологические исследования Российской Академии наук в дальневосточных морях в послевоенный период. 1. Исследования центральных институтов // Биол. моря. 2000а. Т. 26, № 1. С. 58-68.
82. Кусакин О.Г., Чавтур В.Г. Гидробиологические исследования Российской Академии наук в дальневосточных морях в послевоенный

период. 2. Исследования дальневосточных институтов // Биол. моря. 2000б. Т. 26, № 2. С. 132-143.

83. Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. Список видов животных, растений и грибов литорали Дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука, 1997. 167 с.

84. Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. Частичное восстановление биоты литорали бухты Крабовая (остров Шикотан) в процессе самоочищения // Биол. моря. 1999а. Т. 25, № 2. С. 134-135.

85. Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. Восстановление сообществ скалистой литорали после опускания берега в результате землетрясения // Докл. РАН. 1999б. Т. 366, № 6. С. 846-848.

86. Кусакин О.Г., Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Шорников Е.И. Поясообразующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 5–75.

87. Латышев Н.А., Кусакин О.Г., Светашев В.И., Кияшко С.И. Определение спектра питания литорин при антропогенном загрязнении жирами с помощью липидных изотопных маркеров // Докл. РАН. 1999. Т. 366 (5). С. 715-717.

88. Левенец И.Р. Водоросли-макрофиты в сообществах обрастания прибрежных вод южного Приморья. – Владивосток: Дальнаука, 2011. С. 111-112.

89. Леонтьев В.В. Воды Куро-Сию в северо-западной части Тихого океана (летом 1953 и 1954 гг.) // Тр. ИО АН СССР. 1961. Т. 38. С. 15–48.

90. Лоция Охотского моря. Вып 1. Южная часть моря. МО СССР, ГУ навигации и океанографии. 1984. 337 с.

91. Макаров М.В., Рыжик И.В., Воскобойников Г.М., Матишов Г.Г. Дифференциация пластины *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. как приспособление к длительному отсутствию освещения // Доклады Академии наук. 2006. Т. 409, № 5. С. 710-711.

92. Мелекесцев И.В. Основные этапы формирования современного рельефа Курило-Камчатской области. В кн.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука, 1974. С. 337–345.
93. Малышев Л.И. Современные подходы к количественному анализу и сравнению флор // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики: материалы II рабочего совещ. по сравнительной флористике. Л.: Наука, 1987. С. 149-163.
94. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 161 с.
95. Огородников В.С. Особенности распространения и продуктивность фитомассы основных видов бурых водорослей в сублиторали группы островов северной части Курильской гряды. Растительные ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 1. С. 12-18.
96. Перестенко Л.П. Фитогеографические границы в северной части Тихого океана // Всесоюз.совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу: Тез. докл. М.: ВНИРО, 1974. С.99-102.
97. Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. Cryptonemiales, Rhodophyta) // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 12. С. 1676-1689.
98. Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 1980. 232 с.
99. Перестенко Л.П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 99-114.
100. Перестенко Л. П. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II // Новости сист. низш. растений. Л.: Наука. 1983а. Т. 20. С. 35-45.

101. Перестенко Л.П. Обзорный ключ семейства Delesseriaceae дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. 1983б. Т. 20. С. 51-54.
102. Перестенко Л.П. Новые виды водорослей дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. 1984. Т. 21. С. 41-50.
103. Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994. 331 с.
104. Петров Ю.Е. Род *Cystoseira* C. Ag. в дальневосточных морях СССР // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. 1966. С. 96-99.
105. Петров Ю.Е. Род *Sargassum* C. Ag. в дальневосточных морях СССР // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. 1968. С. 42-48.
106. Петров Ю.Е. Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria* Lamour. II Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. 1972. Т. 9. С. 47-58.
107. Петров Ю.Е. Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. 1974. Т. 11. С. 153-169.
108. Ростов И.Д., Юрасов Г.И., Рудых Н.И., Мороз В.В., Дмитриева Е.В., Ростов В.И., Набиуллин А.А., Храпченков Ф.Ф., Бунин В.М. Атлас по океанографии Берингова, Охотского и Японского морей. Владивосток, Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН, 2003.
109. Рыбаков О.С. Водоросли прибрежных вод острова Юрий (Малая Курильская гряда) // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 65. С. 201-211.
110. Рыжик И.В., Макаров М.В., Воскобойников Г.М. Физиологическое состояние литоральных бурых водорослей *Fucus serratus* Linnaeus, 1753 и *Fucus distichus* Linnaeus, 1767, произрастающих на плантации-биофилт্রে в Баренцевом море // Биол. моря. 2014. Т. 40, № 2. С. 131-136.
111. Селиванова О.Н. Ревизия систематики морских водорослей-макрофитов на основании молекулярного-филогенетических исследований //

Чтения памяти академика О.Г. Кусакина. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 161-201.

112. Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г., Хэнсен Г.И. Пересмотр систематики водорослей порядка Laminariales (Phaeophyta) из дальневосточных морей России на основании молекулярно-генетических данных // Биол. моря. 2007. Т. 33, № 5. С. 329-340.

113. Словарь ботанических терминов. Киев: Наук. думка, 1984. 308 с.

114. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.; СПб.: Наука, 1985-1996. – Т.1-8 / отв. ред. С.С. Харкевич.

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

116. Толмачёв А.И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1970. Вып. 15. С. 62-74.

117. Толмачёв А.И. Введение в географию растений. Л.: Наука, 1974. 244 с.

118. Толмачёв А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 198 с.

119. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.

120. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Госуниверситет, 1991. 80 с.

121. Удинцев Г.Б. Геоморфология и динамика развития впадины Охотского моря // Строение дна Охотского моря. – М.: 1981. – С. 154-167.

122. Ушаков П.В. О морской донной фауне в районе южных Курильских островов // Докл. АН СССР. 1951. Т. 80, № 1. С. 125-128.

123. Ушаков П.В. О морской донной фауне в районе южных Курильских островов // Докл. АН СССР. 1951. Т. 80, № 1. С. 125–128.

124. Хидака К. Японское море // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат, 1974. С. 241-243.
125. Цурпало А.П. Макробентос литорали кутовой части бухты Крабовой (о-в Шикотан, Курильские о-ва) и его многолетние изменения // X Съезд ГБО при РАН. Тез. докл. Владивосток. 2009. С. 428-429.
126. Цурпало А.П. Состав и распределение литоральных сообществ бухты Крабовой (остров Шикотан, Курильские о-ва) // Современное состояние водных биоресурсов: матер. научн. конф., посв. 70-летию С.М. Коновалова Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. С. 298-301.
127. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Том 1. Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. – 580 с.
128. Экспедиция на НИС «Академик Опарин». Рейс № 23. // Морские экспедиции ДВО РАН. Вып. 2. Пресс-релиз. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 17-19.
129. Abbot I.A., Hollenberg G.J. Marine algae of California // Stanford Univ. Press. 1976. V. 12. P. 827-830.
130. Abe S., Kaneda T. Studies on the effects of marine products on cholesterol metabolism in rats // Bull. Of the Jap. Soc. of Sci. fish. 1967. V.33. P. 361-366.
131. Adey W.H., Johansen H.W. Morphology and taxonomy of Corallinaceae with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum* and *Neopolyporolithon* gen. nov. (Rhodophyceae, Cryptonemilales) // Phycologia. 1972. V. 11, N 2. P. 159-180.
132. Athanasiadis A. Morphology and classification of the Ceramioideae (Rhodophyta) based on phylogenetic principles // Opera Bot. 1996. V. 128. P. 1-216.
133. Barkalov V.Yu. Phytogeography of the Kurile Islands // Results of Recent Research on North East Asian Biota. Nat. Hist. Res. Special Issue. 2000. N 7. P. 1-14.

134. Beach K.S., Smith C.M. Ecophysiology of tropical rhodophytes. I. Microscale acclimation in pigmentation // J. Phycol. 1996. V. 32. P. 701-710.
135. Bell E.C. Photosynthetic response to temperature and desiccation of the intertidal alga *Mastocarpus papillatus* // Mar. Biol. 1993. V. 117. P. 337-346.
136. Biebl R. Ecological and non-environmental constitutional resistance of the protoplasm of marine algae // Mar. Biol. Assoc UK. 1952. V. 31. P. 307-315.
137. Bliding C. A critical survey of european taxa in Ulvales. II. *Ulva*, *Ulvaria*, *Monostroma*, *Kornmannia* // Opera bot. 1963. V. 8, N 3. P. 1-160.
138. Blomster J., Maggs C.A., et. Stanhope M.J. Molecular and morphological variation in *Enteromorpha intestinalis* and *E. compressa* (Chlorophyta) in the British Isles // J. Phycol. 1998. V. 34. P. 319-340.
139. Blomster J., Maggs C.A., et. Stanhope M.J. Molecular and morphological variation in *Enteromorpha muscoides* (Chlorophyta) revealed by molecular analysis // J. Phycol. 1999. V. 35. P. 575-586.
140. Burrows E.M. Seaweeds of the British Isles. Volume 2 Chlorophyta. London: British Museum (Natural History), 1991. 238 p.
141. Butov I.V., Levenets I.R. Intertidal macrophytes on the Sea of Okhotsk coast of Shikotan Island (southern Kuril Islands) // Proceedings of the Russia-China Bilateral Symposium on Marine Ecosystems under the Global Change in Northwestern Pacific, Vladivostok, Russia, October 8-9, 2012. Vladivostok: Dalnauka, 2012. P. 47-50.
142. Butov I.V., Levenets I.R. The Intertidal Flora's Composition of Shikotan Island, Southern Kurile Islands // Ecology of the marginal seas and their basins – 2013: Materials of the International Scientific Conference, September, 28-30, Vladivostok, Russia, 2013. Vladivostok: Far Eastern Federal University, 2013. P. 48-54.
143. Carnahan J.A. Intertidal zonation at Bati-toto Island, New Zealand // J. Pacific Sci. 1952. V. 6. P. 80-90.

