

**На правах рукописи**

**ЦУРПАЛО Александра Петровна**

**МАКРОБЕНТОС ЛИТОРАЛИ БУХТЫ КРАБОВОЙ  
(ОСТРОВ ШИКОТАН, КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)  
И ЕГО МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ**

03.00.18 – гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Владивосток**

**2009**

Работа выполнена в Лаборатории хронологии Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Научный руководитель                      доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Звягинцев Александр Юрьевич

Официальные оппоненты:                доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Латыпов Юрий Яковлевич

доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Зезина Ольга Николаевна

Ведущая организация                      Санкт-Петербургский государственный  
университет

Защита состоится 25 декабря 2009 г. в 12 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс: 8(4232) 310-900; электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан    ноября 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Литораль, или осушенная зона, расположена в сфере воздействия приливов. За ее нижнюю границу принимается ноль глубин, за верхнюю – наибольшее повышение приливного уровня. На эту зону воздействуют две среды – воздушная и водная. На литорали, в отличие от других зон моря, наиболее резко выражены суточные и сезонные колебания температуры, солености, увлажнения и других факторов среды (Кусакин, 1977).

В результате непостоянства условий в пределах осушенной зоны вырабатывается стойкая, эврибионтная фауна и флора, обладающая приспособлениями к неблагоприятным условиям среды. Например, литоральные животные могут длительное время оставаться на воздухе, не погибая, а водоросли продолжают фотосинтезировать в воздушной среде. Под воздействием прилива многие водоросли мельчают, становятся тоньше, у некоторых образуются корковые формы, у моллюсков происходит утолщение раковины и т.д. (Гурьянова и др., 1930). Некоторые исследователи отмечают, что литораль населена не только собственно литоральными, но и типично сублиторальными, чисто водными, и супралиторальными, наземными формами (Мокиевский, 1953). Доступность литорали для непосредственного наблюдения и исследования во время отлива, а также своеобразие условий обитания являются причинами ее интенсивного изучения.

**Актуальность исследований.** Многолетние исследования состава и структуры сообществ макробентоса литорали в настоящее время являются особенно актуальными в связи с усилением антропогенной нагрузки на морские акватории и сокращением биоразнообразия морской биоты.

Литоральная биота Курильских островов, расположенных в сейсмически активной зоне Мирового океана, является уникальной моделью для изучения тектонических воздействий на прибрежные сообщества. Так, в 1994 г. в районе о-ва Шикотан произошло сильное землетрясение, остров на 0.5 м погрузился в океан, и литораль на 1/3 своей высоты оказалась под водой.

Одним из элементов структуры литоральной биоты как показателя состояния сообществ являются трофические группировки. При загрязнении органическими веществами в прибрежных сообществах происходит эвтрофикация биотопов и наблюдается рост общей биомассы бентоса, при этом видовое богатство уменьшается, увеличивается роль детритофагов и снижается сестонофагов (Кусакин, 1994).

**Цель работы.** Выявить состав, структуру, закономерности распределения и многолетние изменения макробентоса на литорали б. Крабовой о-ва Шикотан (южные Курильские острова) под воздействием антропогенных и природных факторов.

**Задачи исследования:**

1. Выявить таксономический и биогеографический состав макробентоса на литорали б. Крабовой.
2. Выделить и изучить особенности распределения литоральных сообществ бухты.
3. Определить трофологические характеристики массовых видов литоральных животных в районе исследования.
4. Проанализировать изменение состава, распределения сообществ и трофических группировок макробентоса литорали б. Крабовой в условиях прогрессирующего антропогенного загрязнения.
5. Проанализировать изменение состава, распределения сообществ и трофических группировок макробентоса при тектоническом воздействии.

**Научная новизна.** Впервые проанализирована зонально-биогеографическая структура макробентоса б. Крабовой и ее многолетние изменения;

за столь длительный период (с 1949 по 1997 гг.) получены данные о многолетних изменениях состава, распределения сообществ макробентоса и трофических группировок на островной литорали дальневосточных морей при антропогенном загрязнении;

получены данные об изменениях состава, распределения сообществ макробентоса и трофических группировок литорали при тектоническом воздействии;

получены трофологические характеристики 17 массовых видов литоральных животных южных Курильских островов;

выявлено 47 новых видов макробентоса для района исследований.

**Теоретическая и практическая значимость.** Изучение состава и распределения литоральных сообществ позволит прогнозировать изменение состояния биоты при антропогенном загрязнении, а также проследить восстановление сообществ в районах, подверженных тектоническим воздействиям. Полученные оригинальные результаты могут быть включены в курсы лекций по гидробиологии и экологии в высших учебных заведениях.

**Личный вклад автора.** Автор принимал личное участие в проведении экспедиций на литораль б. Крабовой в 1987 и 1997 гг., сборе и обработке проб, сборе и анализе животных для трофологических исследований. Автор принимал непосредственное участие в постановке цели и задач исследования, анализе результатов и формулировании выводов и обобщений.

**Апробация работы.** Материалы и результаты исследования были представлены на VIII съезде Гидробиологического общества РАН (г. Калининград, 2001 г.), на

Дальневосточной конференции «Сохранение морской биоты» (г. Владивосток, 2005 г.), на VIII дальневосточной конференции по заповедному делу (г. Благовещенск, 2007 г.), на Научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова «Современное состояние водных биоресурсов» (г. Владивосток, ТИНРО-центр, 2008 г.), на X съезде Гидробиологического общества при РАН (г. Владивосток, 2009 г.), на годовых конференциях ИБМ ДВО РАН, на Объединенном Гидробиологическом, Экологическом и Ихтиологическом семинаре ИБМ ДВО РАН (г. Владивосток, 2009 г.).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 7 статей в журналах, рекомендованных ВАК и 1 монография.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация изложена на 252 страницах и состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы, включающего 246 источников, из них 68 на иностранных языках. Текст иллюстрирован 8 таблицами и 37 рисунками. Приложение на 66 страницах включает 35 таблиц.

**Благодарности.** Самую искреннюю и глубокую благодарность приношу академику О.Г. Кусакину (ИБМ ДВО РАН) и д.б.н. М.Н. Соколовой (ИО РАН, г. Москва) за методическое руководство и бесценные советы. Автор благодарен своему научному руководителю А.Ю. Звягинцеву за помощь и замечания на всех этапах работы над диссертацией. Особую благодарность выражаю сотрудникам ИБМ ДВО РАН А.В. Мощенко за помощь при статистической обработке материала, Г.М. Каменеву, М.Б. Ивановой, В.Я. Кавуну за критические и полезные замечания при подготовке рукописи, И.Р. Левенец, М.И. Некрасовой, И.Л. Алапыкиной за редактирование систематических списков. Выражаю свою искреннюю признательность всем специалистам ИБМ ДВО РАН, КФ ТИГ ДВО РАН, ТИНРО-центра, принимавшим участие в таксономической идентификации материала и всем коллегам за советы и моральную поддержку.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЛИТОРАЛИ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ**

Рассмотрена история исследования литорали Курильских островов. Биологические исследования литорали Курильских островов условно разделены на три этапа. I этап (1947–1962 гг.) – исследование таксономического состава и распределения литорального макробентоса, в основном, по качественным сборам (Кусакин, 1956, 1958а, б, 1969, 1970а, 1978; Кусакин и др., 1974; Кусакин, Чавтур, 2000а, б; Кафанов и др., 2004). II этап (1963–1967 гг.) – включает количественный учет животных и растений. В исследованиях особое внимание уделено разработке методик сбора и количественного учета мейо- и микробентоса (Кусакин, 1970; Кусакин и др., 1974; Кусакин, Тараканова, 1977). III этап –

описание ранее не исследованных участков литорали Курильских островов (в том числе зоны газогидротермальной активности) и изучение многолетних изменений литорального макробентоса (Кусакин, 1994; Кусакин и др., 1999а, б; Кусакин, Цурпало, 1999; Латышев и др., 1999; Цурпало, 2008, 2009; и др.).

## **ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ**

В главе приведены сведения о климате Курильских островов. Гидрологический режим Южно-Курильского района формируется в результате взаимодействия значительно отличающихся по свойствам вод течений Оясио и Куроисио. Глава содержит физико-географический очерк о-ва Шикотан и б. Крабовой. Рассмотрены вариации основных абиотических факторов в районе исследования.

