

УДК 571.645(210.5):504.7.06

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА
PHYLLOSPADIX IWATENSIS MAKINO, 1931 (ALISMATALES: ZOSTERACEAE)
НА ЛИТОРАЛИ БУХТЫ КРАБОВАЯ
(ОСТРОВ ШИКОТАН, КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)**

© 2022 г. А. П. Цурпало¹, *, Л. И. Сабитова¹, М. Б. Иванова¹

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

*e-mail: tsurpalo@mail.ru

Поступила в редакцию 30.06.2021 г.

После доработки 16.12.2021 г.

Принята к публикации 27.01.2022 г.

По материалам экспедиций 1987, 1997 и 2013 гг., дополненным литературными данными 1949, 1955 и 1963 гг., описаны многолетние изменения структуры сообщества *Phyllospadix iwatensis* на литорали б. Крабовая (о-в Шикотан, Курильские острова) под влиянием природных и антропогенных факторов. В течение периода исследований в сообществе наряду с *Ph. iwatensis* всегда присутствовали губка *Halichondria panicea*, сипункулида *Phascolosoma agassizii*, изопода *Idotea ochotensis*, рак-отшельник *Pagurus middendorffii*, а также брюхоногие моллюски *Buccinum percrassum*, *Nucella heyseana* и *Littorina siikana*. Органическое загрязнение бухты привело к увеличению числа сопутствующих видов и плотности их поселения, но к уменьшению доли биомассы доминантного вида. После землетрясения и тектонического опускания острова отмечено снижение видового богатства и увеличение доли биомассы доминантного вида в сообществе. Увеличение общей биомассы сообщества происходило в течение всего периода исследований. Степень изменения экологического состояния сообщества филлоспадикса на литорали б. Крабовая оценена методом сравнения кумулятивных кривых численность/биомасса.

Ключевые слова: сообщество *Phyllospadix iwatensis*, многолетние изменения, структура сообщества, литораль, б. Крабовая, о-в Шикотан, Курильские острова, кривые доминирования биомассы и численности (ABC-метод)

DOI: 10.31857/S0134347522030093

Сообщества морских трав широко распространены в прибрежной зоне Мирового океана. Род *Phyllospadix*, включающий 5 видов, отмечен в умеренных водах северной Пацифики. Вдоль западного побережья Канады и США обитают *Ph. scouleri* W.J. Hooker, 1838, *Ph. serrulatus* Ruprecht ex Ascherson, 1868 и *Ph. torreyi* S. Watson, 1879; *Ph. japonicus* Makino, 1897 и *Ph. iwatensis* Makino, 1931 распространены вдоль восточного побережья Азии (Den Hartog, Kuo, 2006). В акватории российского Дальнего Востока сообщество *Ph. iwatensis* встречается в низкобореальных водах (прибрежные воды южного Сахалина, южных Курильских островов, Приморского края и Хабаровского края) и является одним из самых устойчивых климаксных поясообразующих сообществ, богатых по видовому составу (Кусакин, 1994; Иванова, Цурпало, 2017).

Многолетние исследования изменения структуры литоральных сообществ особенно актуаль-

ны в связи с усилением антропогенной нагрузки на морские экосистемы и с сокращением их биоразнообразия. Структура сообществ может изменяться как под воздействием естественных факторов среды (сезонные и годовые флуктуации температуры, солёности и увлажнения, воздействие тектонических сдвигов и т.д.), так и в результате деятельности человека (загрязнение, промысел, морское гидростроительство и т.д.) (Гульбин и др., 2003; McGary, 2005; Meena et al., 2019, и др.).

В течение многих лет в б. Крабовая (о-в Шикотан, Курильские острова) происходило прогрессирующее загрязнение акватории отходами рыбообрабатывающего производства. Первые исследования, проведенные в 1949 г., показали незначительное загрязнение средней части бухты (Кусакин, 1958а, 1958б), которое возрастало (Кусакин, 1978) и достигло максимума к 1987 г., когда в результате деятельности крупного рыбокомби-

ната, расположенного в кутовой части бухты, плавающие органические отходы достигали входных мысов, где быстро устранялись прибоем и течениями (Кусакин и др., 1999б; Цурпало, 2016). Необходимо отметить, что до 1963 г. сообщество *Ph. iwatensis* встречалось не только на входных мысах, но и на мысах в средней части б. Крабовая, где впоследствии оно исчезло из-за загрязнения (Иванова, Цурпало, 2017).