144. Chamberlain Y.M. Studies in the Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Bot. 1983/ V. 11, N 4. P. 291-463.
145. Chapman V.I. Zonation of marine algae on the sea-shore // Proc. Linnean Soc. London. 1943. V. 3. P. 41-45.
146. Chapman A.R.O. Species elimination in the filiform, oppositely branched members of the genus *Desmarestia* Lamour. in the northern hemisphere // Phycologia. 172. V. 11, N 3 / 4. P. 225-232.
147. Chapman A.R.O. A critique of prevailing attitudes towards the control of seaweed zonation on the sea shore // Bot. Marina. 1973. V. 2. P. 16-20.
148. Chardon, Lorianx T. et al. Sterol properties of red algae // Phytochemist. 1976. V. 15. P. 723-725.
149. Clark R.P., Edwards M.S., Foster M.S. Effects of shade from multiple kelp canopies on an understory algal assemblage // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. V. 267. P. 107-119.
150. Colman J. The nature of the intertidal zonation of plants and animals // J. Marine Biol. Assoc. U. K. 1933. V. 2. P. 18-23.
151. Davison I.R., Pearson G.A. Stress tolerance in intertidal seaweeds // J. Phycol. 1996. V. 32. P. 197-211.
152. Dellow F. Intertidal ecology of Narrow Neck Reef, New Zealand (Studies in intertidal zonation, 3) // J. Pacif. Sci. 1950. V. 4. P. 4-10.
153. Dixon P.S., et Irvine L.M. Seaweeds of the British Isles. V. 1 Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. London, British Museum (Natural History), 1991. 252 p.
154. Doty M.S. Critical lido factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific coast // J. Ecology. 1946. V. 2. P. 27-31.
155. Evans R.G. The intertidal ecology of Cardigan Bay // J. Ecol. 1947a. V. 34. P.123-127.

156. Evans R.G. The intertidal ecology of selected localities in the Plymouth neighbourhood // *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 1947b. V. 1. P. 27-30.
157. Fan Xiao, Han Lijun and Zheng Naiyu. Seaweeds and Seaweed Industry in PR China // *Applied Phycology.* 1992. V. 9. P. 5-10.
158. Forbes E. Map of the distribution of marine life, illustrated chiefly by fishes, molluscs and radiata; showing also extent and limits of the homoiozoic belts // *A.K. Johnston's physical atlas of natural phenomena: 2nd ed.* Edinburgh; London: W. and A.K. Johnston. 1856 [1854]. Pl. 31.
159. Forbes E. On recent researches into the natural history of the British seas // *Ann Mag. Nat. Hist. Ser 2.* 1851. V. 7, N 21. P. 232-235.
160. Fork D.C., Bose S., Herbert S.K. Radiationless transitions as a protective mechanism against photoinhibition in higher plants and a red alga // *Photosynth Res.* 1986. V. 10. P. 327-333.
161. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase* version 4.2. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2016. [<http://www.algaebase.org>]
162. Hall C.A. Jr. Shallow-water marine climates and molluscan provinces // *Ecology.* 1964. V. 45, N 2. P. 226-234.
163. Harrison P.G., et Bigley R.E. The recent introduction of the seagrass *Zostera japonica* Aschers. and Graebn. To the Pacific coast of North America. // *Can. J. Fish. Aquatic Sc.* 1982. V. 39. P. 1642-1648.
164. Hasegawa Y. An ecological study of *Laminaria angustata* Kjellm. on the coast of Hidaka, prov. Hokkaido // *Bull. of the Hokk. Reg. Fish. Res. Lab.* 1962. V. 24. P. 116-138.
165. Hay M.E. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats // *Ecology.* 1981. V. 62. P. 739-750.
166. Hawkes M.W. et Scagel R.F. The marine algae of British Columbia and northern Washington: division Rhodophyta, class Phodophyceae, order Palmariales // *Can. J. Bot.* 1986. V. 64. P. 1148-1173.

167. Henkel S.K., Hofmann G.E. Differing patterns of hsp70 gene expression in invasive and native kelp species: evidence for acclimation-induced variation // *J. Appl Phycol.* 2008. V. 20. P. 915-924.
168. Hodgson L.M. Photosynthesis of the red alga *Gastroclonium coulteri* (Rhodophyta) in response to changes in temperature, light intensity, and desiccation // *J. Phycol.* 1981. V. 17. P. 37-42.
169. Hoek C., van den, Mann D.G. et Jahns H.M. *Algae: an introduction to phycology.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. 623 p.
170. Hunt L.J.H, Denny M.W. Desiccation protection and disruption: a trade-off for an intertidal marine alga // *J. Phycol.* 2008. V. 44. P. 1164-1170.
171. Inagaki K. A systematic study of the order Chordariales from Japan and its vicinity // *Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 1958. V. 4, N 2. 197 p.
172. Irving A.D., Connell S.D., Elsdon T.S. Effects of kelp canopies on bleaching and photosynthetic activity of encrusting coralline algae // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2004. V. 310. P. 1-12.
173. Ito K. Free amino-acids and peptides in marine algae // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1969. V. 1. P. 116-129.
174. Johansen H.W. *Bossiella*, a genus of articulated corallines (*Rhodophyceae, Cryptonemiales*) in the eastern Pacific // *Phycologia.* 1971. V. 10, N 4. P. 381-396.
175. Kanazawa H. Vitamin in algae // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1963. V. 7. P. 713-737.
176. Kawabata S. A list of marine algae from the Island of Shikotan // *Sci. Pap. Inst. Algol. Res., Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ.* 1936. V. 1. P. 119-212.
177. Kawai H., Kurogi M. The marine benthic algae flora of the Okhotsk coast of the Hokkaido // *Environ. Sci.* 1982. V. 5, N 11. P. 79-90.
178. Kawashima S. Taxonomic and distribution remarks on the Laminariaceous algae (Laminariales, Phaeophyta) of Japan – 24. Laminariaceae – *Laminaria* (3) – *Lam. japonica* // *Aquabiology.* 1990. V.12, N 3. P. 212-215.

179. Kimura T. Studies on marine agar-digesting bacteria // Bull. of the faculty of fisheries Hokkaido Univ. 1961. V. 12. P. 33-40.
180. Kinoshita T. The algae resources of Hokkaido Island and general characteristics of the ecology and the state of reproduction. 1943. V.38, № 8. 23 p.
181. Lane, C.E., Mayes, C., Druehl, L.D., Saunders, G.W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization // Journal of Phycology. 2006. V. 42. P. 493-512.
182. Lebednik P.A. The *Corallinaceae* of northwestern North America. I. *Clathromorphum Foslief* emend. Adey // Syesis. 1977. V. 9. P. 59-112.
183. Li R., Brawley S.H. Improved survival under heat stress in intertidal embryos (*Fucus* spp.) simultaneously exposed to hypersalinity and the effect of parental thermal history // Mar. Biol. 2004. V. 144. P. 205-213.
184. Lindstrom S.C., Cole K.M. A revision of the species of *Porphyra* (Rhodophyta: Bangiales) occurring in British Columbia and adjacent waters // Can. J. Bot. 1992. V. 70. P. 2066-2075.
185. Lindstrom S.C., Gabrielson P.W. Taxonomic and distribution notes on northeast Pacific Antithamnieae (Ceramiales, Rhodophyta) // Jpn. J. Phycol. 1989. V. 37. P. 221-235.
186. Lipkin Y., Beer S., Eshel A. The ability of *Porphyra linearis* (Rhodophyta) to tolerate prolonged periods of desiccation // Bot. Mar. 1993. V. 36. P. 517-523.
187. Matta J.L., Chapman D.J. Effects of light, temperature and desiccation on the net emersed productivity of the intertidal macroalga *Colpomenia peregrina* Sauv. (Hamel) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995. V. 189. P. 13-27.
188. Masuda M. A systematic study of the tribe Rhodomeleae (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // J. Fac. Sc., Hokkaido Univ., ser 5. 1982. V. 12. P. 147-158.

189. Mikami H. A systematic study of the Phylloporaceae and Gigartinaceae from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1965. V. 5, N 2. P. 181-285.
190. Mitsuzo T. Low molecular nitrogen compounds of marine algae // Bull. of the fac. Fish. Hokk. Univ. 1970. V. 21. P. 227-233.
191. Miyabe K. On the Laminariaceae of Hokkaido // Report to Fish. Dept. of Hokkaido-tyo Prefecture Government, Sapporo, 1902. N 3. 60 p.
192. Miyaji K. The occurrence of *Rhizoclonium riparium* and *R. tortuosum* (Chlorophyceae) on the coast of Hokkaido, Japan // Jpn. J. Phycol. 1992. V. 40. P. 167-172.
193. Miyaji K. et Hori T. The ultrastructure of *Spongomorpha duriuscula* (Acrosiphoniales, Chlorophyta), with special reference to the fragellar apparatus // Jpn. J. Phycol. 1984. V. 32. P. 307-318.
194. Murata K. Extractive compounds of marine algae // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1963. V. 2. P. 189-198.
195. Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. I // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1940. V. 46. Pt. 1. P. 1-137.
196. Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. II // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1941. V. 46. Pt. 2. P. 139-310.
197. Nakamura Y. Species of the genera *Ceramium* and *Campylaephora* especially those of Northern Japan // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1965. V. 5, N 2. P. 119-180.
198. Nelson W.A. Development, anatomy and reproduction of *Analipus japonicus* (Harv.) Wynne (Phaeophyta, Heterochordariaceae) // Bot. Mar. 1982. V. 25. P. 357-369.
199. Oates B.R. Photosynthesis and amelioration of desiccation in the intertidal saccate alga *Colpomenia peregrina* // Mar. Biol. 1985. V. 89. P. 109-119.
200. Ohmi H. The species of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* from Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1958 V. 6, N 1. 66 p.