## **ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Материалом послужили сборы, выполненные автором во время экспедиций на литорали б. Крабовой в 1987 и 1997 гг. (рис. 1). Было изучено 6 участков, различающихся по степени прибойности и характеру грунта: 1 и 2 участки расположены на входных мысах, участки 3 и 4 – в средней части бухты, участок 5 – в расширенной и участок 6 – в кутовой части бухты. Всего было собрано 183 пробы макробентоса, из них 158 количественных и 25 качественных. Для сравнения состава и структуры макробентоса в разные годы были использованы архивные материалы Лаборатории хорологии и литературные данные (Кусакин, 1958, 1961, 1978; Кусакин, Цурпало, 1999).

Количественную съемку 1987 и 1997 гг. выполняли на тех же шести участках, где проводились качественные сборы в 1949 и 1954–1955 гг. и количественные – в 1963 г. Общий объем проб, собранных разными исследователями на литорали б. Крабовой, составляет 543, (196 – количественных, 347 – качественных). Работы проводили по общепринятой методике хорологических литоральных исследований (Кусакин и др., 1974). На изучаемом участке выполняли гидробиологический разрез перпендикулярно береговой линии. Предварительно визуально оценивали распределение литоральных сообществ, выделяя их по доминирующим (часто поясообразующим) видам макробентоса. При сборе количественных проб пробные площадки ограничивали металлическими рамками площадью 100, 250, 500 и 1000 см<sup>2</sup>. В сообществах мелких равномерно распределенных организмов брали меньшие по размерам рамки (1–2 пробы), чем в сообществах относительно крупных видов или видов встречающихся разреженно (2–3 пробы).

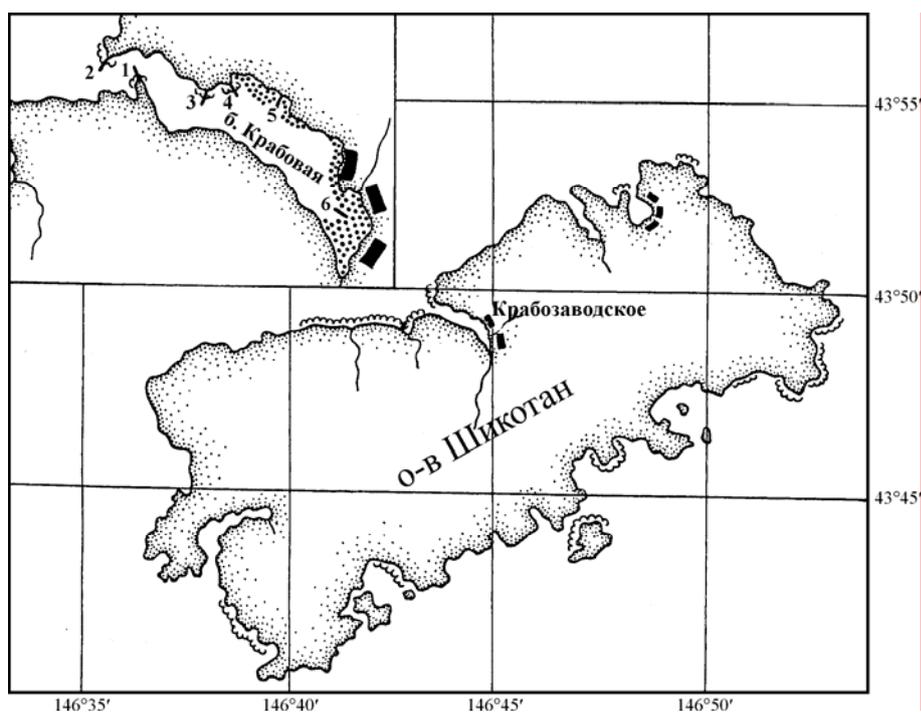


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1–6 – участки гидробиологических разрезов, выполненных в 1949, 1954–1955, 1963, 1987 и 1997 гг.: 1 – м. Южный Входной, 2 – м. Северный Входной, 3 – м. Брекчиевый, 4 – м. Ближний Входной, 5 – расширенная часть, 6 – кутловая часть б. Крабовой.

Для отмытки проб макробентоса от грунта использовали почвенные сита. Собранные пробы разбирали, организмы просчитывали и, обсушив на фильтровальной бумаге, взвешивали на аптекарских весах с точностью до 10 мг; крупные растения взвешивали на технических весах с точностью до 1 г. Полученные данные экстраполировали на 1 м<sup>2</sup>. Коллекции фиксировали 75% спиртом и 4% формалином.

Для зонально-географического анализа видов использовали общепринятую классификацию (Кусакин и др., 1997).

Материалом для изучения трофологических характеристик послужили сборы 16 массовых видов беспозвоночных и 2 видов рыб в 1987 и 1989 гг. Исследовано 812 экз. животных (628 – с пищей). Животных собирали в местах их наибольшей плотности, фиксировали формалином или спиртом. При исследовании состава пищевого комка была использована методика, предложенная и разработанная А.А. Шорыгиным (1952) для количественной оценки питания рыб и впоследствии примененная Е.П. Турпаевой (1953) при исследовании беспозвоночных. Содержимое пищеварительного тракта извлекали и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0.001 г. Для каждого вида определяли пищевой спектр, вычисляли средний общий индекс наполнения пищеварительного тракта, доленое соотношение компонентов в общем объеме пищевого комка и частоту их

встречаемости. Показатель трофической значимости компонентов комка определяли по формуле, предложенной Цихон-Луканиной (1986):

$$I = (v + w)/2$$

где  $I$  – показатель трофической значимости, %;  $v$  – доля компонента в общем объеме пищевого комка, %;  $w$  – частота встречаемости пищевого компонента, %. Индекс пищевого сходства получали, суммируя наименьшие процентные значения компонентов в общем объеме пищевого комка сравниваемых видов.

Для анализа количественных данных использован пакет статистических программ PRIMER v5 (Clarke, Gorley, 2001). Дендрограммы построены методом Уорда с использованием коэффициента Брея–Кертиса. Значимость различий выделенных кластеров оценивалась  $R$ -статистикой непараметрического однофакторного дисперсионного анализа.

#### **ГЛАВА 4. СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАКРОБЕНТОСА НА ЛИТОРАЛИ БУХТЫ КРАБОВОЙ**

Одной из главных причин разнообразия растительного и животного мира южных Курильских островов следует считать влияние течения Соя (Ушаков, 1951; Бобков, 2004), а также разнообразие биономических типов, фаций и сложная морфология скалистой литорали. В данной главе обобщены и проанализированы собственные и литературные данные по исследованию литорального макробентоса одной из бухт о-ва Шикотан за почти полувековой период (с 1949 по 1997 гг.).

**4.1. Таксономический состав макробентоса.** За все время исследований по собственным и литературным данным на литорали б. Крабовой о-ва Шикотан выявлен 341 вид макробентоса, относящийся к 248 родам, 159 семействам, 75 отрядам, 26 классам и 15 типам и подтипам (табл. 1). Это составляет более трети всех видов животных и растений (916), отмеченных на литорали южных Курильских островов (Кусакин и др., 1997). Выявлен 91 вид водорослей из трех отделов и 3 вида цветковых. Наибольшим числом представлены красные водоросли – 45 видов. Из животных на литорали бухты встречено 78 видов червей, по 60 – ракообразных и моллюсков, 17 – кишечнополостных, 9 видов рыб, по 7 – губок, иглокожих и мшанок. Другие группы животных представлены незначительным числом видов. Общее количество видов макробентоса в бухте в 1949, 1954–1955, 1963, 1987 и 1997 гг. составляло 154, 177, 187, 151 и 106 соответственно

**4.2. Биогеографический состав макробентоса.** Побережье южных Курильских островов относится к Айнской провинции низкобореальной Айнской (или Северо-Японской) подобласти тихоокеанской бореальной области.

