

УДК 581.526.323:582.232(262.54)

БЕНТОСНЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ РОССИЙСКИХ ВОД ЯПОНСКОГО МОРЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ АКВАТОРИЙ

© 2020 г. А. А. Бегун¹, *, Л. И. Рябушко²

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

²Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь 299011, Россия

*e-mail: andreibegun@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.08.2019 г.

После доработки 19.12.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Рассмотрено современное состояние изученности микрофитобентоса в российских водах Японского моря и прилегающих акваториях. Анализ литературных данных показал, что микрофитобентос играет важную роль в прибрежных морских экосистемах, создавая первичную продукцию, часто превосходящую таковую фитопланктона. В прибрежных водах зал. Петра Великого Японского моря бентосные диатомовые водоросли являются пищей для морских беспозвоночных и млекопитающих животных, а также служат важными индикаторами состояния среды. Несмотря на большое количество опубликованных работ по исследуемому региону, изученность морского микрофитобентоса в таксономическом и эколого-флористическом направлениях все еще недостаточна.

Ключевые слова: микрофитобентос, диатомовые водоросли бентоса, перифитон, эпифитон, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347520040026

Микрофитобентос представляет собой многовидовое сообщество фотосинтезирующих микроорганизмов, поселяющихся на разных субстратах. К их числу относятся живые (донная растительность, поверхность тела млекопитающих и беспозвоночных животных) и неживые (галечник, валуны, скалы, донные осадки) субстраты, а также любые природные и антропогенные субстраты, плавающие в воде или находящиеся на дне водоемов (MacIntyre et al., 1996; Miller et al., 1996; Рябушко, 2013). Основу микрофитобентоса составляют диатомовые водоросли, ведущие индивидуальный или колониальный образ жизни, способные образовывать как макроформы, видимые невооруженным глазом, так и микроскопические формы колоний (Witkowski et al., 2000; Рябушко, 2013). Они относятся к наиболее многочисленной группе одноклеточных водорослей по количеству видов, численности и распространенности во всех биотопах Мирового океана.

Для описания ниш, в которых встречаются диатомовые водоросли, Раунд (Round, 1971) предложил использовать терминологию, принятую для животных и растений. Выделяют следующие экотопы: эпипитон (водоросли, обитающие на поверхности камней), эпипелон (илистых осад-

ков), эпипсаммон (песка), эпифитон (на поверхности донной растительности), эпизоон (на беспозвоночных и млекопитающих животных) и перифитон (на антропогенных субстратах, помещенных в воду человеком или случайно попавших в море).

Диатомовые водоросли существуют с древних времен. В ископаемых комплексах они известны с юрского периода (Kooistra et al., 2006), но разнообразием и хорошей сохранностью — только с мелового периода (Цой, Шастина, 2005). Отдельные находки диатомей специалисты относят к протерозою (Sieminska, 2000). В настоящее время известно около 200 тыс. видов диатомовых водорослей, которые принадлежат к всеветным микроскопическим организмам, встречающимся во всех морских и континентальных водоемах в пелагических и донных экосистемах (Mann, Droop, 1996). Они обитают в холодных водах Арктики и Антарктики, в тропической и умеренных зонах Мирового океана (Мельников, Бондарчук, 1987; Полякова, 1988; Procopiak et al., 2006; Eskinazi-Leça et al., 2010; Рябушко, 2013, 2016; Kauko et al., 2018).

Известно, что диатомовые водоросли участвуют в сложных биогеохимических циклах, оказывая влияние как друг на друга, так и на функционирование всей морской экосистемы (Armbrust, 2009;

Amin et al., 2012). Будучи автотрофами, диатомовые используют миксотрофный и гетеротрофный тип питания, активно ассимилируя органическое вещество из окружающей среды. Это позволяет им обитать в условиях низкой освещенности (Round et al., 1990; Dame et al., 2000), фотосинтезировать круглый год и давать высокую первичную продукцию (Кузнецов, 1991; Витченко, 2005; Geertz-Hansen et al., 2010; Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2013, 2014).

В результате адаптации к жизни на дне водоемов у микроводорослей выработался ряд защитных приспособлений, одним из которых является колониальность. Бентосные диатомеи продуцируют межклеточные полимерные вещества, которые позволяют формировать колонии в виде стеблей, кустиков, желатиновых трубок, слизистых пленок, волокнистых и студенистых образований мукополисахаридной природы, играющих важную экологическую роль (Мельников, Бондарчук, 1987; Hoagland et al., 1993).

Значение морского микрофитобентоса как важнейшего автотрофного компонента и первичного продуцента органического вещества в донных экосистемах морей огромно и в целом сопоставимо с ролью фитопланктона пелагиали (Urban-Malinga, Wiktor, 2003). Микрофитобентос вносит существенный вклад в морские экосистемы, являясь неотъемлемым кормовым ресурсом для многих обитателей водной толщи и донных организмов (Argumedo-Hernández et al., 2010; Рябушко, 2009, 2013; Рябушко, Бегун, 2015; Ryabushko et al., 2017). Некоторые исследователи считают, что суммарный вклад микрофитобентоса с фитопланктоном в первичную продукцию биосферы может достигать 90–95% (Hemminga, Duarte, 2000; Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2014).

Диатомовые водоросли быстро реагируют на изменение среды обитания и поэтому служат хорошими индикаторами состояния морских водоемов (Trobajo et al., 2004; Рябушко, 2009; Бегун, 2012; Varinova et al., 2019; Рябушко и др., 2019). Таким образом, подобно фитопланктону, микрофитобентос морей является самостоятельным объектом для изучения его биологического разнообразия, фитогеографии и экологии, структурно-функциональных характеристик, продуктивности и пищевых взаимоотношений в системе продуцент–консумент.

Цель настоящего обзора — анализ достижений таксономического и эколого-флористического направлений в изучении бентосных диатомовых водорослей российских вод Японского моря и прилегающих акваторий.

Краткий обзор состояния изученности микрофитобентоса Мирового океана. Анализ состояния изученности морских бентосных диатомовых водорослей в разных частях Мирового океана по-

казал, что подавляющее большинство работ (около 90%), опубликованных за два последних десятилетия, посвящено физиологическому, биохимическому, молекулярно-генетическому, палеогеографическому и биостратиграфическому направлениям. Это характерно и для исследований, проводимых в странах, расположенных на побережье Японского моря (Япония, Республика Корея), а также в Китае. Эколого-флористическому и таксономическому направлениям, включающим изучение морфологии, систематики, экологии и продуктивности морского микрофитобентоса, в последние десятилетия посвящено значительно меньше научных работ. Главной причиной этого, в первую очередь, можно считать методические трудности при проведении экспериментальных исследований в природных условиях (отсутствие водолазного снаряжения, квалифицированного персонала и др.). При изучении количественных показателей микрофитобентоса в сезонном и многолетнем аспектах такие трудности связаны с подготовкой различных экспериментальных конструкций, экспонируемых в море, и с длительностью самого эксперимента. Тем не менее, микрофитобентос в этих направлениях исследуют в разных частях мира, включая Японское море со стороны России, Японии и Корейского полуострова.