201. Oishi K., Takagi M., Kunasaki N. et al. Quality of kombu, edible seaweeds belonging to the Laminariaceae. X. Distribution of extractive amino-acid in the blade of makombu, *L. japonica* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1967. V. 11. P. 1038-1043.
202. Okamura K. Icones of Japanese algae. Tokyo. 1912. Vol. 2. N IX. P. 143-165.
203. Okamura K. *Gelidium* and of Japan // Imperil fish. Inst. 1934. V. 29. P. 47-67.
204. Okamura K. Nippon Kaiso-shi (Marine flora of Japan). Tokyo. 1936. 964 p.
205. Okamura A., Tamura Y. et al. Quality of kombu, edible seaweeds belonging to the Laminariaceae // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1962. Vol. 11. P. 1123-1127.
206. Okasaki A. Seaweeds and their uses in Japan. Tokai Univ. Press, 1971. 165 p.
207. Padilla D.K. The importance of form: differences in competitive ability, resistance to consumers and environmental stress in an assemblage of coralline algae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. V. 79. P. 105-127.
208. Patrick T.M, Alyono1 M., Stites S. Bleaching of an intertidal coralline alga: untangling the effects of light, temperature, and desiccation // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. V. 416. P. 57-67.
209. Paw Z.Z. Competition, disturbance, and community organization. The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community // Ecol. Monogr. 1971. V. 4. P. 41-45.
210. Pietsch T., Bogatov V., Amaoka K., Zhuravlev Y.N., Barkalov V.Yu., Gage S., Takahashi H., Lelej A.S., Storozhenko S.Y., Minakawa N., Bennett D.J., Anderson T.R., Ohara M., Prosorova L.A., Kuwahara Y., Kholin S.K., Yabe M., Stevenson D.D.E. and MacDonald E.L. Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // J. Biogeogr. 2002. V. 30. P. 1297-1310.

211. Rao T.A., Rao S. Some aspects of intertidal ecology of Waltair coast // J. Zool. Soc. India. 1962. V. 14. P. 12-20.
212. Renn D.W. Seaweeds and biotechnology – insperable companions // 18 th Intern. Seaweed Sympos. Vancouver, Canada, 1989. P. 7-13.
213. Sailling P. Recent developments in the international seaweed industry // 17 th Intern. Seaweed Sympos. – Cape Town, South Africa, 2001. P. 84.
214. Saito Y. Studies on Japanese species *Laurencia* with special reference to their comparative morphology // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1967. V. 15, N 1. 81 p.
215. Sakai Y. On some species of *Spongomorpa* from Hokkaido, Japan // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1954. V. 4, N 1. P. 71-82.
216. Sakai Y. The species of *Cladophora* from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1954. V. 5, N 1. P. 1-104.
217. Sasaki H., Kawai H. Taxonomic revision of the genus *Chorda* based on sporophyte anatomy and molecular phylogeny // Phycologia, 2007. V. 46. P. 10-21.
218. Scrosati R., DeWreede R.E. The impact of frond crowding on frond bleaching in the clonal intertidal alga *Mazzaella cornucopiae* (Rhodophyta, Gigartinaceae) from British Columbia, Canada // J. Phycol. 1998. V. 34. P. 228-232.
219. Segi T. Systematic study of the genus *Polysiphonia* from Japan and its vicinity // J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie. 1951. V.1, N 2. P. 169-272.
220. Segawa S. Coloured illustrations of the seaweeds of Japan. Osaka: Hoikusha. 1965. 175 p.
221. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine algae of the Commander Islands. Preliminary remarks on the revision of flora. 1. Chlorophyta // Bot. Mar. 1997. Vol. 40. P. 1-8.
222. Setchell W.A., Gardner N.L. The marine algae of the Pacific coast North America. II. *Chlorophyceae* // Univ. Calif. Publ. Botany, 1920. V. 8, N 2. P. 139-375.

223. Setchell W.A., Gardner N.L. Phycological contributions. VII // Univ. Calif. Publ. Botany, 1924. V. 13. P. 1-13.
224. Setchell W.A., Gardner N.L. The marine algae of the Pacific Coast of North America. III. *Melanophyceae* // Univ. Calif. Publ. Botany, 1925. V. 8, N 3. P. 383-898.
225. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine algae of the Commander Islands. Preliminary remarks on the revision of the flora. II. (Phaeophyta) // Bot. Mar. 1997. V. 40. P. 9-13.
226. Silva P.C. Nomenclatural notes on *Agarum* (Laminariaceae, Phaeophyceae) // Jpn. Phycol. 1991. V. 39. P. 217-221.
227. Steneck R.S. et Paine R.T. Ecological and taxonomic studies of shallow-water encrusting Corallinaceae (Rhodophyta) of the boreal northeastern Pacific // Phycologia. 1986. V. 25. P. 221-240.
228. Tanaka T. The systematic study of the Japanese *Protofloridae* // Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ. 1952. V. 2, N 2. 92 p.
229. Taylor P.R., Hay M.E. Functional morphology of intertidal seaweeds: adaptive significance of aggregate vs. solitary forms // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1984. V. 18. P. 295-302.
230. Terada R., Yamamoto H. Review of *Gracilaria vermiculophylla* and other species in Japan and Asia // Taxonomy of Economic Seaweeds with reference to some Pacific species. Vol. VIII. / Eds Abbott, I.A., Mcdermid, K.J. La Jolla: California Sea Grant College, 2002. V.8. P. 215-224.
231. Tokida J. The marine algae from Robben Island (Kaihyo-to), Saghalien // Bull.School Fish., Hokkaido Imperial Univ. 1932. V.2. P. 1-34.
232. Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1954. V. 2. N 1. P. 1-264.
233. Tokida J. Marine algae epiphytic on *Laminariales* plants // Rep.Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. 1960. N 2. P. 73-105.
234. Ueda C. The morphology and taxonomy of algae. The Japanese fisheries encyclopedia. Tokyo, 1933. V. 5.

235. Yamada Y., Tanaka T. Marine algae in the vicinity of the Akkeshi marine biological station // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fc. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 1944. Vol. III, N 1. P. 47-77.
236. Yoshida T. Marine algae of Japan. Tokyo: Uchida Rokakuho Publishing Co., Ltd. 1998. 1222 p.
237. Yoshida T., Nakajima Y., Nakata Y. Preliminary check-list of marine benthic algae of Japan. II. Rhodophyceae // Jpn. J. Phycol., 1985. V. 33. P. 249-275.
238. Yoshida T., Nakajima Y., Nakata Y. Check list of marine algae of Japan (revised in 1990) // Jpn. J. Phycol., 1990. V. 38. P. 269-320.
239. Yoshida T., Yoshinaga K., Nakajima Y. Check-list of marine algae of Japan (revised in 1995) // Jpn. J. Phycol., 1995. V. 43. P. 115-171.
240. Yoshida T., Yoshinaga K., Nakajima Y. Check-list of marine algae of Japan (revised in 2000) // Jpn. J. Phycol., 2000. V. 48. P. 113-166.
241. Wu Chaoyuan. The Seaweed resources of China // Seaweed Resources of the World / Ed. A.T. Critchly and Masao Ohno. Kanagawa Intern. Fish. Centre., Jap. Int. Coop. Agency, 1998. P. 34-46.
242. Wynne M.J. Marine algae of Amchitka Island (Aleutian Islands). I. Delesseriaceae // Syesis 1970. V. 3. P. 95-144.
243. Wynne M. J. Concerning of the phaeophycean genera *Analipus* and *Heterochordaria* // Phycologia. 1971. Vol. 10, N 2 / 3. P. 169-175.
244. Wynne M.J. Records and notes on Alaskan marine algae. II. // Contr. Univ. Michigan Herb. 1987. V. 16. P. 223-232.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Аннотированный список видов литоральной флоры островов МКГ

Аннотированный список 120 видов (красные водоросли – 54, бурые – 40, зеленые – 21, морские травы – 5 видов) макрофитов литоральной зоны островов МКГ составлен по собственным и литературным данным. Названия видов и надвидовых таксонов макроводорослей и морских трав приводятся с учетом современных систематических воззрений (Lane et al., 2006; Селиванова и др., 2007; Селиванова, 2008; Guiry and Guiry, 2016).

Отдел **Rhodophyta**

Класс **Compsogonophyceae**

Порядок **Erythropeltidales**

Семейство **Erythrotrichiaceae** Smith

1. *Erythrotrichia carnea* (Dillwyn) J. Agardh

Нити однорядные, шириной 14-19 мкм. Подошва из 1-2-клеточных нитей. Клетки четырехугольные, с отношением ширины к длине 1:1-2. Микроэпифит красных и бурых водорослей. Встречается редко.

Местонахождение: о. Юрий, б. Широкая, август 2013 г.

Мультизональный вид.

2. *Erythrocladia irregularis* Rosenvinge

Слоевище – пластинка с неправильным контуром, 5—300 мкм в поперечнике. Отношение ширины к длине клеток 1:1-2,5.

Микроэпифит красных и бурых водорослей. Встречается редко.

Местонахождение: о. Юрий, б. Широкая, август 2013 г.

Мультизональный вид.

Класс **Bangiophyceae**

Порядок **Bangiales**

Семейство **Bangiaceae** Engler

3. *Boreophyllum pseudocrassum* (Yamada et Mikami) N. Kikuchi et M.

Miyata

Однослойные пластины толщиной до 140 мкм. Клетки располагаются одиночно или группами по 2-4 в общей оболочке. Одиночные клетки 25-

28x39-42 мкм. Альфа и бета-споры развиваются по краю пластины неровной широкой сплошной или прерывистой каймой.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, б. Церковная, август 2013 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Porphyra pseudocrasa* Yamada et Mikami (Перестенко, 1980 и др.).

4. *Porphyra ochotensis* Nagai

Однослойные пластины, клетки полигональные или округло-полигональные, расположены одиночно или в группах. Одиночные клетки 20-36,5x33-45 мкм, клетки в группах 14-28x14-31 мкм. Толщина пластины резко меняется за счет перехода от высоких клеток к плоским.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г., б. Крабовая, б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Амфибореальный широкобореальный вид.

5. *Pyropia pseudolinearis* (Ueda) N. Kikuchi, M. Miyata, M.S. Hwang et H.G. Choi

Однослойная пластина толщиной 31-70 мкм. С поверхности по пластине клетки округло-полигональные или полигональные, одиночные и по 2 в общей оболочке, 11-17x14-25 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, август 2013 г., б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Porphyra pseudolinearis* Ueda (Перестенко, 1980, 1994 и др.).

6. *Pyropia seriata* (Kjellman) N. Kikuchi et M. Miyata

Однослойные пластины толщиной 31-42 мкм, до 6 см в поперечнике. Альфа-споры развиваются по краю пластины, в пакетах по 2x2x4 штук, бета-споры развиваются в пакетах по 2x2x8 штук.