## Таксономический состав макробентоса литорали б. Крабовой

Тип/подтип	Класс	Отряд	Семейство	Род	Вид
Rhodophyta	2	8	13	28	45
Phaeophyceae	1	6	15	21	28
Chlorophyta	1	3	6	10	18
Magnoliophyta	1	1	1	2	3
Spongia	1	4	5	6	8
Cnidaria	3	5	10	14	17
Nemertea	1	2	2	3	4
Sipuncula	1	1	1	1	1
Annelida	1	10	21	53	73
Mollusca	3	16	33	42	60
Crustacea	3	8	35	44	60
Bryozoa	1	3	5	7	7
Echinodermata	3	6	6	7	7
Tunicata	1	1	1	1	1
Vertebrata	1	2	5	9	9
Итого: 15	26	75	159	248	341

Зонально-биогеографический анализ показывает, что макробентос литорали б. Крабовой сформирован в основном бореальными видами (66%). Из них тихоокеанские широкобореальные виды составляют 26%, приазиатские низкобореальные – 19%, приазиатские широкобореальные – 12% и амфибореальные широкобореальные – 9%. Относительно тепловодный комплекс (12%) представлен в основном приазиатскими субтропическо-низкобореальными, холодноводный (17%) – бореально-арктическими видами. Доля широко распространенных в Мировом океане видов невелика и в среднем не превышает 5%.

Наблюдаются незначительные вариации в биогеографическом составе населения макробентоса литорали бухты. В 1949, 1954–1955, 1963, 1987 гг. число широкобореальных видов составляет 51, 48, 46, 47% соответственно, из них тихоокеанских широкобореальных – 32, 29, 28, 31%, приазиатских широкобореальных – 12, 10, 13, 10%, амфибореальных широкобореальных – 7, 9, 5, 6%, доли приазиатских низкобореальных видов примерно равны – 14, 16, 17, 17% и сходны с таковыми бореально-арктических видов – 16, 17, 13, 16%. В 1949 и 1954–1955 гг. доля относительно тепловодных видов составляет– 11%, в 1963 г. – 13%, в 1987 г. – 10%.

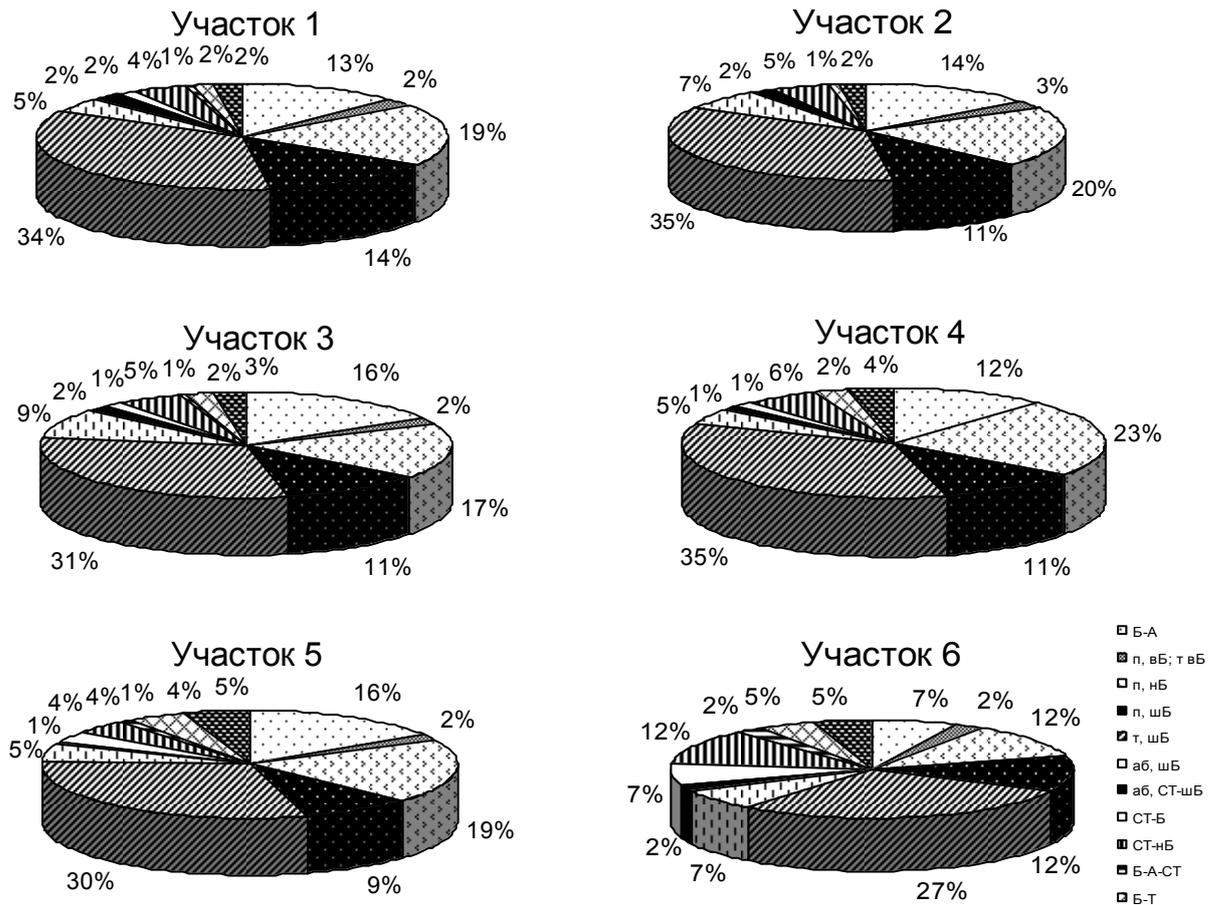


Рис. 2. Зонально-биогеографическая структура различных участков литорали б. Крабовой. Виды: Б-А – бореально-арктические; п, вБ – приазиатские высокобореальные; т, вБ – тихоокеанские, высокобореальные; п, нБ – приазиатские низкобореальные; п, шБ – приазиатские широкобореальные; т, шБ – тихоокеанские широкобореальные; аб, шБ – амфибореальные, широкобореальные; аб, СТ-шБ – амфибореальные субтропическо-широкобореальные; СТ-Б – приазиатские субтропическо-бореальные, тихоокеанские субтропическо-бореальные, субтропическо-бореальные; СТ-нБ – приазиатские субтропическо-низкобореальные, тихоокеанские субтропическо-низкобореальные, амфибореальные субтропическо-низкобореальные; Б-А-СТ – бореально-арктические-субтропические; Б-Т – бореально-тропические и низкобореально-тропические. Участки: 1 – мыс Южный Входной, 2 – мыс Северный Входной, 3 – мыс Брекчиевый, 4 – мыс Ближний Входной, 5 – расширенная часть, 6 – кутовая часть бухты.

Такая зонально-биогеографическая структура макробентоса вполне согласуется с гидрологическим режимом данной акватории, который резко меняется по сезонам. Летом южно-курильское мелководье, к которому примыкает северо-западное и юго-западное побережья о-ва Шикотан, заполнено сильно прогретыми и относительно солеными япономорскими водными массами, поступающими сюда с течением Соя, зимой – водными массами холодного течения Оясио (Ушаков, 1951; Бобков, 2004).

В 1997 г. на фоне общего уменьшения видового богатства макробентоса в результате землетрясения отмечено увеличение доли широкобореальных видов (56%), в основном за

счет тихоокеанских широкобореальных (39%). Следует отметить, что количество бореально-тропических видов значительно сокращается (с 6 до 1 вида). Доли других биогеографических групп почти не меняются.

По участкам общее количество видов изменяется в более широком диапазоне. Пять из шести исследованных участков литорали б. Крабовой довольно сходны между собой по соотношению зонально-географических групп (рис. 2). Значительно отличается от других участков биота кутовой части. Так, доля бореально-арктических, приазиатских низкобореальных и тихоокеанских широкобореальных видов уменьшается. Одновременно возрастает доля субтропическо-низкобореального и бореально-тропического комплексов видов. Это вполне закономерно, поскольку кутовые участки глубоко вдающихся бухт сильно прогреваются летом и служат местом сосредоточения тепловодных видов.

**4.3. Состав и распределение сообществ макробентоса.** Литоральные сообщества б. Крабовой весьма разнообразны. По биомассе отдельных видов растений и животных выделено 39 сообществ макробентоса (рис. 3).

В верхнем горизонте литорали б. Крабовой отмечены сообщества брюхоногого моллюска *Littorina sitkana*, усоногого рака *Chthamalus dalli* и красной водоросли *Porphyra pseudolinearis*, на границе верхнего и среднего горизонтов литорали – сообщества красной водоросли *Gloiopeltis furcata* и морского блюдечка *Lottia pelta*.