Изучению биологического разнообразия, систематики и экологии бентосных диатомовых водорослей морского побережья посвящены десятки работ во многих странах мира. Это Северная и Южная Америка, в том числе Канада (Corlett, Jones, 2007), США (McGee, 2009; Besterman, Pase, 2018), Мексика (Siqueiros-Beltrones et al., 2002) и Бразилия (Procopiak et al., 2006; Eskinazi-Leça et al., 2010), острова Атлантического океана — Канарские (Gil-Rodriguez et al., 2003) и Багамские (Hein et al., 2008). Исследования микрофитобентоса ведутся в странах африканского континента (Perissinotto et al., 2002; Sarasvathi et al., 2003) и тихоокеанского региона, включая Филиппины (Martines-Goss, 2001) и Вьетнам (Особенности структуры..., 2006). Изучению таксономии, экологии и флористики морских бентосных диатомей большое внимание уделяют научные сообщества Японии (Kasim, Mukai, 2006; Park et al., 2012), Китая (Liu, 2008; Zhao et al., 2017) и Кореи (Du et al., 2009; Lee et al., 2015).

Опубликованы результаты исследований бентосных диатомовых водорослей Австралии, Новой Зеландии (Wood, 1961; Underwood, 1984), Аравийского (Joseph, Joseph, 1977) и Каспийского морей (Караева, 1999; Караева, Бухтиярова, 2010), а также Индийского океана у берегов Индии (Garg, Bhaskar, 2000; Patil, Anil, 2000) и Кувейта (Al-Yamani, Saburova, 2011). В европейском регионе большинство работ посвящено изучению систематики, флористики, биологии и экологии

бентосных диатомовых водорослей в составе эпифитона, эпизоона и различных донных грунтов. Исследования проведены в Северном (Jones et al., 2005), Белом (Георгиев, 2010; Михайлова и др., 2014), Баренцевом (Витченко, 2005; Михайлова, Штрик, 2007) и Балтийском (Ulanova et al., 2009; Балашова и др., 2016) морях.

Другое направление касается изучения флористики и экологии бентосных диатомовых, обитающих на разнообразных субстратах в Арктическом (Kauko et al., 2018) и Антарктическом (Рябушко, 2016) бассейнах. В результате исследования сообществ морского льда Антарктики обнаружено 150 видов одноклеточных водорослей, в основном диатомовых. Флористические и продукционные исследования микрофитобентоса на природных и искусственных субстратах были выполнены в Адриатическом (Welker et al., 2002; Totti et al., 2007), Эгейском (Рябушко, 2009, 2013) и Средиземном (Тробаю, 2005) морях, включая Суэцкий канал (Zalat, 2002) и Порт-Саид (Рябушко, 2009).

Анализ изученности микрофитобентоса в морях России и стран СНГ показал, что в таксономическом и эколого-флористическом отношении данная группа наиболее полно исследована в акватории Азово-Черноморского бассейна. В первую очередь это связано с тем, что в Институте биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (г. Севастополь) в начале XX столетия сформировалась научная школа по исследованию диатомовых водорослей, а в настоящее время работает ряд квалифицированных специалистов, изучающих бентосных диатомей. Обобщены результаты многочисленных исследований видового состава микрофитобентоса в разных экотопах Черного моря, в которых обнаружено 1025 видов и внутривидовых таксонов бентосных микроводорослей из восьми отделов и 18 классов (Рябушко, 2013). В данной монографии проанализированы систематический состав, фитогеография, экология, сезонная динамика и продуктивность бентосных диатомовых водорослей. Изучена сезонная и годовая динамика видового состава и количественных характеристик бентосных диатомей в результате экспериментальных исследований эпизоона мидий (Рябушко и др., 2017) и перифитона антропогенных субстратов в крымском побережье Черного моря (Рябушко, 2009; Рябушко и др., 2013). Исследованы также состав и экология диатомовых водорослей бентоса в разных экотопах моря (Прошкина-Лавренко, 1963; Бодяну, 1979; Гусяков и др., 1992; Темнискова-Топалова и др., 1994; Неврова и др., 2003; Герасимюк, Ковтун, 2007; Неврова, Петров, 2007; Рябушко, 2013).

При обобщении литературных данных по микрофитобентосу Азовского моря было указано 200 таксонов микроводорослей, в том числе 108 таксонов, являющихся индикаторами орга-

нического загрязнения вод (Varinova et al., 2019). В последнее десятилетие значительно возрос интерес к изучению донных микроводорослей разных экотопов этого моря, в частности, акваторий, подверженных антропогенному загрязнению (Ковалева, 2006; Бондаренко и др., 2019; Рябушко и др., 2019).

Донные диатомовые водоросли российских вод Японского моря и сопредельных акваторий. Первые исследования диатомовых водорослей дальневосточных морей России, характеризующихся обширной и достаточно масштабной протяженностью, были посвящены таксономии преимущественно ископаемых форм. Это работы, в которых описаны результаты изучения диатомовых фитопланктона Амурского лимана, побережья Камчатки, Сахалина, Курильских островов, Берингова и Японского морей (Гайл, 1950; Киселев, 1953; Семина, Жузе, 1959; Шешукова-Порецкая, 1967; Van Baalen, O'Donnel, 1983). Сведения о диатомовых обрастаниях стеклянных пластин в Тауйской губе (Кашина, 1975), об эпифитоне макрофитов Тугурского залива и северо-западного побережья Охотского моря (Бондарчук, 1979) носили предварительный характер.

Обширные исследования донных диатомовых водорослей были проведены в уникальной экосистеме кальдеры Кратерная морского вулкана Ушишир на Курильских островах (Рябушко, Тарасов, 1989; Старынин и др., 1989; Тарасов, Жирмунский, 1989; Ryabushko, 1998). Комплексное изучение флоры и фауны в зоне активного вулканизма показало, что донные диатомовые водоросли и бактерии формируют мощные альгобактериальные маты в местах выхода горячих и холодных вулканических газогидротермальных вод (Тарасов, 1988). Позднее были получены сведения о видовом составе и эколого-географической структуре диатомовых водорослей термальных источников Курильских островов (145 видов), а также и о-ва Сахалин (125 видов) (Никулина, 2010; Nikulina, Kocielek, 2011).