Местонахождение: о. Шикотан, б. Крабовая, август 2013 г.

Приазиатский субтропическо-низкобореальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Porphyra seriata* Kjellman (Перестенко, 1980, 1994 и др.).

7. *Wildemanina miniata* (C.Agardh) Foslie

Двуслойная пластина шириной 5-20 см, толщиной до 100 мкм. Мелкие клетки 19,5-28x28-33, 5 мкм. Самые длинные из них имеют узкоовальную форму. По пластине клетки одиночные и парные, толсто- или тонкостенные, в верхней половине пластины чаще четырехугольные.

Местонахождение: о. Зеленый, м. Глушневского, август 2013 г.

Бореально-арктическо-нотальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Porphyra miniata* (Перестенко, 1980, 1994 и др.).

8. *Wildemanina variegata* (Kjellman) De Toni

Двуслойная пластина, от округлой до овальной и широколинейной, цельная или рассеченная длиной 10-60 см, шириной 5-20 см., толщиной 42-123 мкм. По пластине клетки округлые, округло-полигональные толсто- и тонкостенные, одиночные и в группах по 2-8. На срезе клетки с отношением ширины к длине 1:0,5-3.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, август 2013 г.; б. Снежкова, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Porphyra variegata* (Перестенко, 1980, 1994 и др.).

Порядок **Corallinales**

Семейство **Corallinaceae** Lamouroux

9. *Bossiella compressa* Kloczsova

Слоевидное растение высотой 4-6 см. В его верхней части членики заметно уплощены. Ветвление дихотомическое и перистое. На члениках двумя рядами развивается (2)4-6(8) крупных конических концептакулов.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г., б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, июль 1987 г.

Приазийский низкобореальный вид.

10. *Clathromorphum circumscriptum* (Strömfelt) Foslie

Корки толщиной до 1-3 см, обычно меньше 10 см в диаметре. Выросты и бороздки на поверхности не образуются; края неровные, плотно прилегают к субстрату. Края соприкасающихся корок образуют рельефные швы. Споровые концептакулы располагаются густо, в виде четкого пятна в центре слоевища. Гипоталий тонкий, в основном из восходящих нитей.

Местонахождение: б. Гольцова, б. Снежкова, июль 1987 г.

Широкобореально-арктический вид.

11. *Clathromorphum compactum* (Kjellman) Foslie

Корочки округлые, плотно прилегающие к субстрату, в диаметре до 5-10 см. и толщиной 2 см. Края соприкасающихся корок неровные, неутолщенные. Поверхность корок без выростов. Гипоталий тонкий, преимущественно из восходящих нитей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г., б. Отрадная, б. Димитрова, июль 1987 г.

Тихоокеанский низкобореальный вид.

12. *Clathromorphum loculosum* (Kjellman) Foslie

Корки неопределенной формы, с лопастным и складчатым свободным краем в диаметре 10-30 см и толщиной более 2 см, легко отстающие от субстрата. Поверхность гладкая, без бороздок, повторяющая неровности субстрата. Гипоталий толстый, из восходящих и нисходящих нитей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г., б. Отрадная, б. Димитрова, июль 1987 г.

Широкобореально-арктический вид.

13. *Clathromorphum reclinatum* (Foslie) Adey

Корочка округлая или овальная, часто изогнутая длиной до 1,8 см, шириной 0,7 см, толщиной 0,1-2 мм. Гипоталий тонкий, из восходящих нитей. Эпифит членистых кораллиновых и других водорослей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Димитрова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

14. *Corallina pilulifera* Postels et Ruprecht

Обызвествленные розоватые кустики до 4–5 см длины. От слоевища отходят разветвленные вертикальные побеги длиной 4-9 см. в его верхней части членики сливаются. Встречается редко, биомасса незначительна.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая; о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Димитрова, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

15. *Lithophyllum dispar* (Foslie) Foslie

Небольшие гладкие корочки в поперечнике до 1 см и толщиной до 0,5 мм, полностью или частично окутывающие слоевище хозяина. Гипоталлий состоит из столбчатых клеток 15-80x8-11 мкм, периталий – из клеток меньших размеров, длиной до 70 мкм и толщиной до 10 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.

Тихоокеанский широкобореально-тропический вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Titanoderma dispar* (Клочкова, 1996 и др.).

16. *Pachyarthron cretaceum* (Postels et Ruprecht) Manza

Обызвествленные серо-фиолетовые членистые, дихотомически разветвленные кустики длиной до 6 см, отходят от массивной распростертой корки. Членики в верхней и средней частях слоевища цилиндрические, в нижней части – короткоцилиндрические или округлые.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная и б. Димитрова, июль 1987 г. Редкий вид с незначительной биомассой.

Бореально-субтропическо-нотальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Bossiella cretacea* (Клочкова, 1996). По данным молекулярно-генетических исследований образцы *P. cretaceum* с американского побережья северной Пацифики отнесены к синонимам вида *Corallina officinalis* L. (Hind et al., 2014). Статус курильских образцов требует уточнения.

17. *Pneophyllum fragile* Kützing

Корочки в диаметре 0,1-1,7 мм, толщиной 30 мкм, бесформенные, сливающиеся и налегающие друг на друга. Гипоталлий плотный.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.

Мультизональный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее был известен как *Pneophyllum lejolisii* (Клочкова, 1996 и др.).

18. *Pneophyllum japonicum* Kloczova et Demeshkina

Корочки округлые, гладкие в диаметре 1,5-3,7 мм, в центральной части 2-3-слойные с ровными более светлыми однослойными краями. Сливаются редко, друг на друга не налегают.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, август 2013 г.

Приазийский низкобореальный вид.

19. *Pneophyllum zostericola* (Foslie) Kloczova

Корочки 2-3 мм в поперечнике, толщиной 75-230 мкм, сливающиеся, выцветающие. В стерильных корочках периталлий развит слабо, края без периталлия. Клетки первого или второго нижнего слоя периталлия высокие.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Церковная, август 2013 г.

Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид.

Порядок **Palmariales**

Семейство **Palmariaceae** Guiry

20. *Devaleraea microspora* (Ruprecht) O.N.Selivanova et Klochkova
Кожистые, трубчатые розовато-фиолетовые разветвленные и

неразветвленные слоевища до 12–14 см длины. Стенка слоевища образована 1-2 слоями крупных, овальных клеток.

Редкий вид с незначительной биомассой.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России был известен как *Halosaccion microsporum* Ruprecht (Перестенко, 1980 и др.).

21. *Devaleraea yendoi* (Lee) Kützing

Пленчатые полые мешочки 8-14 см длины, 0,5-4,5 см ширины, сужены в основании, с короткой цилиндрической ножкой и небольшой дисковидной подошвой. Стенка слоевища образована 2-3 слоями овальных клеток.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, август 2013 г., б. Отрадная, б. Крабовая, б. Димитрова, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России был известен как *Halosaccion yendoi* Lee (Клочкова, 1996).

22. *Halosaccion glandiforme* (Gmelin) Ruprecht

Слоевище длиной 6-13 см, шириной 1,5-4 см, мешковидное, тонкопленчатое или кожистое, обычно неразветвленное, с круглой, но широкой верхушкой. Клетки сердцевины 30-110 мкм. На одной подошве образуется несколько мешков.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

23. *Halosaccion hydrophorum* (Postels et Ruprecht) Kützing

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.

Слоевище длиной 6-13 см, шириной 1,5-4 см, мешковидное, пленчатое или кожистое. Сердцевина 3-5слойная с клетками 14-70x17-112 мкм. На одной подошве образуется несколько мешков.

Приазийский широкобореальный вид.

24. *Palmaria marginicrassa* Lee

Слоевище длиной 15-20 см, шириной 3-8 см, обратноланцевидное или обратнойцевидное с округлой суженой верхушкой. Сердцевина в 3-8 слоев с клетками 35-180 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Горобец, б. Церковная, август 2013 г., июль 1987 г.

Приазийский широкобореальный вид.

25. *Palmaria stenogona* (Perestenko) Perestenko

Слоевище длиной 10-40 см, кожистое, простое или сближенно-дихотомически или пальчато разветвленное по верхнему краю. Ветви с приостренными или сужеными верхушками шириной 1-70 мм. Сердцевина состоит из крупных бесцветных клеток в диаметре 100-500 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Горобец, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Димитрова, июль 1987 г.

Приазийский широкобореальный вид.

Порядок **Gracilariales**

Семейство **Gracilariaceae** Nägeli

26. *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss

Слоевище длиной 20-25 см, узкое, вальковатое. Ветви неправильно поочередные шириной 1-2 мм, длинные, заостренные к вершине, покрытые веточками сходного строения.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, август 2013 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Замечание: В дальневосточных морях России ранее указывался как *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss и *G. confervoides* (Linnaeus) Greville (Перестенко, 1980, 1994 и др.).

27. *Gracilariopsis longissima* (Gmelin) Steentoft, Irvine et Farnham

Слоевище образует довольно крупные кустики высотой 12-20 см, мало или обильно разветвленное, прикрепляется небольшой подошвой, от которой поднимается несколько вертикальных побегов. На поперечном срезе плотно соединенные бесцветные клетки окружены 2-3 рядами мелких клеток.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России указывался как *G. verrucosa* и *G. confervoides* (Перестенко, 1980, 1994 и др.). В настоящее время эти виды считаются синонимами *G. longissima* (Terada, Yamamoto, 2002).

Порядок **Ahnfeltiales**

Семейство **Ahnfeltiaceae** Maggs et Pueschel

28. *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Makienko

Слоевище грубонитевидное, без органов прикрепления, длиной 10-13 см, ветвление неправильно дихотомическое, ветви цилиндрические, толщиной 0,3-0,45 мм. Нити внутренней части слоевища плотно сомкнуты. Клетки сердцевины с отношением ширины к длине до 1:10-13, располагаются прямыми рядами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Порядок **Gigartinales**

Семейство **Dumontiaceae** Bory

29. *Constantinea rosa-marina* (Gmelin) Postels et Ruprecht

Пластина тонкая, в диаметре 4-11 см, имеет разветвленный, кольчатый стволик толщиной 2-4 мм, прикрепляется подошвой. Клетки сердцевины длиной до 2 мм, толщиной 20-30 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.; б. Крабовая, б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид.