Из природных факторов наиболее сильное воздействие на литоральные сообщества оказало землетрясение 1994 г., в результате которого произошло общее тектоническое погружение о-ва Шикотан на 0.5–0.7 м (Ивашенко и др., 1996). На острове произошли обвалы, образовались многочисленные осыпи, богато населенные скалистые платформы почти полностью погрузились ниже 0 глубин, площадь литорали на мысах значительно уменьшилась. Известно, что гетерогенность и стабильность субстрата определяют характеристики бентосных сообществ, а нестабильность оказывает на них негативное влияние (Duan et al., 2007a, 2007b; Vlöcher et al., 2020). Если учесть, что величина прилива и, следовательно, протяженность по вертикали литоральной зоны на о-ве Шикотан составляет около 1.5 м, то резкое погружение берега на 0.6 м, когда 40% литорали оказалось ниже 0 глубин, можно считать катастрофическим для многих литоральных сообществ (Кусакин, 1994; Кусакин, Цурпало, 1999). Землетрясение привело к разрушению рыбоперерабатывающего комплекса острова более чем на 80% (<https://ostrovnoy.ru>). Частичное самоочищение литоральной зоны от многолетних органических отложений, произошедшее в б. Крабовая, предоставило уникальную возможность для изучения изменений структуры литоральных сообществ. Однако уже к 1997 г. рыбокомбинат был восстановлен, и вновь было отмечено загрязнение литоральной зоны (Латышев и др., 1999; Малиновская, 1999). В настоящее время на рыбокомбинате “Островной” по-прежнему перерабатываются морские биоресурсы (<https://sakhalin.info/>).

Многолетние изменения литорального макробентоса б. Крабовая в условиях разной степени органического загрязнения и неполное восстановление сообществ литорали после опускания берега в результате землетрясения в 1994 г. частично изучены ранее (Кусакин и др., 1999а, 1999б; Кусакин, Цурпало, 1999). Однако в этих исследованиях структуру сообщества филлоспадикса как индикатора состояния окружающей среды подробно не рассматривали. К тому же в настоящее время имевшиеся сведения дополнены результатами, полученными в экспедиции на о-в Шикотан в 2013 г.

Цель данного исследования – на основе собственных и литературных сведений проанализи-

ровать многолетнюю динамику структуры сообщества *Ph. iwatensis* в б. Крабовая и оценить воздействие природных и антропогенных факторов на состояние этого сообщества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Бухта Крабовая (о-в Шикотан, Курильские острова) находится на северо-западном побережье острова, вдается в него примерно на 3 км и открывается в Южно-Курильский пролив узким горлом (рис. 1). На входных мысах летом температура воды изменяется от 6.2 до 11.4°C, соленость в среднем составляет 33.7‰ (Кусакин, 1978).

Зона литорали ограничена самым высоким и самым низким уровнями воды, обусловленными астрономическими причинами; высота приливотливной зоны в б. Крабовая составляет 1.47 м, приливы относятся к неправильным полусуточным (Лоция..., 1984). Принцип Вайана в некоторой модификации вполне применим для литорали с неправильными полусуточными приливами (Ушаков, 1951; Кусакин, 1961). Верхний горизонт литорали большую часть времени остается над водой, так как в период квадратурных приливов он не покрывается водой. Нижний горизонт литорали большую часть времени находится под водой и обнажается лишь в период больших (сизигийных) отливов. Средний горизонт характеризуется периодическим ежедневным погружением и осыханием.

Заросли *Phyllospadix iwatensis* располагаются на скалистом субстрате в нижнем горизонте литорали. В отличие от zostеры, которая предпочитает рыхлые субстраты, филлоспадикс растет как на горизонтальных, так и на вертикальных поверхностях, прикрепляясь к скалам корневищами. На Курильских островах на нижней границе распространения филлоспадикс конкурирует за место с бурыми водорослями родов *Alaria*, *Saccharina* и *Arthrothamnus*.