В среднем горизонте скалисто-каменистой литорали развиваются преимущественно сообщества бурых и зеленых водорослей: *Analipus japonicus*, *Fucus evanescens*, *Scytosiphon lomentaria*, *Monostroma grevillei*, *Spongomorpha duriuscula*, *Ulva lactuca*, *Pylaiella littoralis*, *Chaetomorpha ligustica*. На илисто-песчаной литорали в расширенной и кутовой части формируются заросли морской травы *Zostera japonica*.

Нижнюю часть среднего и верхнюю часть нижнего горизонтов скалисто-каменистой литорали занимают сообщества багрянок: *Corallina pilulifera*, *Halosaccion glandiforme*, *Chondrus pinnulatus*, *Palmaria stenogona*, *Mazzaella japonica*, *Neorhodomela aculeata*, *Chondrus yendoi*, *Porphyra ochotensis*, *Dumontia contorta*, бурой *Chordaria flagelliformis*, морского льна *Phyllospadix iwatensis*, гастроподы *Falsicingula kurilensis*, губки *Halichondria panicea*, усоногого рака *Semibalanus cariosus*.

На илисто-песчаном грунте отмечены сообщества моллюсков *Mya arenaria* и *Protothaca euglypta*, морской травы *Zostera marina*. На скалистых мысах б. Крабовой в нижнем горизонте литорали распространены, главным образом, сообщества бурых ламинариевых водорослей *Saccharina gyrata*, *S. angustata*, *S. japonica*, *Alaria angusta*, *A. marginata*, *Arthrothamnus bifidus*, в средней части бухты – *Cystoseira crassipes*.

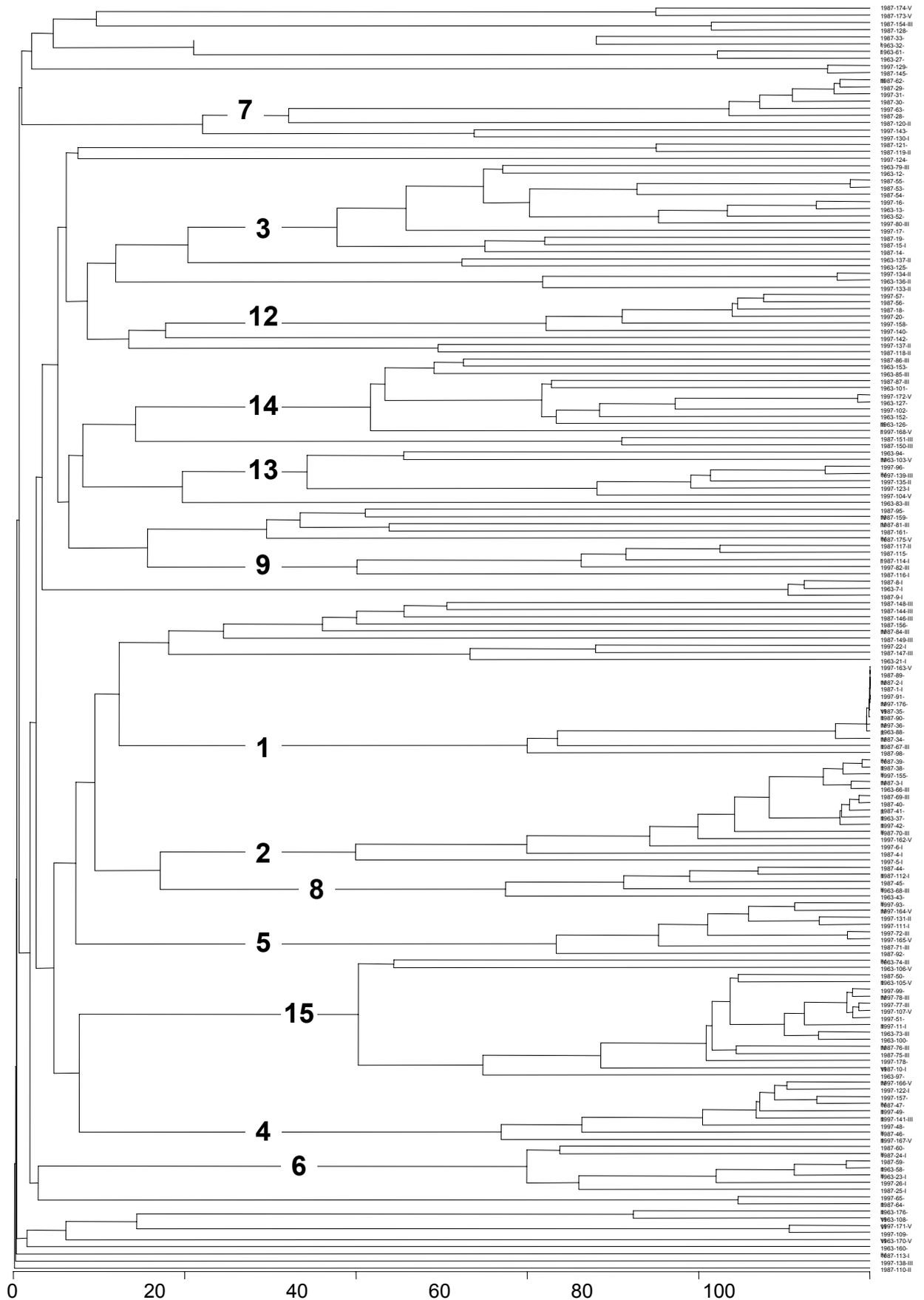


Рис. 3. Дендрограмма сходства количественных проб, собранных на литорали б. Крабовой. В качестве метрики использован коэффициент сходства Брея–Кертиса. 1–15 – сообщества отмеченные в 1963, 1987, 1997 гг.

## ГЛАВА 5. ТРОФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МАССОВЫХ ВИДОВ ЛИТОРАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ ОСТРОВА ШИКОТАН

Трофологические характеристики и, следовательно, питание беспозвоночных и рыб на литорали зависят не только от систематической принадлежности вида, но, главным образом, от имеющихся в наличии кормовых объектов в биотопе. В данном исследовании впервые получены трофологические характеристики 15 массовых видов литоральных беспозвоночных и 2 видов рыб о-ва Шикотан.

По результатам анализа содержимого пищеварительного тракта и полученных трофологических характеристик все исследованные виды беспозвоночных отнесены к трем трофическим группировкам: эврифагам, фитофагам и грунтофагам. Пищевой спектр эврифагов (полихеты *Nereis vexillosa*, декапод *Telmessus cheiragonus*, *Paralithodes brevipes*, *Pagurus middendorffii*, *P. brachiomastus*, *Dermaturus mandtii*, актиний *Oulactis orientalis*, *Cnidopus japonicus*, *Aulactinia* sp.) включает 91 компонент, в том числе 46 – растения, 34 – животные, 11 – органические остатки и минеральные частицы. Пищевой спектр фитофагов (амфипод *Parallorchestes ochotensis*, *Ampithoe kussakini*, изоподы *Idotea ochotensis*, гастроподы *Lottia pelta* и хитона *Schizoplax brandtii*) состоит из 40 компонентов. Из них 29 компонентов приходится на растения, 6 – на животных и 5 – на органические остатки и минеральные частицы. Актиния *Charisea saxicola* формирует пищевой комок из многих объектов (48 компонентов: 29 – растения, 11 – животные, 8 – органические остатки и минеральные частицы), но частота встречаемости минеральных частиц достигает 100%. Для этого вида характерна безвыборочная грунтофагия, при которой животные заглатывают грунт, не отделяя минеральные частицы от органических.

Общий индекс наполнения, дающий представление об интенсивности питания, у эврифагов значительно ниже, чем у фитофагов, и составляет в среднем 148.7‰, изменяясь от 46.3‰ у *T. cheiragonus* до 567.3‰ у *N. vexillosa* (табл. 2). У фитофагов этот показатель составляет 788.6‰ (от 136.6‰ у *A. kussakini* до 3026.4‰ у *L. pelta*). В питании фитофагов значительно преобладает растительный компонент (в среднем 64%) при незначительной доле других компонентов (не более 12%) и выпадении некоторых из них.