30. *Constantinea subulifera* Setchell

Пластина тонкая, округлая в диаметре до 30 см. Стволик неправильно поочередно разветвленный толщиной 2-4 мм с редко дихотомически разветвленными кустиками высотой 10-12 см, на вершинах которых развиваются мутовки пролификаций.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Снежкова, б. Маячная июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

31. *Dumontia contorta* (Gmelin) Ruprecht

Слоевище нежное, густо разветвленное длиной 3-15 см, нитевидное или цилиндрическое до сдавленного, скрученного и курчавого по краю. К субстрату прикрепляется подошвой. Ветвление неправильное, преимущественно в верхней половине главного побега.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая июль 1987 г.

Амфибореальный широкобореальный вид.

Замечание: В дальневосточных морях России ранее указывался как *Dumontia incrassata* (O.F.Müller) J.V.Lamouroux (Перестенко, 1980 и др.)

32. *Masudaphycus irregularis* (Yamada) Lindstrom

Слоевище мягкое, дернинное длиной 10-25 см. многочисленные побеги развиваются от одного бородавчатого основания. Ветвление обильное дихотомическое. Нити центрального пучка тонкие, густо переплетены. Клетки внутреннего слоя коры округлые.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Дельфин, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореально-субтропический вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях был известен как *Farlowia irregularis* Yamada (Перестенко, 1980 и др.).

33. *Neodilsea yendoana* Tokida

Пластина пленчатая, кожистая длиной 7-30 см, шириной 2-18 см, неправильной формы, цельная или рассеченная на лопасти с клиновидным основанием и маленькой дисковидной подошвой. Имеет неровную поверхность, часто выцветающую в верхней части.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, б. Маячная, июль 1987 г.

Приазиатский широкобореальный вид.

Семейство **Tichocarpaceae** Kylin

34. *Tichocarpus crinitus* (Gmelin) Ruprecht

Слоевище плотное, почти плоское или уплощенное длиной 5-25 см. ветвление двустороннее, неправильно дихотомическое, поочередное. Ветви линейные, шириной 1-4 мм с тонкими заостренными верхушками.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Дельфин, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Семейство **Endocladaceae** Kylin

35. *Gloiopeltis furcata* (Postels et Ruprecht)

Слоевище высотой 1-20 см выцветающее, мягкохрящеватое. Ветвление в трех плоскостях, сближено одностороннее и супротивное. Ветви прямые или серповидно согнутые. Центральная нить внутренней части слоевища извилистая, от нее отходят мутовки дихотомически разветвленных нитей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Горобец, б. Дельфин, б. Церковная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Семейство **Gigartinaceae** Crouan et Crouan

36. *Chondrus armatus* (Harvey) Okamura

Слоевище длиной 10-20 см, преимущественно поочередно или односторонне и супротивно разветвленное. Ветви линейные, плоские, уплощенные и почти цилиндрические, шириной 1,5-4 мм, толщиной 1-1,5 мм. Пролификации цилиндрические, шиповидные, разветвленные.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, август 2013 г.

Приазиатский низкобореально-субтропический вид.

37. *Chondrus pinnulatus* (Harvey) Okamura

Упругие, вальковатые, неправильно или дихотомически разветвленные кустики высотой 15-20 см. боковые ветви узколинейные шириной 0,3-0,5 см. Сердцевина образована плотно сомкнутыми нитями из удлиненных клеток.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, о. Юрий, б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Дельфин, б. Снежкова, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

38. *Mazzaella japonica* (Mikami) Hommersand

Слоевище длиной до 30 см, хрящеватое, дихотомически, пальчато 1-6 раз разветвленное, иногда пролиферирующее по краю. Лопасты простые длиной до 15 см, шириной 8-10 см. Клетки сердцевины с отростками, образующимися при боковом соединении соседних клеток.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России был известен как *Rhodoglossum japonicum* Mikami (Перестенко, 1980 и др.).

39. *Mazzaella parksii* (Setchell et Gardner) Hughey, Silva, Hommersand

Слоевище длиной 10-25 см, хрящеватое, выцветающее в верхней части со сливяного до желтоватого цвета, пальчато, сближено дихотомически 1-4 раза разветвленное. Клетки сердцевины нитевидные и палочковидные толщиной 2-5 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, б. Церковная, о. Юрий, б. Широкая, август 2013 г., о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Снежкова, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях ранее указывался как *Iridaea cornucopiae* Postels et Ruprecht (Перестенко, 1980 и др.) и позднее как *Mazzaella cornucopiae* (Postels et Ruprecht) Hommersand (Перестенко, 1994 и др.).

др.). С 2001 г., после молекулярно-генетических исследований, *Mazzaella cornisporiae* считается синонимом *Mazzaella parksii* (Hughey et al., 2001).

Семейство **Phylloporaceae** Nägeli

40. *Mastocarpus pacificus* (Kjellman) Perestenko

Слоевище длиной 3-13 см, хрящеватое, выцветающее. Ветви линейные и узкоклиновидные, шириной 1,5-15 мм, нередко желобчатые. Клетки сердцевины 15-25x70-200 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Порядок **Rhodymeniales**

Семейство **Rhodymeniaceae** Harvey

41. *Sparlingia pertusa* (Postels et Ruprecht) Saunders, Strachan et Kraft

Пластина тонкоперепончатая по краю и поверхности иногда пролиферирующая длиной 20-70 см, шириной 15-25 см, толщиной 120-300 мкм. Прикрепляется подошвой. Внутренняя часть образована 1-2 слоями крупных, бесцветных клеток. Клетки сердцевины 28-65x55-225 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Церковная, август 2013 г.

Широкобореально-арктический вид.

Замечание. Ранее был известен как *Rhodymenia pertusa* (P. et R.) J. Ag. (Перестенко, 1980 и др.).

Порядок **Ceramiales**

Семейство **Ceramiaceae** Dumortier

42. *Campylaephora crassa* (Okamura) Nakamura

Слоевище мягкое и мягкохрящеватое длиной 10-15 см. ветвление обычно двустороннее, дихотомическое, правильное и неправильное, конечные участки ветвей прямые, слегка вогнуты внутрь, обильно покрыты адвентивными веточками.

Местонахождение: о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.

Приазиатский низкобореально-субтропический вид.

Семейство **Wrangeliaceae** J. Agardh

43. *Neoptilota asplenioides* (Turner) Kylin

Слоевище уплощенное или плоское, многократно неправильно и попеременно разветвленное, длиной 20-30 см. Ветви первых порядков более или менее уплощенные, ветви последних – плоские. Ветви с ребром.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Церковная, о. Юрий, б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

44. *Ptilota filicina* J. Agardh, 1976

Слоевище уплощенное, многократно попеременно разветвленное длиной 20-30 см. Главная ось и боковые ветви узколинейные, уплощенные или плоские. По краям основных ветвей развиваются пары боковых ветвей, одна из которых ограниченного роста и имеет зубчатые края.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Семейство **Delesseriaceae** Borg

45. *Tokidadendron bullatum* (Gardner) Wynne

Слоевище кустистое длиной 5-10 см. Пластинчатые пролификации мягкие, пленчатые, овальные длиной 2-5 см, шириной 0,4-1,5 см, с гладким волнистым краем и хорошо заметными парными боковыми жилками.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России указывался как *Tokidadendron kurilense* (Ruprecht) Perestenko (Перестенко, 1994 и др.).

Семейство **Rhodomelaceae** J.E. Areschoug

46. *Laurencia nipponica* Yamada

Слоевище цилиндрическое, мягкохрящеватое, длиной 15-30 см, с заметным по всему слоевищу побегом шириной 1-4 мм. Ветвление

неправильно поочередное. Ветви 1-3 порядка покрыты короткими веточками ограниченного роста. Клетки сердцевины имеют линзообразные утолщения в оболочках.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, август 2013 г.

Приазиатский низкобореально-тропический вид.

47. *Neorhodomela aculeata* (Perestenko) Masuda

Кустики высотой 7-13 см, с небольшой подошвой. Главная ось и боковые побеги вальковатые, толщиной до 1,8 мм. Они покрыты простыми, короткими, шиповатыми веточками толщиной до 500 мкм, расположенными густо спирально.

Местонахождение: о. Юрий: б. Широкая, о. Зеленый: м. Глушневский, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России указывался как *Rhodomela larix* subsp. *aculeata* Perestenko и *Neorhodomela larix* subsp. *aculeata* (Perestenko) Perestenko (Перестенко, 1980, 1994 и др.).

48. *Neorhodomela oregona* (Doty) Masuda

Слоевище длиной 5-10 см, прикрепляется обширной подошвой, от которой вырастает по несколько или по многу побегов шириной 0,6-0,75 мм. Ветвление 3-6 порядков. Молодые побеги и ветви неограниченного роста покрыты шипиками.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

49. *Neosiphonia japonica* (Harvey) Kim et Lee

Слоевище грубонитевидное длиной 5-12 см, прикрепляется подошвой или ризоидами от стелющейся части побега. Ветвление неправильное

поочередное, односторонне, дихотомическое. Членики, составляющие слоевище, образованы центральными и 4 периферическими сифонами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, август 2013 г.

Низкобореально-субтропическо-нотальный вид.

Замечание. Данный вид ранее был известен как *Polysiphonia japonica* Harvey (Перестенко, 1980 и др.).

50. *Odonthalia annae* Perestenko

Слоевище в нижней части почти вальковатое, в верхней – уплощенное и плоское, без ребра, жесткое, длиной 5-10 см высотой. Ветвление поочередное, одностороннее и пучковатое. Боковые ветви узколинейные, шириной 0,7-1,5 мм, густо покрытые отогнутыми простыми и сложными веточками ограниченного роста.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Приазиатский широкобореальный вид.

51. *Odonthalia corymbifera* (Gmelin) Greville

Кустики плотные, плоские, неправильно и попеременно разветвленные в одной плоскости, высотой 10-25 см, с небольшой подошвой. Боковые ветви узколинейные, шириной 2-4 мм, с округлыми пазухами, слабо заметной центральной жилкой и многочисленными сложными веточками ограниченного роста. Шипики веточек клиновидные и изогнутые.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Приазиатский широкобореальный вид.