Материалом для работы послужили сборы, выполненные во время экспедиций Института биологии моря (ныне ННЦМБ ДВО РАН) в июле–августе 1987, 1997 и 2013 гг. на литорали б. Крабовая. Гидробиологическую съемку выполняли на тех же участках, что и в 1949 (август–сентябрь), 1955 (март–май) и 1963 (июль) гг. (Кусакин, 1958а, 1958б, 1961, 1978): участок 1 – южный входной мыс, 43°49'53.59" N, 146°43'28.40" E; участок 2 – северный входной мыс, 43°50'09.22" N, 146°43'18.28" E (рис. 1).

Материал собирали во время сизигийных отливов по общепринятой методике хронологических исследований на литорали (Кусакин и др., 1974), что позволило сравнить полученные в разные годы данные и считать их репрезентативными. На литорали предварительно визуально оце-

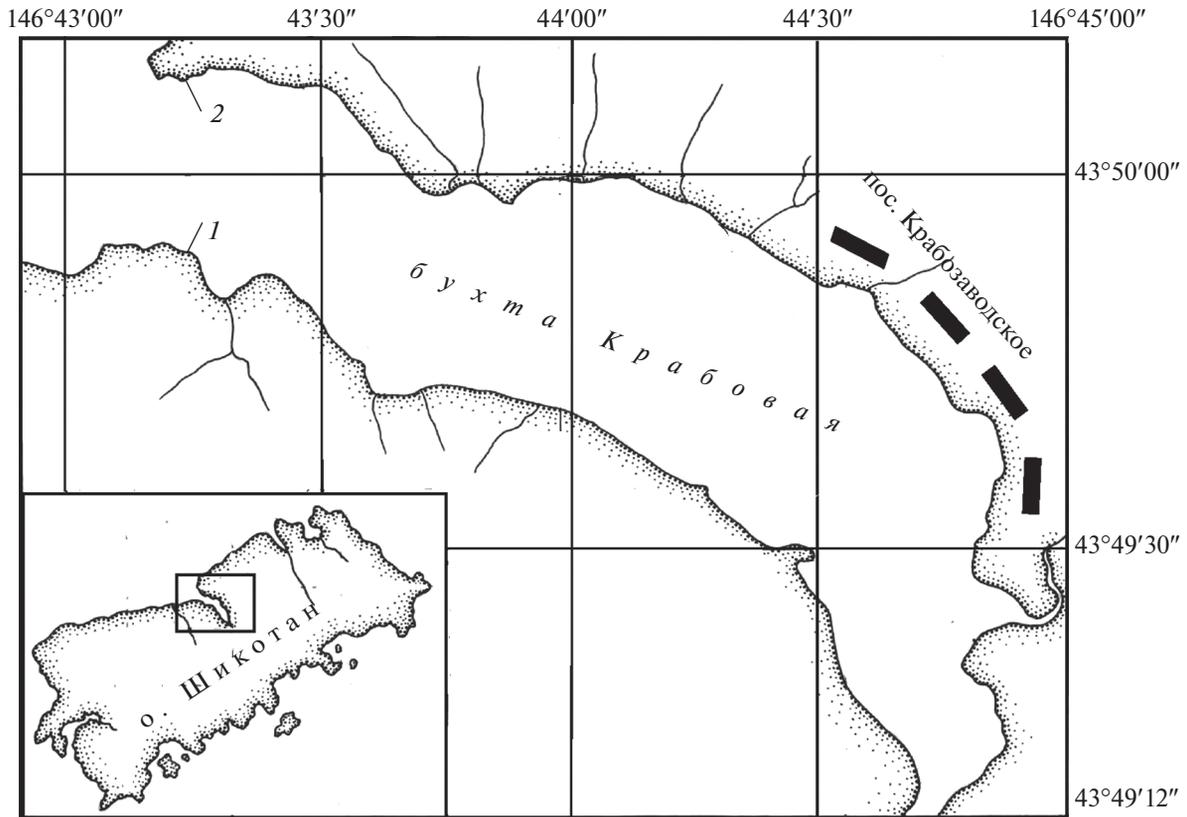


Рис. 1. Район исследований. 1, 2 – участки, на которых выполняли гидробиологические разрезы на литорали б. Крабовая (о-в Шикотан) в 1949, 1955, 1963, 1987, 1997 и 2013 гг.

нивали распределение сообщества, выбирали наиболее характерные участки при 100% покрытии филлоспадиксом. Пробные площадки ограничивали металлическими рамками площадью 250, 500 или 10000 см². Собранные пробы разбирали, организмы подсчитывали и, обсушив на фильтровальной бумаге, взвешивали на аптекарских весах с точностью до 10 мг. Полученные данные экстраполировали на 1 м². Коллекции фиксировали 75% спиртом или 4% формалином. В 1987, 1997 и 2013 гг. было собрано 13 проб макробентоса в сообществе филлоспадикса.