Необходимо отметить ряд работ, посвященных изучению диатомовых водорослей в осадках Японского моря, в том числе бентосных (Жузе, 1962; Tanimura, 1981; Пушкарь, Черепанова, 2008). В результате исследования осадков газифицирующего поля Дагинской геотермальной системы на побережье Ныйского залива (восточный Сахалин) обнаружена богатая диатомовая флора, включавшая 245 видов и разновидностей, принадлежавших 96 родам (Цой и др., 2019). Кроме этого, изучен ископаемый кремнистый микропланктон из пород осадочного чехла Охотского моря и острого склона Курило-Камчатского желоба с целью определения возраста и реконструкции осадконакопления (Цой, Шастина, 2005). Донные осадки в Японском море исследуют и в настоящее время, о чем свидетельствует работа о со-

временных осадках Амурского залива, в которой представлены диатомовые водоросли и силикофлагелляты (Tsoy et al., 2015). В поверхностных донных осадках Амурского залива выявлен 221 вид, из которых более 120 видов составляли бентосные диатомовые водоросли (Цой, Моисеенко, 2014).

Первые специализированные работы по изучению диатомовых водорослей бентоса в бухтах зал. Петра Великого Японского моря принадлежат Скворцову (Skvortzow, 1932a, 1932b, 1932c); в них содержатся краткие диагнозы видов с указанием субстрата, в основном макрофитов и илов, а также оригинальные рисунки видов. Автором обнаружено 132 вида и внутривидовых таксона диатомовых водорослей, из которых 108 видов являются пеннатными, обитающими на литорали залива.

Наиболее полно систематический состав флоры диатомовых водорослей литорали и sublиторали в бухтах зал. Посъета Японского моря исследован Николаевым (1970, 1976). В ходе работ, проведенных в летний период на субстратах разного типа, обнаружено 273 вида диатомовых, из которых 242 вида были бентосными. При изучении другого важного биотопа моря — глубоководных илов, для зал. Петра Великого Забелиной (1953) приведены сведения о 52 формах современных донных диатомовых водорослей. В поверхностных слоях донных осадков российских вод Японского моря среди диатомовых водорослей отмечены также современные sublиторальные виды (Беляева, 1961; Гребенникова, 1982; Цой, Шастина, 1999). Отрывочные данные о sublиторальных формах диатомовых водорослей в фитопланктоне Японского моря опубликованы в ряде работ (Коновалова, 1984; Паутова, 1984; Орлова и др., 2009; Стоник, 2018).

В конце 70-х и в начале 80-х годов XX века была исследована биологическая структура заливов Восток и Посъета. На Морской биологической станции “Восток” были выполнены комплексные исследования экологии донных сообществ залива (Чербаджи, Тарасов, 1980; Рябушко, 1986). В ряде работ приведены результаты изучения диатомовых водорослей эпифитона анфельции (Челышева, 1955; Каменский, 1972), ламинариевых (Суховеева, 1975; Рябушко, Буянкина, 1982) и цистозир (Ковалевская, 1982; Рябушко, 1986). Было показано, что макрофиты и морские травы активно заселяются бентосными диатомеями, которые используют макрофит как субстрат для поселения, конкурируя с ним топически и трофически (Паймеева, 1975; Лысенко, 1985; Харламенко, 1985).

К этому времени относятся первые работы по изучению качественных и количественных характеристик, первичной продукции и фотосинтеза микрофитобентоса рыхлых и твердых грунтов зал. Восток (Чербаджи и др., 1980; Рябушко, 1986;

Рябушко, Рябушко, 1991), включая экспериментальное исследование обрастания чистых кораллов при их экспозиции в зал. Восток (Чербаджи, Пропп, 1981). Было показано, что валовый фотосинтез донных сообществ микрофитобентоса каменистых грунтов залива в феврале в среднем составлял 840 мл $O_2/(m^2 \text{ сут})$ (Чербаджи и др., 1980), а фотосинтез микрофитобентоса песчаных грунтов летом достигал 20 мл $O_2/(m^2 \text{ ч})$ (Чербаджи, Тарасов, 1980; Рябушко и др., 1981).

В результате флористического исследования диатомовых водорослей в бентосе для северо-западной части Японского моря приведено 148 видов, из них 6 видов — впервые для морей СССР (Рябушко, 1986). Круглогодичное исследование динамики видового состава и количественных характеристик эпипитона в зал. Восток в зависимости от глубины (0.5, 2.5 и 4.5 м) показало весенний максимум численности бентосных диатомей с пиком в марте ($80 \times 10^3 \text{ кл./см}^2$) на глубине 0.5 м (Рябушко, Рябушко, 1991).

Изучение трофических взаимоотношений морских беспозвоночных и объектов их питания — одна из важнейших задач современной гидробиологии. Для решения этой задачи в прибрежье зал. Посъета были проведены эксперименты по определению состава донных диатомовых водорослей в пищеварительной системе дальневосточного трепанга, морских ежей и брюхоногих моллюсков (Бирюлина, 1972; Левин, 1982; Рябушко, 1986). К настоящему времени установлены пищевые спектры морских ежей *Scaphechinus mirabilis* (Agazzis, 1863) и *Echinarachmus parma* (Lamarck, 1818) (см.: Begun, Elkin, 2015). Состав диатомовых водорослей в фекальных комочках свидетельствовал об избирательном характере питания *S. mirabilis* и *E. parma*, а высокое сходство видового состава водорослей указывало на сходство пищевого предпочтения морских ежей.

Начало XXI столетия — новый этап в исследовании морских бентосных диатомовых водорослей в прибрежных акваториях зал. Петра Великого Японского моря. Научным коллективом ННЦМБ ДВО РАН с коллегами из других институтов ДВО РАН впервые были организованы многоплановые экспериментальные работы по многолетнему изучению влияния антропогенного загрязнения на биоразнообразие, экологию и динамику количественного развития разных групп морской биоты (Звягинцев, 2005). При исследовании бентосных диатомовых водорослей в этом эксперименте был использован метод экспериментальных пластин-модулей из разных материалов (оргстекло, древесина, высоколегированная сталь, асбоцемент). В результате круглогодичных работ было показано, что некоторые прибрежные акватории, прилегающие к г. Владивостоку, с высоким уровнем химического, нефтя-

ного и термального загрязнения характеризуются более низкими значениями индексов видового разнообразия микрофитоперифитона и преобладанием диатомовых водорослей — индикаторов высокого органического загрязнения (Бегун, Звягинцев, 2010; Бегун и др., 2010).

Установлено, что численность и биомасса диатомовых водорослей при длительной экспозиции в море на один-два порядка выше, чем при кратковременной. Максимальная численность диатомей отмечена на пластинах из древесины, которая по своим физико-химическим и механическим свойствам ближе к природному органическому материалу. Сделан вывод, что состав доминирующих видов перифитона изменяется в зависимости от сезона года, глубины и экотопа (Бегун и др., 2010). Было также показано, что пионерное сообщество обрастания стеклянных пластин, включая диатомовые водоросли, может быть использовано при круглогодичном мониторинге химико-экологического состояния портовых вод (Звягинцев, 2005).