52. *Odonthalia ochotensis* (Ruprecht) J. Agardh

Плоские, пленчатые, очередно разветвленные кустики высотой 5-30 см, с небольшой подошвой. Боковые ветви расставленные, узколинейные, шириной 1-1,5 см, с округлыми пазухами, слабо выпуклой центральной

жилкой, простыми и сложными веточками ограниченного роста. Простые ветви имеют вид шипиков.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Приазиатский широкобореальный вид.

53. *Polysiphonia morrowii* Harvey

Слоевище грубо- или тонконитевидное длиной 10-22 см, прикрепляется ризоидами от побега и коротких стелющихся ветвей-столонов. Побег заметен почти по всему слоевищу. Ветвление поочередное, ветви отходят под острым углом. Ветви 1-2 порядка оголенные или с короткими крючковидными веточками, 3-го и последующих порядков – с многочисленными изогнутыми у вершины веточками.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский низкобореально-субтропический вид.

54. *Pterosiphonia bipinnata* (Postels et Ruprecht) Falkenberg

Слоевище длиной 3-25 см, прикрепляется несептированными ризоидами, которые не отделяются от перицентральных клеток. Ветвление поочередное, 5-6 порядков. Центральная ось и боковые ветви без коры. Веточки длиной 2-4 мм, с шипиками 1-3 порядков.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.; б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Отдел **Ochrophyta**

Класс **Phaeophyceae**

Порядок **Sphacelariales**

Семейство **Sphacelariaceae** Decaisne

55. *Sphacelaria rigidula* Kützinger

Темно-бурые, жесткие, поочередно разветвленные кустики высотой до 1 см и толщиной 50 мкм, у основания прикрепляются ризоидами. Главная ось и боковые ветви полисифонные.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях был известен как *Sphacelaria furcigera* Kützing (Перестенко, 1980 и др.).

Порядок **Desmarestiales**

Семейство **Desmarestiaceae** (Thuret ex Le Jolis) Kjellmann

56. *Desmarestia intermedia* Postels et Ruprecht

Бурые или темно-коричневые, жесткие, многократно попеременно разветвленные кусты высотой до 80 см. главная ось и боковые побеги у основания цилиндрические, вальковатые толщиной до 2 мм. Ветви одиночные или в пучках по две-три. Прикрепляются к субстрату конусовидной подошвой.

Местонахождение: о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.

Приазиатский широкобореальный вид.

57. *Desmarestia kurilensis* Yamada

Светло-бурые или оливковые, мягкие, многократно супротивно разветвленные кусты высотой 16-70 см. главная ось у основания толщиной до 1,5 мм. Ветви 1 порядка уплощенные или плоские, последующих – более тонкие. Прикрепляется к субстрату хорошо развитой конической подошвой.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

58. *Desmarestia viridis* (Müller) Lamouroux

Светло-бурые или оливковые, поникающие, обильно разветвленные кустики высотой 15-80 см с хорошо выраженной главной осью. Ветвление попеременное по всем направлениям. Прикрепляется к субстрату хорошо развитой конической подошвой.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Отрадная, август 2013 г., б. Отрадная, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях был известен как *Dichloria viridis* (Müller) Greville (Перестенко, 1980 и др.).

Порядок **Ectocarpales**

Семейство **Acinetosporaceae** Hamel

Семейство **Pylaiellaceae**

59. *Pylaiella littoralis* (Linnaeus) Kjellman

Светло-коричневые или темно-коричневые мягкие, слизистые кустики длиной 7-9 см, образованные однорядно, супративно разветвленными нитями. Боковые ветви прутьевидные, отходят от основной оси под острым или почти прямым углом.

Местонахождение: о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Церковная, б. Маячная, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Семейство **Chordariaceae** Greville

60. *Chordaria flagelliformis* (Müller) C. Agardh

Темно-коричневые почти черные цилиндрические или слабо уплощенные, попеременно разветвленные, плотные, слизистые шнуры длиной 10-30 см и более. Боковые ветви длинные, оттопыренные. Центральная часть слоевища образуется пучком продольных нитей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Крабовая, б. Церковная, б. Димитрова, июль 1987 г.

Бореально-арктическо-нотальный вид.

61. *Chordaria gracilis* Setchell et Gardner

Светло-бурые или темно-бурые шнуровидные, обильно разветвленные кустики высотой до 50 см. Главный побег отчетливо выражен, боковые ветви

очень длинные 2-3 порядков, вальковатые, толщиной до 1 мм, отходят под острым углом.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

62. *Coilodesme californica* (Ruprecht) Kjellman

Сердцевина состоит из 1-2 слоев клеток. Встречается как эпифит саргассовых водорослей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, август 2013 г., б. Отрадная, б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид.

63. *Coilodesme cystoseirae* (Ruprecht) Setchell et Gardner

Слоевище мешковидное, округлое. Эпифит *Stephanocystis crassipes*.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, август 2013 г.

Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид.

64. *Coilodesme japonica* Yamada

Светло-бурые или оливковые нежные, тонкостенные мешочки длиной 12-20 см, шириной 0,6-4 см с небольшой дисковидной подошвой. Стенка слоевища состоит из 4-7 рядов крупных, овальных, бесцветных клеток.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Дельфин, б. Церковная, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 года.

Приазиатский низкобореальный вид.

65. *Dictyosiphon foeniculaceus* (Hudson) Greville

Светло-оливковые или темно-бурые, нежные, густо разветвленные кустики длиной до 25 см и более. Ветви 1 порядка в нижней части слоевища длиннее, чем в верхней. Клетки центральной части длиннотрубчатые, их длина в 17 и более раз больше ширины.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Гольцова, б. Дельфин, июль 1987 г.

Мультизональный вид.

66. *Leathesia marina* (Lyngbye) Decaisne

Оливково-бурые, слизистые, подушкообразные, распростертые или полусферические, бугристые коркообразные слоевища в диаметре 5-6 см. Сердцевина образуется пучком дихотомически разветвленных, соединенных между собой нитей.

Местонахождение: о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г., о. Шикотан: б. Гольцова, б. Дельфин, июль 1987 г.

Мультизональный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях был известен как *Leathesia difformis* (L.) Aresch. (Перестенко, 1980 и др.)

67. *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville

Темно-бурые, жесткие, волнистые по краю пластины длиной до 20 см, шириной 4 см. Образуются двумя слоями округлых клеток 70x50 мкм. Пучки волосков, развивающихся на поверхности пластины, густо сегментированы.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Церковная, о. Юрий: б. Широкая, о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.

Мультизональный вид.

68. *Saundersella simplex* (Saunders) Kylin

Буровато-зеленые цилиндрические, неразветвленные, слизистые шнуры длиной до 17 см, толщиной 5 мм, с дисковидной подошвой. Центральная часть слоевища образуется пучком продольных нитей с длиннотрубчатыми, прямыми или извилистыми клетками.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

69. *Sphaerotrichia divaricata* (C.Agardh) Kylin

Оливково-бурые очередно или супротивно разветвленные, слизистые шнуры длиной 7-12 см, толщиной 1-2 мм, отходящие по одному или несколько от одной дисковидной подошвы. Ветви 1 порядка длинные, второго – короткие, оттопыренные.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Гольцова, июль 1987 г.

Амфиборельный бореально-нотальный вид.

Семейство **Scytosiphonaceae** (Thuret) Foslie

70. *Colpomenia peregrina* (Sauvageau) Hamel

Бурые, кожистые, тонкостенные полые шары 2-6 см в поперечнике. Стенка слоевища образована 2-3 слоями крупных бесцветных клеток. Многочисленны одноклеточные булавовидные парафизы.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, июль 1987 г., б.

Бореально-субтропическо-нотальный вид.

71. *Petalonia fascia* (Müller) Kuntze

Оливковые или бурые пленчатые, слегка волнистые по краям, клиновидно суженные у основания пластины длиной 6-17 см, шириной 0,5-0,5 см с маленькой дисковидной пластиной. Внутренняя часть слоевища образована 2-3 слоями крупных клеток 50-33x23-17 мкм.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, август 2013 г., б. Крабовая, июль 1987 г.

Широкобореально-арктическо-нотальный вид.

72. *Petalonia zosterifolia* (Reinke) Kuntze

Бурые или оливковые, нежные, слегка скрученные, клиновидно суженные у основания лентовидные пластины длиной 3-15 см, шириной 0,5-3 см, образуется 5-7 слоями удлиненных клеток.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Широко бореально-арктическо-нотальный вид.

73. *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) J. Agardh

Бурые тонкостенные трубки длиной 4-25 см, шириной 0,2-0,7 см с небольшой подошвой и редкими поперечными перетяжками. Внутренняя полость окружена несколькими слоями крупноклеточных нитей, к наружной поверхности размеры клеток уменьшаются.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Дельфин, б. Церковная, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Церковная, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 г.

Мультизональный вид.

Порядок **Ralfsiales**

Семейство **Ralfsiaceae** Farlow

74. *Analipus filiformis* (Ruprecht) Papenfuss

Рыжевато-бурые слоевище с трубчатыми побегами высотой 3-6 см, толщиной 0,7-2 мм с 1-2 короткими боковыми выростами или без них.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, август 2013 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

75. *Analipus japonicus* (Harvey) Wynne

Оливково-бурое слоевище с побегами высотой 10-40 см, с полостью и многочисленными боковыми ветвями 1 порядка до 5 см длиной.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, б. Церковная, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Церковная, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

76. *Ralfsia fungiformis* (Gunnerus) Setchell et Gardner

Рыжевато-коричневые, кожистые, хорошо отделяющиеся от субстрата корки 1-3,5 см в поперечнике, одиночные или налегающие друг на друга и образующие общую пластину 5-7 см в диаметре. Сверху корки образуются радиальные и концентрические полосы и складки, снизу – ризоиды.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Дельфин, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Порядок **Laminariales**

Семейство **Chordaceae** Dumortier

77. *Chorda asiatica* Sasaki et Kawai

Оливковые или бурые, упругие неразветвленные, вальковатые шнуры, зауженные у вершины основания длиной до 2,5 м, 0,5 см в диаметре, с небольшой подошвой. Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, б. Дельфин, о. Юрий: б. Широкая, о. Зеленый: м. Глушневого, август 2013 г.