Показатели трофической значимости компонентов пищи у эврифагов изменяются в широких пределах и составляют в среднем 57% – растения, 41% – твердые остатки животных организмов, 32% – детрит, 26% – животные организмы и мягкие ткани животных (табл. 2). Минеральный компонент пищи составляет 47%. У фитофагов показатель трофической значимости растений высокий – в среднем 78%. Показатель трофической значимости детрита

в среднем составляет 21%, животных организмов и мягких тканей животных – 19%, твердых остатков животных – 12%, минеральных частиц – 21%.

Таблица 2

Трофическая значимость компонентов пищи массовых видов литоральных беспозвоночных животных б. Крабовой

Вид	Показатель трофической значимости, %				Средний индекс наполнения, ‰	
	детрит	растения	животные остатки			минеральные частицы
			твердые	мягкие ткани		
<i>Nereis vexillosa</i>	60.0	55.0	2.0	21.5	43.5	567.3
<i>Telmessus cheiragonus</i>	–	46.0	76.0	2.0	47.5	46.3
<i>Paralithodes brevipes</i>	36.5	67.5	53.5	44.5	56.5	54.3
<i>Pagurus middendorffii</i>	29.0	60.5	44.5	22.5	44.0	90.8
<i>P. brachiomastus</i>	39.0	46.5	42.0	19.5	45.5	118.8
<i>Dermaturus mandtii</i>	27.5	67.5	27.5	46.5	44.0	52.5
<i>Ampithoe kussakini</i>	–	73.5	41.5	2.0	15.0	136.6
<i>Parallorchestes ochotensis</i>	16.0	80.0	15.5	16.5	–	224.8
<i>Idotea ochotensis</i>	31.0	81.5	4.0	–	–	395.2
<i>Lottia pelta</i>	55.5	80.5	–	33.0	56.5	3026.4
<i>Schizoplax brandtii</i>	–	76.5	–	43.5	34.0	182.3
<i>Oulactis orientalis</i>	12.9	12.0	30.2	9.3	39.2	368.5
<i>Cnidopus japonicus</i>	44.6	8.7	45.7	6.2	27.6	262.5
<i>Aulactinia</i> sp.	28.5	14.2	34.7	9.6	52.6	321.5
<i>Charisea saxicola</i>	48.9	95.3	23.8	42.3	92.6	2034.0

Основным компонентом пищи двух массовых видов литоральных рыб *Alectrias alectrolophus alectrolophus* и *Stichaeopsis nana* о-ва Шикотан являются амфиподы (показатель трофической значимости – более 50%). Дополнительным источником пищи служат полихеты, изоподы, водоросли, гастроподы и танаиды (показатель трофической значимости – от 21 до 8%). У 30% экземпляров рыб в желудках присутствовали минеральные частицы. Пищевой спектр *A. alectrolophus* шире, чем у *S. nana* (14 и 10 компонентов соответственно). Индекс пищевого сходства этих видов составляет 67.3%. Общий индекс наполнения желудков *A. alectrolophus* и *S. nana* изменяется в довольно широких пределах от 13.4 до 720.7‰ и от 3.72 до 472.8‰ соответственно.

Таким образом, растительный компонент является основным в пище исследованных литоральных организмов. Средний показатель трофической значимости растений составляет 67%, детрита и твердых остатков животных организмов – по 26%, животных организмов и мягких тканей животных – 22%.

## ГЛАВА 6. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**6.1. Многолетние изменения макробентоса на литорали б. Крабовой под воздействием антропогенного загрязнения.** За период с 1949 по 1987 гг. в результате хозяйственной деятельности человека произошло быстро прогрессирующее загрязнение бухты и, особенно, ее литоральной зоны. Загрязнение было вызвано преимущественно отходами построенных на ее берегах рыбоперерабатывающих заводов.

На скалистой литорали входных мысов (участки 1 и 2) видовое богатство с 1949 по 1987 гг. оставалось на высоком и постоянном уровне, несмотря на то, что в 1980-е годы было отмечено небольшое загрязнение, которое быстро устранялось прибоем и течениями. В 1949 г. на сильно прибойной литорали бухты было отмечено 115 видов макробентоса, в 1954–1955 гг. – 113, в 1963 г. – 111, в 1987 г. – 118. Соотношение количества видов растений и животных менялось в небольших пределах. Количество видов растений изменялось от 30 в 1963 г. до 38 в 1987 г., а число видов животных оставалось почти постоянным (рис. 4А).

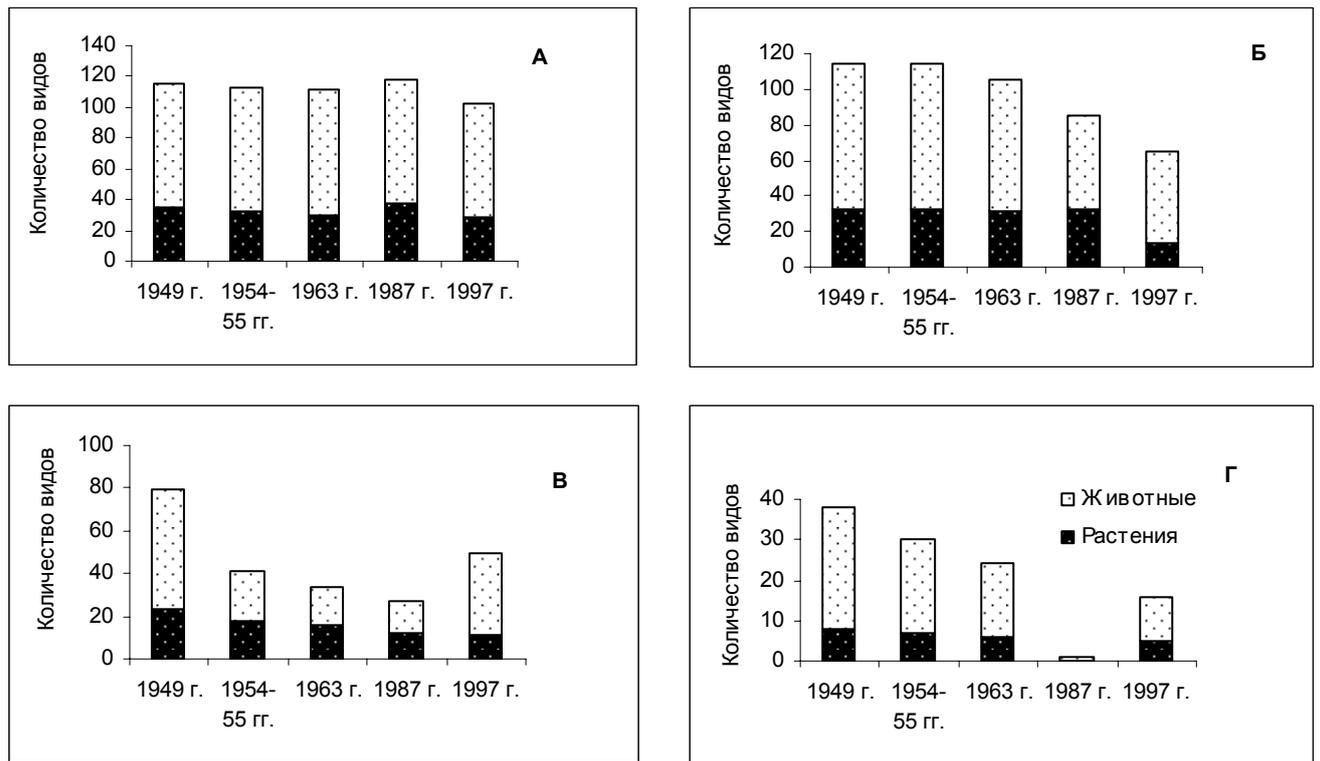


Рис. 4. Изменение видового богатства растений и животных с 1949 по 1997 гг. на литорали б. Крабовой. А – участки 1 и 2 (входные мысы), Б – участки 3 и 4 (средняя часть), В – участок 5 (расширенная часть), Г – участок 6 (кутовая часть бухты).