Диатомовые водоросли могут активно заселять поверхность макрофитов и являются удобной моделью для оценки экологического состояния морских акваторий, подверженных антропогенному прессу (Рябушко и др., 2019). Для бухт зал. Петра Великого Японского моря с разным уровнем антропогенной нагрузки отмечено 112 видов диатомовых водорослей в эпифитоне 25 видов донной растительности (Бегун, 2012, 2013). Показано, что талломы макрофитов осевого типа обрастали эпифитными диатомовыми водорослями в 1.5–3 раза обильнее, чем пластинчатые. В первую очередь это обусловлено гладкостью талломов и выделением ингибирующих веществ ассоциированными с ними бактериями (Rao et al., 2007). Установлено, что у диатомовых водорослей эпифитона имеется индивидуальный отклик на разный тип антропогенного загрязнения (Бегун, 2012).

В связи с риском появления новых видов-вселенцев в особо охраняемых акваториях, что может быть вызвано сбросом балластных вод и увеличением водных транспортных средств, крайне важны мониторинговые работы в районе заповедных мест (Звягинцев и др., 2012). На акватории Дальневосточного морского заповедника ННЦМБ ДВО РАН хорошо изучены видовой состав, а также экология пресноводных микроводорослей и фитопланктона, однако морской микрофитобентос не был исследован. Поэтому в ряде акваторий зал. Посыета, входящих в состав заповедника, недавно было организовано комплексное исследование видового состава, экологии и количественных характеристик микрофитоперифитона, в результате которого впервые приведено 43 вида бентосных диатомовых водорослей (Bегun et al., 2015; Рябушко и др., 2018).

Анализируя состояние изученности микрофитобентоса российских вод Японского моря, нельзя не упомянуть об исследованиях эстуарных сообществ, в которых присутствовала значительная доля морских и эвригаллиных микроводорослей. Такие микрокомпоненты сообществ эстуариев, как эпифитные диатомовые водоросли, вносят важный вклад в формирование первичной продукции эстуарных экосистем и, следовательно, в их функционирование (Kolpakov, 2016). В эстуарии рек Раздольная и Суходол были исследованы видовое разнообразие и эколого-географическая структура эпифитных диатомовых водорослей (Никулина, 2006, 2013), а затем изучено их количественное распределение (Колпаков и др., 2014; Колпаков, Бегун, 2017). Показано, что различия в структуре сообществ эстуарного эпифитона во многом определяются отношением к солености воды массовых видов микроводорослей, а также яркостью расположения макрофитов в толще воды с характерной вертикальной структурой. Кроме того, на структуру эпифитона эстуариев влияют уровень трофности вод и жизненная форма базифита.

Таким образом, несмотря на большое количество научных работ по микрофитобентосу российских вод Японского моря, до 2015 г. отсутствовали обобщающие статьи и систематизированные сводки. В результате были опубликованы монографии (Рябушко, Бегун, 2015, 2016), в которых обобщены собственные и литературные данные о натуральных и экспериментальных исследованиях диатомовых водорослей микрофитобентоса различных экотопов моря, приведены их эколого-флористические и фитогеографические характеристики, а также оценена роль в донных сообществах водоема.

В первом томе (Рябушко, Бегун, 2015) представлены результаты исследований диатомовых водорослей микрофитобентоса, включая литературный обзор о состоянии их изученности в дальневосточных морях России с акцентом на бентосные виды. По данным инвентаризации, отдел Bacillariophyta включает 3 класса, 30 порядков, 49 семейств, 84 рода и 220 видов и внутривидовых таксонов. Показаны пути дальнейшего изучения этой важной и ведущей группы водорослей микрофитобентоса морей Мирового океана.

Во второй том монографии (Рябушко, Бегун, 2016) включены Синописис и Атлас диатомовых водорослей микрофитобентоса. В Синописис вошли аннотации по каждому таксону, включая диапазон размеров, экологическую и фитогеографическую характеристики с обширной библиографической сводкой. Показана встречаемость видов в морях Мирового океана и приведены количественные данные по некоторым видам диатомовых водорослей с иллюстрациями в виде

оригинальных микрофотографий, выполненных в световом (СМ), сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) электронных микроскопах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из представленного обзора опубликованных данных, следует, что микрофитобентос российских вод Японского моря и прилегающих акваторий в таксономическом и эколого-флористическом отношении изучен еще недостаточно. Первые научные работы, начиная с 1932 г., в основном касались ископаемых форм диатомовых водорослей, которые могут долговременно сохраняться в донных осадках. С помощью метода диатомового анализа были исследованы фитопланктон и донные осадки Тихого океана, морей Дальнего Востока, включая Берингово, Охотское и Японское, Амурский лиман, побережья Камчатки, Сахалина, Курильских островов и Приморья.

Однако специализированных исследований видового разнообразия, экологии и количественных характеристик бентосных диатомовых водорослей недостаточно; опубликовано лишь несколько статей по заливам Восток, Посыета и некоторым бухтам в районе г. Владивостока. Остальные работы посвящены изучению продукционных характеристик морских экосистем побережья Японского моря, сведения о бентосных диатомовых водорослях ограничены видовыми списками и некоторыми данными о сезонных изменениях обилия.

Кроме того, в ходе проведенных ранее исследований микрофитобентоса многие субстраты остались неизученными. До сих пор не исследовано взаимное влияние микроводорослей планктона и бентоса в мелководных участках Японского моря, что позволило бы выяснить, какую роль играют донные диатомовые водоросли в функционировании прибрежных экосистем. Недостаточно сведений о сезонной динамике популяций и структуре донных сообществ микроводорослей разных экотопов моря, в том числе и на больших глубинах. Поэтому мы полагаем, что представленный обзор собственных и литературных данных о состоянии изучения бентосных диатомовых водорослей российских вод Японского моря и сопредельных акваторий даст новые ориентиры для будущих направлений в исследовании этой важной во многих отношениях группы первичных продуцентов моря.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ ИнБЮМ РАН № 4 АААА-А18-118021350003-6. Культуры микроводорослей поддерживались в ЦКП РК “Морской биобанк” ННЦМБ ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашова Н.Б., Киселев Г.А., Степанова В.А., Тобиас А.В.* Диатомовые водоросли бентоса южного побережья Финского залива (Заказник “Лебяжий”) // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. 2016. № 4. С. 9–25.
- Бегун А.А.* Биоиндикационное состояние морской среды по диатомовым водорослям эпифитона макрофитов (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 1–17.
- Бегун А.А.* Видовой состав *Bacillariophyta* эпифитона макрофитов в заливе Петра Великого (российское побережье Японского моря) // Альгология. 2013. Т. 23. № 3. С. 270–290.
- Бегун А.А., Звягинцев А.Ю.* Биоиндикация качества морской среды по диатомовым водорослям в обрастании антропогенных субстратов // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 177–198.
- Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю.* Влияние поверхности субстрата и времени его экспозиции в море на количественное развитие диатомовых водорослей перифитона // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 240–263.
- Беляева (Сечкина) Т.В.* Диатомовые в поверхностном слое осадка Японского моря // Тр. ИО АН СССР. 1961. Т. 46. С. 247–262.
- Бирюлина М.Г.* Запасы трепанга в зал. Петра Великого // Вопросы гидробиологии некоторых районов Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1972. С. 22–32.
- Бодяну Н.* Микрофитобентос // Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наукова думка. 1979. С. 109–122.
- Бондаренко А.В., Рябушко Л.И., Садогурская С.А.* Заповедник “Казантипский” (Крым, Азовское море) // Биота и среда заповедных территорий. 2019. № 1. С. 125–131.
- Бондарчук Л.Л.* Некоторые материалы по диатомовым обрастаниям Охотского моря // Экология донного населения шельфовой зоны. М.: Ин-т океанол. АН СССР. 1979. С. 6–8.
- Витченко Т.В.* Структурно-продукционные характеристики морского микрофитобентоса литоральной зоны Восточного Мурмана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 2005. 25 с.
- Гайл Г.И.* Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 3–177.