Приазиатский широкобореальный вид.

Замечание: Ранее в дальневосточных морях России указывался как *Chorda filum* (Linnaeus) Stackhouse (Перестенко, 1980 и др.)

Семейство **Costariaceae** Lane, Mayes, Druehl et Saunders

78. *Costaria costata* (C. Agardh) Saunders

Бурые или оливковые, кожистые, широколинейные пластины длиной 70 см и более, шириной 20 см и более с пятью продольными заметно выступающими ребрами, которые сходятся у основания и переходят в цилиндрический стволик длиной 6-15 см. Пластина в промежутках между ребрами с мелкими выпуклостями и вмятинами.

Местонахождение: о.Шикотан, б.Отрадная, август 2013 г., июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Семейство **Agaraceae** Dumortier

79. *Agarum clathratum* Dumortier

Крупное слоевище до 0,4-1 м высоты, 50 см ширины. Пластина с многочисленными перфорациями, прикрепляется пучком разветвленных развитых ризоидов. Центральная жилка выпуклая или уплощенная шириной до 1,7 см.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Церковная, август 2013 г.

Широкобореально-арктический вид.

Замечание: В дальневосточных морях России ранее указывался как *Agarum cribrorum* Borg (Перестенко, 1980 и др.).

Семейство **Alariaceae** Greville

80. *Alaria angusta* Kjellman

Пластина тонкая, линейная, в верхней части с поперечными разрывами, в нижней плавно переходящая в черешок, длиной до 0,7 м и шириной 15 см. Центральная жилка выпуклая. Стволик слабо сдавленный.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.; б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

81. *Alaria marginata* Postels et Ruprecht

Бурые или оливковые, кожистые, волнистые по краю пластины длиной до 0,3 м и шириной до 4 см, суженные у основания, с центральной жилкой, переходящей в цилиндрический стволик. Прикрепляется ризоидами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Церковная, август 2013 г.; б. Отрадная, июль 1987 г.

Широкобореально-арктический вид.

Семейство **Pseudochordaceae** Yamada, Tokida et Inagaki

82. *Pseudochorda nagaii* (Tokida) Inagaki

Буровато-оливковые или коричневые, жесткие, неразветвленные, слегка скрученные полые шнуры высотой 25-40 см, толщиной 3-4 мм. Прикрепляется к субстрату маленькой дисковидной подошвой.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, б. Дельфин, о. Юрий: б. Широкая, о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.; б. Крабовая, б. Снежкова, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Семейство **Laminariaceae** Borg

83. *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin) J. Agardh

Слоевище образует толстый, уплощенный стволик треугольной формы, переходящий в ремневидную пластину длиной 2,7 м и шириной 5 см с чуть заметной более толстой и широкой средней полосой. Прикрепляется ризоидами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Церковная, б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

84. *Arthrothamnus kurilensis* Ruprecht

Коричнево-бурые кожистые, многочисленные пластины длиной до 4 м, шириной 4-8 см, отходящие по одной от дважды или трижды дихотомически разветвленного стебелька. Прикрепляется мощными ризоидами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

85. *Laminaria yezoensis* Miyabe

Слоевище состоит из пластины, стволика, дисковидной подошвы. Текстура пластин упругая, поверхность ровная, без булей и складок. Ее основание ширококлиновидное, округлое. Черешок упругий, черного цвета.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Гольцова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

86. *Saccharina angustata* (Kjellman) Selivanova, Zhigadlova et Hansen

Пластина кожистая, узколинейная длиной 40-70 см, шириной 4-10 см с цилиндрическим стволиком длиной 4-5 см, резко переходящим в пластину. В молодом возрасте пластина с двумя слабо заметными рядами булей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Дельфин, о. Зеленый: м. Глушневский, август 2013 г.; б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Замечание. В дальневосточных морях был известен как *Laminaria angustata* Kjellm. (Перестенко, 1980 и др.). На основании молекулярно-генетических исследований ряд дальневосточных видов *Laminaria* переведены в род *Saccharina* (Lane et al., 2006; Селиванова и др., 2007).

87. *Saccharina gyrata* (Kjellman) Lane, Mayes, Druehl et Saunders

Слоевище состоит из светло- темно-оливковой линейной, овальной пластины длиной от 0,45 до 2,0 м, шириной 7- 15 см; стволика длиной 2- 5см, в нижней части цилиндрической, в верхней – уплощенной формы и нежных ризоидов, располагающихся несколькими кольцами в основании черешка.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Горобец, о. Юрий: б. Широкая, о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Амфибореальный низкобореально-субтропический вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях был известен как *Kjellmaniella gyrata* Kjellm. (Дзизюров и др., 2008).

88. *Saccharina japonica* (Areschoug) Lane, Mayes, Druehl et Saunders

Пластина оливкового цвета, кожистая, длиной 2-3,5 м, шириной 20-35 см, линейно-ланцетовидная. Нижние края слегка асимметричны. Среднее поле толстое и широкое, ограничено с двух сторон складками. Стволик цилиндрический или сдавленный в нижней части. Прикрепляется ризоидами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Горобец, б. Дельфин, о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.; б. Крабовая, б. Церковная, б. Снежкова, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях был известен как *Laminaria japonica* Aresch. (Перестенко, 1980 и др.)

89. *Saccharina kurilensis* C.E.Lane, C.Mayes, Druehl et G.W.Saunders

Слоевище состоит из кожистой пластины длиной 1,5-3,0 м от светло- до темно-оливкового цвета с округлым основанием, имеющим тонкие края, множественные складки, налегающие друг на друга. Срединная полоса составляет 1/3-1/5 от общей ширины с 4 выпуклыми складками между которыми располагаются три канавки. Стволик толстый, в верхней части уплощенный, длиной 10-13 см. Ризоиды многократно разветвлены.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Церковная, август 2013 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях был известен как *Cymathaere japonica* Miyabe et Nagai (Дзизюров и др., 2008).

90. *Saccharina sculpera* Lane, Mayes, Druehl et Saunders

Слоевище состоит из пластины лентовидной формы, длиной 0,6-2,5 м, шириной 10-85 см светло- и темно-оливкового цвета. Ширина срединной полосы составляет 1/3-1/4 общей ширины, края которой слабо волнистые. Стволик короткий, длиной 4-10 см, в нижней части – цилиндрический, в верхней – сдавленный. Ризоиды толстые, разветвленные.

Местонахождение: о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.

Приазиатский низкобореально-субтропический вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях был известен как *Kjellmaniella crassifolia* Miyabe (Дзизюров и др., 2008).

Порядок **Fucales**

Семейство **Sargassaceae** Kützing

91. *Sargassum miyabei* Yendo

Обильно разветвленные кусты высотой 0,5-1 м, прикрепляющиеся ризоидообразной подошвой, цилиндрическим стволиком толщиной 0,5-0,7 см. в нижней части слоевища многочисленные мелкие филлоиды, в средней и верхней – рецептакулы, мелкие листочки и воздушные пузыри с небольшим шипиком на конце.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, август 2013 г.

Приазиатский низкобореально-тропический вид.

92. *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, Rousseau et T.Thibaut

Крупные кусты высотой 0,5-3 м, прикрепляющиеся к грунту конусовидной подошвой. В нижней части развиваются филлоиды, в верхней – воздушные четковидные пузыри, рецептакулы и мелкие ветви.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Горобец, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г., о. Шикотан: б. Крабовая, б. Отрадная, б. Дельфин, б. Церковная, б. Снежкова, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России был известен как *Cystoseira crassipes* (Turn.) Ag. (Перестенко, 1980 и др.).

Fam. **Fucaceae** Linnaeus

93. *Fucus evanescens* C. Agardh

Бурые, дихотомически разветвленные, уплощенные кустики, высотой 5-10 см и более с дисковидной подошвой. Ветви толщиной 0,7-1 см с хорошо выраженной центральной жилкой и рецептакулами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Горобец, б. Дельфин, б. Церковная, о. Юрий: б. Широкая, о. Зеленый: м. Глушневский,

август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Дельфин, б. Церковная, б. Снежкова, июль 1987 г.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

94. *Silvetia babingtonii* (Harvey) De Toni

Оливковые кустики, дихотомически разветвленные высотой 5-20 см и более с коротким стволиком и дисковидной подошвой. Ветви цилиндрические, без средней жилки шириной 3-6 мм, с рецептакулами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Церковная, б. Снежкова, б. Маячная, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России был известен как *Pelvetia wrightii* Okam. (Перестенко, 1980 и др.).

Отдел **Chlorophyta**

Класс **Ulvophyceae**

Порядок **Cladophorales**

Семейство **Cladophoraceae** Wille

95. *Chaetomorpha ligustica* (Kützing) Kützing

Нити короткие или длинные, прямые или скрученные, неразветвленные или с 2-3 основными ветвями и многочисленными боковыми короткими ризоидными веточками. Клетки шириной 20-40 мкм, отношение длины к ширине 1-3:1.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013; о. Шикотан: б. Крабовая, б. Дельфин, б. Маячная, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России указывался как *Chaetomorpha cannabina* (Areschoug) Kjellman и *Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kützing (Виноградова, 1979; Клочкова и др., 2009 и др.).

96. *Chaetomorpha linum* (Müller) Kützing

Светло- или темно-зеленые нити длиной 10-40 см, жесткие, иногда прикрепленные или прямостоячие в виде скоплений тины. Толщина нитей от

основания к вершине изменяется не более чем в 2 раза. Клетки в нижней части нитей цилиндрические, со слабо выраженными перетяжками.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, август 2013 г.; б. Дельфин, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

97. *Chaetomorpha moniligera* Kjellman

Ярко-зеленые или бледно-зеленые нити 5-30 см длины, прикрепленные, прямостоячие или лежащие с дисковидным основанием с неглубокими лопастями. Клетки в нижней части нитей цилиндрические, отношение длины к ширине 2-4:1.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, август 2013 г.

Приазиатский низкобореально-субтропический вид.