На скалисто-каменистой литорали (участки 3 и 4) наблюдается иная картина. Здесь незначительное загрязнение отмечено еще в 1949 г. и с тех пор постепенно увеличивалось. В 1949 г. на умеренно-прибойных участках литорали было отмечено 116 видов

макробентоса, в 1954–1955 гг. – 117, в 1963 г. – 106, в 1987 г. – 88. Число видов макрофитов оставалось практически постоянным, видовое богатство животных снизилось с 81 вида в 1954–1955 гг. до 74 и 53 видов в 1963 и 1987 гг. соответственно (рис. 4Б).

Таким образом, количество видов макробентоса на литорали сильно-прибойных и умеренно-прибойных участков в 1949 и 1954–1955 гг. было практически одинаковым, в 1963 г. разница была еще мала, в 1987 г. – значительна.

В 1954 г. наиболее загрязненная литораль отмечена в расширенной части бухты, где функционировали небольшая электростанция и рыбоконсервный завод. Именно поэтому с 1949 г. здесь произошло резкое уменьшение (почти вдвое) общего числа видов макробентоса (с 79 до 41). При этом снижение числа видов происходило преимущественно за счет животных (56 видов в 1949 г. и 23 вида в 1955 г.). Далее число видов макробентоса неуклонно снижалось: 34 вида – в 1963 г, 27 – в 1987 г. (рис. 4В).

В кутовой части видовое богатство макробентоса уменьшалось постепенно. В 1949 г. было обнаружено 38 видов, в 1955 г. – 30, в 1963 г. – 24, в 1987 г. в куту бухты был найден всего 1 вид (рис. 4Г). До середины 1960-х годов здесь существовал богато населенный илисто-песчаный пляж с зарослями морской травы *Zostera marina*, зарывающимися в песок крупными раками-кротами *Upogebia major* и двустворчатыми моллюсками *Macra* sp. (Кусакин, 1978). К 1987 г. этот участок литорали вследствие сильного антропогенного загрязнения превратился в зловонную, покрытую жиром болотистую низину с вязким черным грунтом.

Поскольку количественную съемку проводили лишь в 1963 и 1987 гг., то данные по динамике биомассы охватывают относительно короткий период – 24 года – период наиболее сильного загрязнения бухты. Наименьшие количественные изменения произошли на открытых прибою скалах входных мысов (участки 1, 2). Суммарная средняя биомасса растений для всех сообществ литоральной зоны в 1963 г. была равна 2238 г/м<sup>2</sup>, в 1987 г. – 2327 г/м<sup>2</sup>, животных – 1518 и 1507 г/м<sup>2</sup> соответственно. Большинство видов животных составляли неподвижные сестонофаги, что характерно для литорали этого биономического типа (Кусакин, 1963).

При антропогенном загрязнении основные поясообразующие сообщества остались прежними, а количественные соотношения видов животных изменились в пользу детритофагов, что можно объяснить евтрофикацией литоральной зоны. Например, в верхнем горизонте биомасса усонного рака *Chthamalus dalli* снизилась с 3080 до 205 г/м<sup>2</sup>, а брюхоногого моллюска *Littorina sitkana* возросла от 100 до 1800 г/м<sup>2</sup>. В сообществе красной водоросли *Gloiopeltis furcata* биомасса хтамалуса снизилась с 705 г/м<sup>2</sup> в 1963 г. до 420 г/м<sup>2</sup> в

1987 г., а литорины повысилась с 40 до 100 г/м<sup>2</sup>. В нижнем горизонте произошло незначительное уменьшение удельного веса сестонофагов (с 63.6% от всей средней биомассы животных в 1963 г. до 59.9% в 1987 г.) при значительном увеличении такового детритофагов (с 16.8% в 1963 г. до 36.4% в 1987 г.). Более резкое изменение в соотношении пищевых группировок, наблюдаемое в верхней литорали по сравнению с нижней, вполне объяснимо. Ведь загрязнение начинается с супралиторали и самой верхней литорали, где аккумулируются выбросы, в том числе органические отходы, легко вымываемые из нижней части литорали.

Заметные изменения в биомассе и трофической структуре произошли в умеренно-прибойной литорали, где загрязнение отходами рыбозавода было более значительным (участки 3 и 4). Если биомасса растений с 1963 по 1987 г. здесь выросла менее чем в 2 раза (с 1633 до 3025 г/м<sup>2</sup>), то биомасса животных – более чем в 10 раз (с 419 до 4927 г/м<sup>2</sup>). Наиболее резкий рост биомассы произошел в верхнем и среднем горизонтах литорали и сопровождался одновременно изменением в трофической структуре сообществ. На этих участках доля детритофагов от суммарной биомассы животных на всех горизонтах литорали увеличилась в 2 раза (с 36% в 1963 г. до 72.6% в 1987 г.). Основное увеличение произошло за счет фито-детритофагов *Falsicingula kurilensis* и, особенно, *L. sitkana* (рис. 5).

В нижней части литорали, в поясах багрянок и ламинариевых, биомасса животных увеличилась в меньшей степени. Поскольку на этих участках скалистые мысы окаймлены каменисто-песчаной платформой, сестонофагов здесь относительно меньше, чем на прибойной скалистой литорали. В 1963 г. их биомасса составляла 37% от общей биомассы животных, в 1987 г. – 16.5%.

На заиленном песке с выходами скал в расширенной части бухты (участок 5), где умеренное загрязнение существовало еще до 1949 г. и заметно интенсифицировалось в связи с появлением рыбокомбината в кутовой части, произошли значительные изменения в составе и структуре сообществ, вплоть до их деградации. Биомасса животных и в 1963 г., и в 1987 г. была крайне низкой, трофическая структура при этом упрощалась. На скалах осталось три пищевых группировки (детритофаги, фито-детритофаги и эврифаги), а на галечно-песчаной литорали – одна (детритофаги).

Катастрофические изменения произошли к 1987 г. в куту бухты (участок 6). В 1963 г. здесь существовала богато населенная илисто-песчаная осушка с зарослями морской травы *Z. marina*, обитающими в песке раками-кротами *U. major*, двустворчатыми моллюсками *Mya arenaria*, *Macoma incongrua* и др. Биомасса животных составляла в среднем 1455 г/м<sup>2</sup>