- Георгиев А.А. Эпифитные диатомовые водоросли макрофитов пролива Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 2010. 23 с.
- Герасимюк В.П., Ковтун О.А. Микроскопические водоросли Тилигульского лимана (Черное море, Украина) // Альгология. 2007. Т. 17. № 1. С. 42–52.
- Гребенникова Т.А. Диатомовые водоросли в современных осадках южной части Японского моря // Современное осадконакопление и четвертичный морфолитогенез Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. С. 90–99.
- Гусяков Н.Е., Загордонец О.А., Герасимюк В.П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. Киев: Наукова думка. 1992. 109 с.
- Жузе А.П. Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. М.: Наука. 1962. 258 с.
- Забелина М.М. Диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые илов залива Петра Великого // Диатомовый сб. ЛГУ. 1953. С. 180–185.
- Звягинцев А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 2005. 432 с.
- Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А. и др. Чужеродные виды в Дальневосточном морском государственном биосферном заповеднике // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 60–81.
- Каменский Л.Ф. Состояние зарослей анфельции в бухтах Троица, Андреева и заливе Славянском // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 81. С. 259–261.
- Караева Н.И. Bacillariophyta Каспийского моря // Альгология. 1999. Т. 9. № 2. С. 54.
- Караева Н.И., Бухтиярова Л.Н. Дополнение к флоре Bacillariophyta Каспийского моря // Альгология. 2010. Т. 20. № 4. С. 471–481.
- Кашина В.А. Диатомовые водоросли обрастаний экспериментальных пластин Тауйской губы Охотского моря (предварительное сообщение) // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1975. С. 180–183.
- Киселев И.А. Периодичность планктонных водорослей одной из гаваней Японского моря // Диатомовый сб. ЛГУ. 1953. С. 173–179.
- Ковалева Г.В. Микроводоросли бентоса, перифитона и планктона прибрежной части Азовского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 2006. 19 с.
- Ковалевская Р.А. Сезонная смена эпифитов цистозиры толстоногой *Cystoseira crassipes* (Turn.) Ag. (Phaeophyta, Fucales) // Изв. ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 154–158.
- Колпаков Н.В., Бегун А.А. Фитопланктон и эпифитон разнотипных эстуариев (реки Раздольная и Суходол, залив Петра Великого, Японское море) // Вода: химия и экология. 2017. № 4. С. 37–47.
- Колпаков Н.В., Бегун А.А., Ольховик А.В. Состав и распределение микроводорослей в эстуарии реки Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) в осенний период. 2. Эпифитон // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 176. С. 127–138.
- Коновалова Г.В. Видовой состав фитопланктона залива Восток // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 93–98.
- Кузнецов Л.Л. Продукция микрофитобентоса в прибрежной зоне Баренцева моря // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали побережья Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР. 1991. С. 55–62.
- Левин В.С. Дальневосточный трепанг. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. 191 с.
- Лысенко В.Н. Продукция макрофитобентоса сообщества *Zostera marina* L. в северо-западной части Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 1985. 20 с.
- Мельников И.А., Бондарчук Л.Л. К экологии массовых скоплений колониальных диатомовых водорослей под арктическим дрейфующим льдом // Океанология. 1987. Т. 27. № 2. С. 317–321.
- Михайлова Т.А., Штрик В.А. Микроэпифиты *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae) Баренцева и Белого морей // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1817–1829.
- Михайлова Т.А., Малавенда С.С., Халаман В.В. Видовой состав водорослей на коллекторах для выращивания мидий в Белом море // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2014. Т. 17. № 1. С. 157–164.
- Неврова Е.Л., Ревков Н.К., Петров А.Н. Микрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). Севастополь: ИнБЮМ НАН Украины. 2003. С. 270–362.
- Неврова Е.Л., Петров А.Н. Сравнительный анализ таксономического разнообразия диатомовых бентоса в различных регионах Черного моря // Мор. экол. журн. 2007. Т. 4. № 4. С. 43–54.
- Николаев В.А. Диатомовые водоросли бентоса залива Посыет Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 1970. 17 с.
- Николаев В.А. Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в заливе Посыета // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 1976. № 6. С. 94–98.
- Никулина Т.В. Оценка экологического состояния реки Раздольной (Приморье, Россия) по составу индикаторных видов водорослей // Вестн. ДВО РАН. 2006. № 6. С. 71–78.
- Никулина Т.В. Водоросли горячих источников Курильских островов (Россия) // Альгология. 2010. Т. 20. № 3. С. 334–356.
- Никулина Т.В. Видовое разнообразие водорослей эпифитона макрофитов и трав в эстуарии р. Суходол (Приморье) // Жизнь пресных вод. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. 2013. С. 49–60.
- Орлова Т.Ю., Стоник И.В., Шевченко О.Г. Флора микроводорослей планктона Амурского залива Японского моря // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 1. С. 48–61.
- Особенности структуры и функционирования прибрежных экосистем Южно-Китайского моря (на примере сообществ залива Нячанг). М.; Ханой: ГЕОС. 2006. 280 с.
- Паймеева Л.Г. Обрастания зостеры Японского моря // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 98. С. 193–198.