98. *Cladophora opaca* Sakai

Темно-зеленые или буроватые, жесткие кустики высотой 1-4 см, образованные однорядными, дихотомически разветвленными нитями. У клеточных сегментов длина превышает ширину в 2-7 и более раз.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Церковная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.

Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид.

99. *Cladophora speciosa* Sakai

Блеклые, поникшие кустики высотой 15 см и более, образованные однорядными, дихотомически разветвленными нитями. Длина клеточных сегментов превышает ширину в 5-15 раз. Верхушки ветвей прямые.

Местонахождение: о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.

Приазиатский широкобореально-тропический вид.

100. *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey

Темно-зеленые, вялые нити шириной до 30 мкм, неразветвленные. У клеточных сегментов длина превышает ширину в 1-4 раза. Перетяжки в местах соединения клеток не образуются.

Местонахождение: о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.

Мультизональный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России указывался как *Rh. riparium* и *Rhizoclonium implexum* (Dillwyn) Kützing (Виноградова, 1979 и др.).

Порядок **Ulothrichales**

Семейство **Ulothrichaceae** Kützing

101. *Acrosiphonia duriuscula* (Ruprecht) Yendo

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, август 2013 г., б. Дельфин, июль 1987 г.

Темно-зеленые, жесткие, распадающиеся на отдельные пучочки кустики высотой 3-7 см, ветвление одностороннее. Боковые ветви прямые с округлой вершиной, отходят от основных ветвей под острым углом. Клетки нитей цилиндрические, с толстыми слоистыми оболочками.

Тихоокеанский широкобореальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России указывался как *Spongomorpha duriuscula* (Ruprecht) Collins (Коженкова, 2009; Selivanova, Zhigadlova, 1997 и др.).

102. *Protomonostroma undulatum* (Wittrock) Vinogradova

Светло-зеленые, однослойные, складчатые пластины высотой 5-9 см, шириной 5-10 мкм с клиновидным основанием, прикрепляется небольшим базальным диском.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Церковная, август 2013 г.

Бореально-субтропическо-нотальный вид.

103. *Spongomorpha aeruginosa* (Linnaeus) Hoek

Вид указывается по сборам 1987 г.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Гольцова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Мультизональный вид.

104. *Ulotrix flacca* (Dillwyn) Thuret

Ярко-зеленые, однорядные, неразветвленные нити шириной 35-50 мкм. Длина клеток в верхней и средней частях равна или в 1,5-3,5 раза меньше ширины. Ширина нити в верхней части увеличивается почти в 2,5 раза.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Гольцова, б. Димитрова, июль 1987 г. Широко бореально-арктическо-субтропический вид.

Порядок **Ulvales**

Семейство **Gomontiaceae** De Toni

105. *Monostroma crassidermum* Tokida

Светло-зеленые однослойные мешочки, цельные, чаще разорванные до основания 5-7 см и более в поперечнике. Основание воронковидное с небольшим базальным диском. Клетки с поверхности у основания слоевища слабо удлинённые с длинными ризоидными отростками.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Гольцова, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 г.

Приазийский широкобореальный вид.

106. *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock

Светло-зеленые однослойные мешочки, цельные или разорванные почти до основания до 10 см в поперечнике. Основание в виде широкой воронки, с небольшим базальным диском. Клетки с поверхности у основания слоевища вытянуты.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, о. Юрий: б. Широкая, о. Зеленый: м. Глушневского, июль 1987 г., о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая.

Приазийский широкобореальный вид.

Семейство **Kornmanniaceae** Golden et Cole

107. *Blidingia chadefaudii* (Feldmann) Bliding

Светло-зеленые однослойные трубки с неровной вздутой поверхностью, суженным основанием высотой 0,5-5 см, до 0,3 см в диаметре. Оболочки клеток, обращенные к полости слоевища, слоистые, сильно утолщенные.

Местонахождение: о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Дельфин, б. Димитрова, б. Маячная, июль 1987 г.

Мультизональный вид.

108. *Blidingia minima* (Naegeli) Kylin

Светло-зеленые однослойные трубки высотой 1-1,5 см, 0,1-0,5 см в поперечнике, неразветвленные или с редкими ветвями, прикрепляются небольшим базальным диском. На срезе оболочки клеток не утолщены.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, б. Дельфин, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, июль 1987 г.

Широкобореально нотальный вид.

109. *Kornmannia leptoderma* (Kjellman) Bliding

Светло-зеленые нежные, тонкие, однослойные пластины длиной 2-5 см, шириной 0,5-1 см с волнистыми складчатыми краями. Основание трубчатое, с небольшим базальным диском.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Гольцова, б. Димитрова, июль 1987 г.

Широко бореально-арктическо-субтропический вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России был известен как *Kornmannia zostericola* (Tilden) Bliding (Виноградова, 1979 и др.).

Семейство **Ulvaceae** Lamouroux

110. *Ulva intestinalis* (Linnaeus) Nees

Темно-зеленое или светло-зеленое слоевище, простое или с редкими пролификациями в нижней части, длиной 20-80 см, шириной 0,1-6 см. Клетки с поверхности 4-6-угольные, расположенные беспорядочно. Ризоидные клетки округлые, крупнее и темнее остальных.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.

Мультизональный вид.

Замечание. Ранее был известен как *Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Nees (Виноградова, 1979 и др.).

111. *Ulva lactuca* Linnaeus

Темно-зеленые, двуслойные, округлые или овально-удлиненные пластины 10-20 см или более в поперечнике с короткой цилиндрической

ножкой и базальным диском. Клетки на поперечном срезе прямоугольные, их длина в 1-3 раза больше ширины.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Дельфин, б. Горобец, б. Церковная, о. Зеленый: м. Глушневского, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, б. Гольцова, б. Дельфин, б. Димитрова, июль 1987 г.

Мультизональный вид.

Замечание. В дальневосточных морях России ранее указывался как *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht (Виноградова, 1979 и др.).

112. *Ulva linza* Linnaeus

Узколанцетовидные или ланцетовидные, двуслойные пластины длиной 13-20 см, шириной 0,5-5 см, с остатками полости в основании и по краю. Основание клиновидное, с небольшим базальным диском.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, август 2013 г.

Мультизональный вид.

Замечание. Ранее был известен как *Enteromorpha linza* (Linnaeus) J. Agardh (Виноградова, 1979 и др.).

113. *Ulva prolifera* (Müller) J. Agardh

Светло-зеленые, обильно разветвленные кустики, состоящие из однослойных уплощенных трубок длиной 20 см и более, шириной 0,1-0,8 см. прикрепляются небольшим базальным диском. Клетки с поверхности угловатые с одним пиреноидом или продольными и поперечными рядами.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, август 2013 г., июль 1987 г.

Мультизональный вид.

Замечание. Ранее был известен как *Enteromorpha prolifera* (Müller) J. Agardh (Виноградова, 1979 и др.).

114. *Ulvaria splendens* (Ruprecht) Vinogradova

Буровато-зеленые или грязно-бурые, тонкие, однослойные, волнистые по краю пластины длиной 10-30 см, шириной 3-8 см с короткой

цилиндрической ножкой и небольшим базальным диском. Клетки с поверхности угловатые, беспорядочные, на срезе округло-прямоугольные.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Крабовая, август 2013 г., б. Отрадная, июль 1987 г.

Амфиборельный бореально-нотальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях указывался как *Ulvaria fusca* (Wittrock) Vinogradova (Yoshida, 1998 и др.).

Порядок **Ctenocladales**

Семейство **Ulvellaceae** Schmidle

115. *Ulvella scutata* (Reinke) Nielsen, O'Kelly et Wyszor

Слоевище дисковидное или неправильных очертаний. Клетки по краю пластины уплощенные, неправильно прямоугольные или клиновидные, заметно вытянуты в длину. В середине пластины клетки вытянуты в высоту.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Горобец, август 2013 г.; б. Дельфин, июль 1987 г.

Бореально-тропическо-нотальный вид.

Замечание. Ранее в дальневосточных морях России был известен как *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Marchewianka (Виноградова, 1979 и др.).

Отдел **Tracheophyta**

Класс **Monocots**

Порядок **Alismatales**

Семейство **Cymodoceaceae** Hooker

116. *Phyllospadix iwatensis* Makino

У основания побега обильный буроватый «войлочек». Листья жесткие, длиной 100-180 см, шириной 1,2-3,5 мм непрозрачные, с едва заметным жилкованием, снизу выпуклые. Верхушки листьев заостренные.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, о. Юрий: б. Широкая, август 2013 г.; о. Шикотан: б. Крабовая, б. Гольцова, б. Димитрова, б. Горобец, июль 1987 г.

Приазиатский низкобореально-субтропический вид.

Семейство **Zosteraceae** Linnaeus

117. *Zostera asiatica* Miki

Листья вегетативных побегов ярко-зеленые шириной 7-12 мм с 7-11 жилками на верхушке с широкой, но не глубокой выемкой. Корневище вальковатое, ползущее. От каждого узла с двух сторон отходит по 6-8 корней.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Дельфин, август 2013 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

118. *Zostera caespitosa* Miki

Растение с коротким корневищем, на котором тесно сближены в виде дерновин вегетативные побеги. Листья шириной 5-8 мм с 5-7 жилками, на верхушке выемчатые.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, август 2013 г.

Приазиатский низкобореальный вид.

119. *Zostera japonica* Asch. et Graebn.

Растение с ползучим корневищем. Листья шириной 0,7-1,6 мм с 3 жилками, из которых боковые сливаются или почти сливаются с краем.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Отрадная, б. Горобец, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Дельфин, июль 1987 г.

Субтропическо-бореальный вид.

120. *Zostera marina* Linnaeus

Растение с ползучим корневищем. Листья ярко-зеленые шириной 3-56 мм с воздухоносными полостями, ровным краем с 3-5 жилками, на верхушке закругленные. Корневище коричневое, вальковатое, ползучее, в каждом узле с двух сторон по 8-10 тонких нитей.

Местонахождение: о. Шикотан: б. Крабовая, б. Горобец, б. Дельфин, август 2013 г.; б. Отрадная, б. Дельфин, июль 1987 г.

Приазиатский субтропическо-бореальный вид.