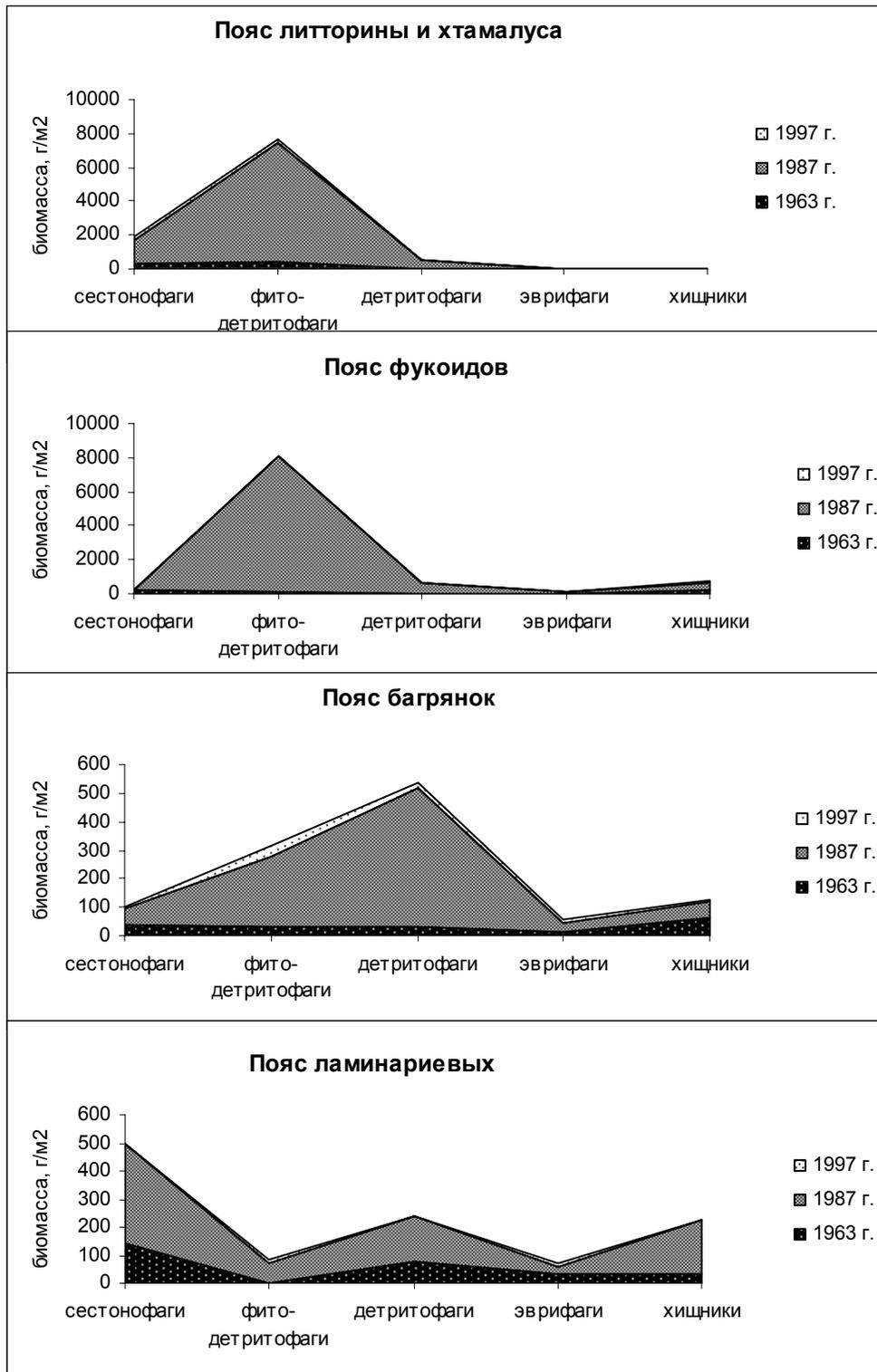


Рис. 5. Соотношение пищевых группировок на литорали в средней части (участки 3 и 4) б. Крабовой в 1963, 1987 и 1997 гг.

(Кусакин, 1978), а в 1987 г. биомасса единственного сохранившегося здесь вида полихеты *Capitella capitata* – индикатора органического загрязнения – не превышала  $1 \text{ г/м}^2$ .

Таким образом, биомасса с 1963 и видовое богатство с 1949 по 1987 гг. большинства литоральных сообществ уменьшались по направлению к кутовой части б. Крабовой, где находится рыбоперерабатывающий комбинат.

**6.2. Состояние литоральных сообществ после опускания берега в результате землетрясения.** Результаты воздействия тектонических сдвигов на литоральную биоту автор наблюдал в б. Крабовой после сильного землетрясения, произошедшего в районе о-ва Шикотан 5 октября 1994 г. До 1994 г. на входных скалистых мысах с платформами и плоскими рифами располагались типичные для бореальной зоны северо-западной части Тихого океана климаксные поясообразующие сообщества литорины и хтамалуса в верхнем, фукуса – в среднем и ламинариевых водорослей и морских трав в нижнем горизонтах литорали (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 острове с интенсивностью 8–9 баллов (по 12-балльной шкале MSK-64), было общее тектоническое опускание острова на 0.5–0.7 м (Ивашенко 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 чего на мысах значительно уменьшилась площадь литорали. Если учесть, что величина прилива и, следовательно, протяженность по вертикали литоральной зоны в б. Крабовой составляет 1.5 м, то резкое погружение берега почти на 0.7 м, когда 40% литорали оказалось ниже 0 глубин, можно считать катастрофическим для многих обитателей литорали, особенно неподвижных (Кусакин, Цурпало, 1999).

В результате землетрясения на литорали б. Крабовой в верхнем и, частично, в среднем горизонтах произошло заселение животными и растениями новых субстратов, а в нижнем и, частично, среднем, горизонте – смена сообществ.

На входных мысах видовое богатство в 1997 г. по сравнению с 1987 г. (118–102) и число сообществ (19–15) уменьшилось. Тем не менее, основные поясообразующие сообщества восстановились (*Littorina sitkana*, *Chthamalus dalli* – в верхнем, *Fucus evanescens*, *Anelipes japonicus*, *Corallina pillulifera*, *Halosaccion glandiforme*, *Phyllospadix iwatensis* – в среднем, *Alaria angusta* – в нижнем горизонте).

В средней части бухты в 1997 г. по сравнению с 1987 г. видовое богатство (88–65 видов) и число сообществ (16–13) также уменьшилось. На этих участках формирование и восстановление литоральных сообществ произошло на фоне общего очищения бухты от

органического загрязнения, в том числе, от многолетних жировых наслоений. В средней части бухты на 3 участке наблюдалась наиболее резкая перестройка биоты, связанная, главным образом, с погружением рифа. Из 13 сообществ, отмеченных здесь в 1987 г., лишь 2 сообщества (*F. evanescens* и *Spongomorpha duriuscula*) восстановились, а 8 – сформировались заново. На участке 4, подвергшемся более сильному загрязнению, из 8 сообществ 1987 г. восстановились 4 (*L. sitkana*, *Porphyra pseudolinearis*, *F. evanescens*, *Ulva lactuca*), а 4 – сформировались заново.

Возрождение биоты отмечено в расширенной части бухты (участок 5). Здесь произошло резкое увеличение биологического разнообразия, чему способствовало образование глыбового навала в результате землетрясения. Общее число видов в 1997 г. по сравнению с 1987 г. увеличилось почти вдвое (50–27). Если в 1987 г. этот участок населяли 2 сообщества (*Capitella capitata* – на песке и *Chaetomorpha ligustica* – на выходах скал), то в 1997 г. – 9, из них 3 (*U. lactuca*, *F. evanescens* и *Zostera marina*) отмечали и в 1963 г.

В 1997 г. в кутовой части в нижнем горизонте вновь появилось сообщество *Z. marina*, отмеченное здесь в 1963 г. В среднем горизонте сформировалось сообщество *F. evanescens*, в верхнем – *L. sitkana*. В 1997 г. здесь было найдено 15 видов животных и растений. Восстановление сообществ, полностью утраченных в 1987 г., произошло лишь частично. Видимо, евтрофикация остается одним из сдерживающих факторов восстановления сообществ.

О том, что произошло возобновление не только доминирующих поясообразующих видов, а целых сообществ, свидетельствует почти полное восстановление видового богатства (от 111–118 видов макробентоса в 1949–1987 гг. до 102 видов в 1997 г.)

Сравнение средней биомассы макробентоса скалисто-каменистых участков (1–4) по годам (рис. 6) показывает, что средняя биомасса животных на этих участках вследствие евтрофирования закономерно увеличивается в 1987 г. по сравнению с 1963 г. (на 4 участке – более чем в 5 раз) и уменьшается – в 1997 г. Средняя биомасса растений на входных мысах (участки 1 и 2) и в расширенной части бухты показывает обратную закономерность: она снижается в 1987 г. и увеличивается в 1997 г. На других участках отмечено повышение биомассы растений с 1963 по 1997 гг. По-видимому, загрязнение органическими отходами на животных влияет сильнее, чем на растения.

Сравнение средней биомассы сообществ макробентоса скалисто-каменистых участков (1–4) б. Крабовой по горизонтам и годам показывает, что в верхнем горизонте литорали биомасса сообществ в 1987 г. вследствие евтрофирования закономерно увеличивается почти на всех участках, затем, после землетрясения, уменьшается.