- Паутова Л.А.* Видовой состав фитопланктона пролива Старка (залив Петра Великого) // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 99–103.
- Полякова Е.И.* Диатомеи арктических морей СССР и их значение при исследовании донных осадков // Океанология. 1988. Т. 28. № 2. С. 286–292.
- Прошкина-Лавренко А.И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Наука. 1963. 243 с.
- Пушкарь В.С., Черепанова М.В.* Диатомовые комплексы и корреляция четвертичных отложений северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 2008. 174 с.
- Рябушко В.И., Тарасов В.Г., Чербаджи И.И., Рябушко Л.И.* Дыхание плоских морских ежей в сообществе подвижных сестонофагов // Биол. моря. 1981. № 5. С. 60–65.
- Рябушко Л.И.* Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 1986. 244 с.
- Рябушко Л.И.* Микрофитобентос Черного моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ. 2009. 44 с.
- Рябушко Л.И.* Микрофитобентос Черного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2013. 416 с.
- Рябушко Л.И.* Состояние изученности микрофитобентоса Аргентинских островов Южного океана (Антарктика). Природная среда Антарктики: современное состояние изученности: Материалы II Международ. научно-практ. конф. ГНПО “Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам”. 2016. С. 307–311.
- Рябушко Л.И., Балычева Д.С., Поповичев В.Н. и др.* Продукционные характеристики фитоперифитона экспериментальных стеклянных пластин и фитопланктона в Карантинной бухте (крымское побережье Черного моря) // Альгология. 2014. Т. 24. № 4. С. 504–517.
- Рябушко Л.И., Балычева Д.С., Стрижак А.В.* Диатомовые эпифитона некоторых видов зеленых водорослей-макрофитов и перифитона антропогенных субстратов крымского побережья Черного моря // Альгология. 2013. Т. 23. № 4. С. 419–437.
- Рябушко Л.И., Балычева Д.С., Поспелова Н.В., Бегун А.А.* Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) микрофитобентоса и фитопланктона особо охраняемых природных акваторий в побережье Черного и Японского морей // Биота и среда заповедных территорий. 2018. № 4. С. 5–24.
- Рябушко Л.И., Бегун А.А.* Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря. Т. 1. Севастополь–Симферополь: Н. Орианда. 2015. 288 с.
- Рябушко Л.И., Бегун А.А.* Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря (Синописис и Атлас). Севастополь: ПК “КИА”. 2016. 323 с.
- Рябушко Л.И., Бондаренко А.В., Баринова С.С.* Индикаторные микроводоросли бентоса в оценке степени органического загрязнения вод на примере крымского побережья Азовского моря // Мор. биол. журн. 2019. Т. 4. № 3. С. 69–80.
- Рябушко Л.И., Буянкина С.К.* Диатомовые обрастания ламинарии японской, культивируемой в Приморье // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. Ч. 3. С. 91–92.
- Рябушко Л.И., Поспелова Н.В., Балычева Д.С. и др.* Микроводоросли эпизоона культивируемого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam., фитопланктон и гидролого-гидрохимические характеристики акватории мидийно-устричной фермы (Севастополь, Черное море) // Мор. биол. журн. 2017. Т. 2. № 4. С. 67–83.
- Рябушко Л.И., Рябушко В.И.* Структура сообщества диатомовых водорослей твердых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1991. № 3. С. 14–21.
- Рябушко Л.И., Тарасов В.Г.* Качественный состав диатомовых водорослей микрофитобентоса бухты Кратерной // Биол. моря. 1989. № 3. С. 83–88.
- Рябушко Л.И., Фирсов Ю.К., Лохова Д.С., Еремин О.Ю.* Состав, количественные и продукционные характеристики фитоперифитона стеклянных пластин при разных сроках экспозиции в Черном море // Альгология. 2013. Т. 23. № 1. С. 65–81.
- Семина Г.И., Жузе А.П.* Диатомовые водоросли в биоценозах и танатоценозах западной части Берингова моря // Тр. ИО АН СССР. 1959. Т. 30. С. 52–67.
- Старынин Д.А., Горленко В.М., Иванов М.В. и др.* Альгобактериальные маты бухты Кратерной // Биол. моря. 1989. № 3. С. 70–77.
- Стоник И.В.* Качественный и количественный состав фитопланктона бухты Золотой Рог Японского моря // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 194. С. 167–174.
- Суховеева М.В.* Эпифиты ламинариевых дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 98. С. 184–192.
- Тарасов В.Г.* Метаболизм донных сообществ в зонах газогидротермальной деятельности вулкана Ушишир в бухте Кратерная (Курильские острова) // 3-я Всесоюз. конф. по морской биологии: Тез. докл. (Севастополь, 18–20 окт. 1988). Киев. 1988. Ч. 2. С. 40.
- Тарасов В.Г., Жирмунский А.В.* Исследование экосистемы бухты Кратерной (Курильские острова) // Биол. моря. 1989. № 3. С. 4–12.
- Темнискова-Топалова Д., Петрова-Караджова В., Валева М.Т.* Таксономический состав бентосных водорослей (Bacillariophyta) Болгарского шельфа Черного моря // Альгология. 1994. Т. 4. № 2. С. 39–47.
- Харламенко В.И.* Деструкция органических соединений микроорганизмами прибрежных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 1985. 23 с.
- Цой И.Б., Шастина В.В.* Кремнистый микропланктон неогена Японского моря (диатомеи и радиолярии). Владивосток: Дальнаука. 1999. 241 с.
- Цой И.Б., Шастина В.В.* Кайнозойский кремнистый микропланктон из отложений Охотского моря и Курило-Камчатского желоба. Владивосток: Дальнаука. 2005. 181 с.
- Цой И.Б., Моисеенко И.А.* Диатомеи поверхностных осадков Амурского залива Японского моря // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 1. С. 12–25.

- Цой И.Б., Акулова Э.А., Сорочинская А.В. Диатомовые водоросли из осадков геотермальной системы Даги (Восточный Сахалин) // *Вопр. соврем. альгологии*. 2019. Т. 20. № 2. С. 274–278.
- Чельшева Э.А. Обрастания анфельции в заливе Петра Великого // *Изв. ТИНРО*. 1955. Т. 43. С. 69–77.
- Чербаджи И.И., Пронн М.В., Рябушко В.И., Погребов В.Б. Фотосинтез и дыхание донных сообществ на твердых грунтах залива Восток (Японское море) // *Биол. моря*. 1980. № 4. С. 46–53.
- Чербаджи И.И., Пронн М.В. Сравнительная характеристика продукционных показателей кораллов и перифитона искусственных и естественных субстратов // *Биол. моря*. 1981. № 4. С. 31–35.
- Чербаджи И.И., Тарасов В.Г. Фотосинтез и дыхание донных сообществ на мягких грунтах залива Восток (Японское море) // *Биол. моря*. 1980. № 2. С. 21–30.
- Шешукова-Порецкая В.С. Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. Л.: Ленингр. гос. ун-т. 1967. 426 с.
- Al-Yamani F.Y., Saburova M.A. Illustrate Guide on the Benthic Diatoms of Kuwait's Marine Environment. Safar, Kuwait: Kuwait Inst. Sci. Res. 2011. 352 p.
- Amin S.A., Parker M.S., Armbrust E.V. Interactions between Diatoms and Bacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2012. V. 76. № 3. P. 667–684.
- Argumedo-Hernández U., Siqueiros-Beltrones D.A., M. del Pilar Sanchez-Saavedra. Non-selective in situ grazing of diatoms by juvenile green abalone (*Haliotis fulgens* Philippi, 1945) in the Baja California Peninsula // *Hydrobiologica*. 2010. V. 20. № 1. P. 13–19.
- Armbrust E.V. The life of diatoms in the world's oceans // *Nature*. 2009. № 459. P. 185–192.
- Barinova S., Bondarenko A., Ryabushko L., Kapranov S. Microphytobenthos as an indicator of water quality and organic pollution in the western coastal zone of the Sea of Azov // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* 2019. V. 48. № 2. P. 125–139.
<https://doi.org/10.2478/ohs-2019-0013>
- Begun A.A., Elkin Y.N. The Role of Diatoms in Feeding of Clypeasteroids *Scaphechinus mirabilis* and *Echinarachmus parma* (Echinoidea, Clypeasteroidea) // *Int. J. Algae*. 2015. V. 17. № 3. P. 263–273.
- Begun A.A., Ryabushko L.I., Zvyagintsev A.Yu. Bacillariophyta of periphyton of navigation buoys in the Posiet Bay area (the Sea of Japan, Russia) // *Int. J. Algae*. 2015. V. 17. № 1. P. 23–37.
- Besterman A., Pase M.L. Do Macroalgal Mats Impact Microphytobenthos on Mudflats? Evidence from a Meta-Analysis, Comparative Survey, and Large-Scale Manipulation // *Estuaries Coasts*. 2018. V. 4. № 8. P. 2304–2316.
- Corlett H., Jones B. Epiphyte communities on *Thalassia testudinum* from Grand Cayman, British West Indies: Their composition, structure, and contribution to lagoonal sediments // *Sediment. Geol.* 2007. V. 194. P. 245–262.
- Dame R., Bushek D., Allen D. et al. The experimental analysis of tidal creeks dominated by oyster reefs: the pre-manipulation year // *J. Shellfish Res.* 2000. V. 19. № 1. P. 361–369.
- Du G.Y., Son M., Yun M. et al. Microphytobenthic biomass and species composition in intertidal flats of the Nakdong River estuary, Korea // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2009. V. 82. № 4. P. 663–672.
- Eskinazi-Leça E., Gonçalves da Silva Cunha, M. da G. Santiago et al. Bacillariophyceae // *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio; Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2010. V. 1. P. 262–309.
- Garg A., Bhaskar P.V. Fluxes of diatoms in the Dona Paula Bay, west coast of India // *J. Plankton Res.* 2000. V. 44. P. 47–56.
- Gil-Rodríguez M.C., Haroun R., Rodríguez O. Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) 2003. Las Palmas: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 2003. P. 5–30.
- Geertz-Hansen O., Montes C., Duarte C.M. et al. Ecosystem metabolism in a temporary Mediterranean marsh (Doñana National Park, SW Spain) // *Biogeosci. Discuss.* 2010. V. 7. P. 6495–6521.
- Hein M.K., Winsborough B.M., Sullivan M.J. Bacillariophyta (Diatoms) of the Bahamas, Iconographia Diatomologia / Ed. H. Lange-Bertalot. Gantner Verlag, 2008. V. 19. 303 p.
- Hemminga M.A., Duarte C.M. Seagrass Ecology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 2000. 298 p.
- Hoagland K.D., Rosowski J.R., Gretz M.R., Roemer S.C. Diatom extracellular polymeric substances: function, fine structure, chemistry, and physiology // *J. Phycol.* 1993. V. 29. P. 537–566.
- Jones H.M., Simpson G.E., Stickle A.J., Mann D.G. Life history and systematics of *Petroneis* (Bacillariophyta), with special reference to British waters // *Europ. J. Phycol.* 2005. V. 40. P. 61–87.
- Joseph M.M., Joseph S. Interstitial euglenoids and diatoms causing colouration of Mangalore beach sand during low tides // *Indian J. Mar. Sci.* 1977. V. 6. № 2. P. 179–180.
- Kauko H.M., Olsen L.M., Duarte P. et al. Algal colonization of young Arctic sea ice in spring // *Front. Mar. Sci.* 2018. V. 5. Article 199. doi ., 2018.00199
<https://doi.org/10.3389/fmars>
- Kasim M., Mukai H. Contribution of benthic and epiphytic diatoms to clam and oyster production in the Akkeshiko Estuary // *J. Oceanogr.* 2006. V. 62. P. 267–281.
- Kolpakov N.V. Fish production in estuaries of Primorye // *Russ. J. Mar. Biol.* 2016. V. 42. № 7. P. 551–567.
- Kooistra W.H.C.F., Chepurnov V., Medlin L.K. et al. The phylogeny of the diatoms. Plant Genome: Biodiversity and Evolution. A.K. Sharma, A. Sharma, eds. Enfield, NH, Science Publishers. 2006. P. 117–178.
- Lee S.D., Yun S.M., Park J.S., Lee J.H. Floristic survey of diatom in the three Islands (Baeknyeong, Daecheong, Socheong) from Yellow Sea of Korea // *J. Ecol. Environ.* 2015. V. 38. № 4. P. 563–598.
- Liu J.Y. Checklist of Biota of Chinese Seas. Beijing: Science Press, Academia Sinica. 2008. 1267 p.
- MacIntyre H.L., Geider R.J., Miller D.C. Microphytobenthos: The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production // *Estuaries, Coasts*. 1996. V. 19. № 2. P. 186–201.