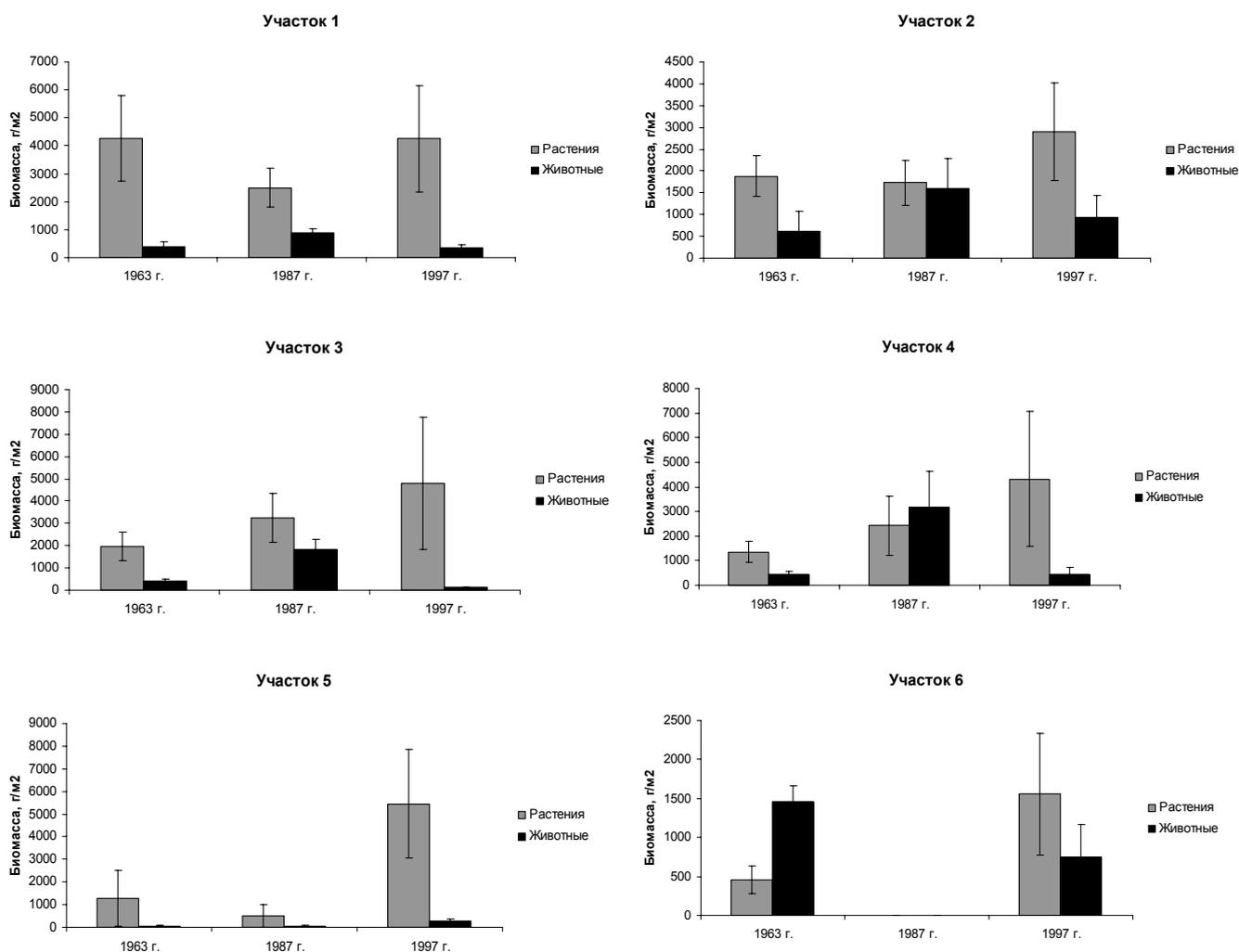


Рис. 6. Изменение средней ( $\pm Se$ ) биомассы растений и животных в 1963, 1987 и 1997 гг. на участках литорали б. Крабовой.

Та же картина наблюдается и в среднем горизонте литорали. Для нижнего горизонта характерно нарастание биомассы как в 1987, так и в 1997 гг. На участке 5 отмечено резкое уменьшение биомассы в 1987 г. в среднем и нижнем горизонтах (из-за близости к источнику загрязнения), а после землетрясения – резкое повышение биомассы из-за образования новых субстратов. На 6 участке в 1997 г. биомасса макробентоса увеличивается на всех горизонтах.

В течение трех лет произошло почти полное восстановление состава и структуры сообществ прибойной скалистой литорали. Это подтверждается восстановлением вертикальной стратификации доминантных поясообразующих видов. Видовое богатство сообществ, за редким исключением, уменьшилось. Сравнение видовых списков разных участков б. Крабовой показало сходство их состава 1949–1963 гг. и 1987–1997 гг.

## ВЫВОДЫ

1. На литорали б. Крабовой о-ва Шикотан по собственным данным выявлено 183 вида макробентоса, а с учетом литературных данных – 341 вид, что составляет более одной трети всех животных и растений, отмеченных для литорали южных Курильских островов. Впервые для района исследований указано 47 видов.

2. Макробентос представлен в основном бореальными видами (66%), из которых преобладают тихоокеанские широкобореальные виды (26%). Все участки литорали бухты сходны между собой по соотношению зонально-географических групп. Значительно отличается от них макробентос кутовой части: в 2 раза уменьшается доля бореально-арктических и в 3 раза увеличивается доля субтропическо-низкобореальных и бореально-тропических видов.

3. Трофологические характеристики 15 массовых видов позволили отнести их к трем трофическим группировкам: эврифагам (1 вид полихет, 5 видов декапод, 3 вида актиний), фитофагам (2 вида амфипод и по 1 виду изопод, гастропод и хитонов) и грунтоедом (1 вид актинии). При загрязнении доля детритофагов увеличивается, сестонофагов – уменьшается.

4. За период с 1949 по 1987 гг. на входных мысах видовое богатство оставалось на прежнем высоком уровне (111–118); в результате загрязнения отмечено уменьшение видового богатства в средней (118–88) и расширенной частях бухты (79–27), вплоть до почти полной деградации биоты в кутовой части (38–1).

5. В 1997 г. 3 года спустя после землетрясения, видовое богатство уменьшилось на входных мысах (102) и в средней части бухты (65) и увеличилось в расширенной (50) и кутовой частях (15).

6. На литорали б. Крабовой выделено 39 сообществ макробентоса на основе количественных характеристик. В 1997 г. число сообществ сократилось на входных мысах (19–15) и в средней части бухты (16–13), и увеличилось в расширенной (2–9) и кутовой (1–3) части. Основные поясообразующие сообщества восстановились, однако состав их остается бедным.

7. Многолетние изменения количественных характеристик сообществ на литорали носят специфический характер: при слабом и умеренном загрязнении отмечается общий рост биомассы бентоса, при сильном загрязнении общая биомасса растений и животных резко уменьшается. После землетрясения в верхнем и среднем горизонтах литорали биомасса сообществ уменьшилась, в нижнем – увеличилась.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах

1. Цурпало А.П. Трофологические характеристики литоральных рыб *Alectrias alectrolophus alectrolophus* и *Stichaeopsis nana* (Stichaeidae) о-ва Шикотан (Курильские острова) // Вопр. ихтиол. 1993. Т. 33, № 2. С. 309–312.
2. Цурпало А.П. Трофологические характеристики некоторых массовых литоральных беспозвоночных острова Шикотан (Курильские острова) // Биол. моря. 1995. Т. 21, № 3. С. 175–180.
3. 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.
4. Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. Частичное восстановление биоты литорали бухты Крабовая (остров Шикотан) в процессе самоочищения // Биол. моря. 1999. Т. 25, № 2. С. 134–135.
5. Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. Восстановление сообществ скалистой литорали после опускания берега в результате землетрясения // Докл. РАН. 1999. Т. 366, № 6. С. 846–848.
6. Костина Е.Е., Цурпало А.П., Фролова Л.Т. Особенности биологии актинии *Charisea saxicola* Torguey, 1902 (Actiniaria: Condylanthidae) из северо-западной части Тихого океана // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 4. С. 255–263.
7. Цурпало А.П., Костина Е.Е. Трофологические характеристики актиний литорали южных Курильских островов // Биол. моря. 2003. Т. 29, № 1. С. 41–49.

### Монография

8. Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. и др. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука, 1997. 168 с.

### Работы, опубликованные в материалах региональных, всероссийских и международных научных конференций

9. Ivanova M.B., Tsurpalo A.P. On the bionomic typology of intertidal zone as illustrated by the intertidal biota of Shikotan island (Kuril islands) // Biodiversity of the Marginal Seas of the Northwestern Pacific Ocean: Proceedings of the Workshop, Institute of Oceanology CAS, Qingdao, China, November 21–23, 2007. Qingdao: IOCAS. P. 12–15.
10. Цурпало А.П. Состав и распределение литоральных сообществ бухты Крабовой (о-в Шикотан, Курильские о-ва) // Современное состояние водных биоресурсов: матер. научн. конф., посв. 70-летию С.М. Коновалова Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. С. 298–301.
11. Цурпало А.П. Макробентос литорали кутовой части бухты Крабовой (о-в Шикотан, Курильские о-ва) и его многолетние изменения // X Съезд Гидробиологического общества при РАН. Тез. докл. Владивосток, 2009. С. 428–429.