- Mann D.G., Droop S.J.M. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms // *Hydrobiologia*. 1996. V. 366. P. 19–32.
- Martines-Goss M.R. A Checklist of *Navicula* (Class Bacillariophyceae) of the Philippines // *Sci. Diliman*. 2001. V. 13. № 1. P. 1–22.
- McGee D.K. Morphologic comparisons of shallow and deepwater marine diatoms of Onslow Bay, North California // Master of Science Thesis. Univ. of North Carolina at Wilmington. 2009. <https://libres.uncg.edu/ir/uncw/listing.aspx?id=1581>
- Miller D.C., Geider H.L., MacIntyre H.L. The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs // *Estuaries*. 1996. V. 19. P. 202–212.
- Nikulina T.V., Kociolek J.P. Diatoms from hot springs from Kuril and Sakhalin Islands (Far East, Russia) // *The Diatom World*. 2011. V. 19. P. 333–363.
- Park J., Khim J.S., Ohtsuka T. et al. Diatom assemblages on Nanaura mudflat, Ariake Sea, Japan: with reference to the biogeography of marine benthic diatoms in North-east Asia // *Botanical Stud.* 2012. V. 53. P. 105–124.
- Patil J.S., Anil A.S. Epibiotic community of the horseshoe crab *Tachypleus gigas* // *Mar. Biol.* 2000. V. 136. № 4. P. 699–713.
- Perissinotto R., Kibirige I., Nozais K. Spatio-temporal Dynamics of Phytoplankton and Microphytobenthos in a South African Temporarily-open Estuary // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2002. V. 55. № 1. P. 47–58.
- Procopiak L.K., Fernandes L.F., Moreira-Filho H. Marine and estuarine diatoms (Bacillariophyta) from Paraná, Southern Brazil: check-list with emphasis of harmful species // *Biota Neotrop.* 2006. V. 6. № 3. P. 3–28.
- Rao D., Webb J.S., Holmström C. Low densities of epiphytic bacteria from the marine alga *Ulva australis* inhibit settlement of fouling organisms // *Appl. Env. Microbiol.* 2007. V. 73. № 24. P. 7844–7852.
- Round F.E. Benthic marine diatoms // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1971. V. 9. P. 83–139.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1990. 747 p.
- Ryabushko L.I. The influence of hydrothermal vents on the microphytobenthos composition of marine volcano Ushishir (Kurile Islands): Program & Abstr. EMBS³³ Symp. (Wilhelmshaven, 07–11 Sept. 1998). Wilhelmshaven, Germany. 1998. P. 33.
- Ryabushko L.I., Balycheva D.S., Ryabushko V.I. Microphytobenthos diatoms of the Black Sea: biodiversity and ecology // *Ecologica Montenegrina*. 2017. V. 14. P. 48–59.
- Sarasvathi M., Perissinotto R., Nozais C. Seasonal Variations in the Vertical Distribution of Benthic Microalgae in the Upper Sediment of the Mloti Estuary, South Africa // *Bot. Mar.* 2003. V. 46. P. 323–331.
- Sieminska J. The discoveries of diatoms older than the Cretaceous: 55–74 // *The Origin and Biogeographical Approaches*. W. Szafer Institute of Botany Polish Academy of Sciences, Krakow, 2000. P. 55–74.
- Siqueiros-Beltrones D.A., Zaragoza E., Argumedo-Hernández U. Epiphytic diatoms of *Macrocystis pyrifera* (L.) C. AG. from the Baja California Peninsula, México // *Oceanides*. 2002. V. 17. № 1. P. 31–39.
- Skvortzow B.W. Marine littoral diatoms from environs of Vladivostok // *Philippine J. Sci.* 1932a. V. 47. № 1. P. 129–150.
- Skvortzow B.W. Marine diatoms from Formosa Striat // *Philipp. J. Sci.* 1932b. V. 47. № 1. P. 151–160.
- Skvortzow B.W. Diatoms from the bottom of the Sea of Japan // *Philipp. J. Sci.* 1932c. V. 47. № 2. P. 265–277.
- Tanimura Y. Late Quaternary diatoms of the Sea of Japan // *Tohoku Univ. Sci. Rep. 2nd Ser. (Geol.)*. 1981. V. 51. № 1–2. P. 1–37.
- Totti C., De Stefano M., Pennesi S. Seasonal variation of epilithic diatoms on different hard substrates, in the northern Adriatic Sea // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2007. V. 87. P. 649–658.
- Trobajo R.P. Ecological analysis of periphytic diatoms in Mediterranean coastal wetlands (Emporda wetlands, NE Spain). De Girona Univ. 2005. 212 p.
- Trobajo R.P., Cox E.J., Quintana X.D. The effects of some environmental variables on the morphology of *Nitzschia frustulum* (Bacillariophyta), in relation its use as a bioindicator // *Nova Hedwigia*. 2004. V. 79. № 3–4. P. 433–445.
- Tsoy I., Prushkovskaya I., Aksentov K., Astakhov A. Environmental changes in the Amur Bay (Japan/East Sea) during the last 150 years revealed by examination of diatoms and silicoflagellates // *Ocean Sci. J.* 2015. V. 50. № 2. P. 433–444.
- Ulanova A., Busse S., Snoeijls P. Coastal diatom-environment relationship in the Brackish Baltic Sea // *J. Phycol.* 2009. V. 45. P. 54–69.
- Underwood A.J. The vertical distribution and seasonal abundance of intertidal microalgae on a rocky shore in New South Wales // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1984. V. 78. № 3. P. 199–220.
- Urban-Malinga B., Wiktor J. Microphytobenthic primary production along a non-tidal sandy beach gradient: An annual study from the Baltic Sea // *Oceanologia*. 2003. V. 45. № 4. P. 705–720.
- Van Baalen C., O'Donnel R. Isolation and a growth of psychrophilic diatoms from the ice-edge in the Bering Sea // *J. Gen. Microbiol.* 1983. V. 129. № 3. P. 1019–1023.
- Welker S., Sdrigotti E., Covelli S., Covelli J. Microphytobenthos in the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea); relationship with labile sedimentary organic matter and nutrients // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2002. V. 55. P. 336–341.
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom Flora of Marine Coasts. I. A.R.G. Gantner Verlag K.G. 2000. 925 p.
- Wood E.J.F. Studies on Australian and New Zealand diatoms. IV. Descriptions of further sedentary species // *Trans. Roy. Soc. N. Z.* 1961. V. 88. Part 4. P. 669–712.
- Zalat A.A. Distribution and origin of diatoms in the bottom sediments of the Suez canal lakes and adjacent areas, Egypt // *Diat. Res.* 2002. V. 17. № 1. P. 243–266.
- Zhao L., Sun J., Gao Y. et al. *Hippodonia fujiannensis* sp. nov. (Bacillariophyceae), a new epipsammic diatom from the low intertidal zone, Fujian province, China // *Phytotaxa*. 2017. V. 295. № 1. P. 77–85.

Benthic Diatoms of the Russian Waters of the Sea of Japan and Adjacent Sea Areas**A. A. Begun^a and L. I. Ryabushko^b**^a*A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*^b*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011, Russia*

The review analyzes the current state of knowledge of microphytobenthos in the Russian waters of the Sea of Japan and adjacent sea areas. A retrospective analysis of the literature shows that microphytobenthos with its primary production, often exceeding production of phytoplankton, plays an important role in coastal marine ecosystems. Benthic diatoms in the coastal waters of Peter the Great Bay (Sea of Japan), the first food object for many marine invertebrates and mammals, are also used as important indicators of the state of the aquatic environment. Despite a great number of publications on the region under study, knowledge of the microphytobenthos in taxonomic and ecological-floristic aspects is still insufficient.

Keywords: microphytobenthos, benthic diatoms, periphyton, epiphyton, Sea of Japan