Для выявления сходства видового состава сообщества *Ph. iwatensis* проведен кластерный анализ, основанный на индексе ценотического сходства Брея–Кертиса для качественных данных (присутствие/отсутствие видов). Экологическое состояние сообщества оценивали методом сравнения кумулятивных кривых численности и биомассы (Abundance/Biomass Comparisons или ABC-метод) (Warwick, 1986). Для оценки величины и знака ABC-эффекта использовали *W*-статистику:

$$W = \sum_{i=1}^S \frac{(B_{ci} - N_{ci})}{50(S-1)},$$

где B_{ci} и N_{ci} – накопленные относительные значения биомассы и численности для i -го по рангу вида, S – число видов. Положительные значения W служат признаком устойчиво развивающегося сообщества, тогда как отрицательные свидетельствуют о наличии негативного воздействия. Видовое разнообразие оценивали с помощью индекса Шеннона–Винера (H'):

$$H' = -\sum P_i \times \log_2(P_i),$$

где P_i – доля особей i -вида.

Кроме собственных данных в анализ включены сведения о составе сообщества *Ph. iwatensis* в б. Крабовая в 1949, 1955 и 1963 гг., приведенные в работах О.Г. Кусакина (1958а, 1958б, 1961, 1978). Все расчеты выполнены в пакете статистических программ PRIMER v.6 (Clarke, 1990; Warwick, Clarke, 1994; UNEP, 1995; Clarke, Gorley, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ

За период исследований (1949–2013 гг.) в сообществе *Phyllospadix iwatensis* на входных мысах в приливо-отливной зоне б. Крабовая, обнаружено 149 видов макробентоса. Наряду с *Ph. iwatensis* на протяжении всех лет в сборах встречались губка *Halichondria panicea*, сипункулида *Phascolosoma*

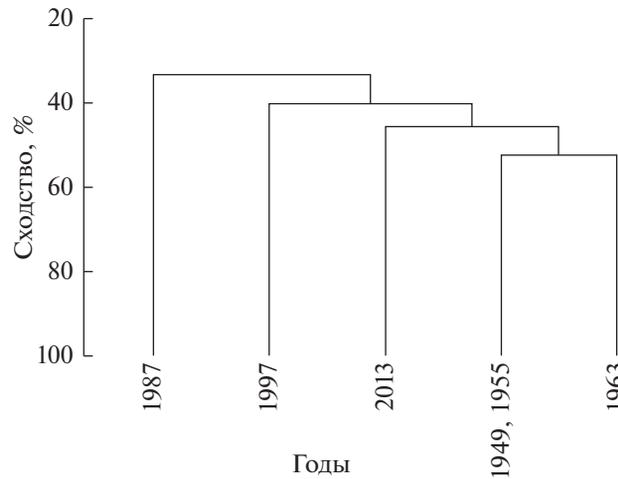


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава в сообществе *Phyllospadix iwatensis* на литорали б. Крабовая (о-в Шикотан) в разные годы по результатам кластерного анализа (индекс ценотического сходства Брея–Кертиса).

agassizii, равноногий рак *Idotea ochotensis*, рак-отшельник *Pagurus middendorffii* и брюхоногие моллюски *Buccinum percrassum*, *Nucella heyseana* и *Littorina sitkana*. Еще 15 видов животных и растений отмечены в 80% случаев: известковая красная водоросль *Corallina pilulifera*, брюхоногие моллюски *Nucella freycineti*, *Falsicingula kurilensis* и *Ephera turrita*, двустворчатый моллюск *Turtonia minuta*, десятиногие раки *Dermaturus mandtii* и *Telmessus cheiragonus*, актиния *Cnidopus japonicus*, голотурия *Eupentacta fraudatrix*, а также многощетинковые черви *Nereis multignatha*, *Naineris jacutica*, *Cirratulus cirratus*, *Lumbrineris inflata*, *Nereis vexillosa* и *Capitella capitata*.

Максимальное число видов в сообществе (73) отмечено в первые годы исследований (1949, 1955), в 1963 г. оно уменьшилось до 49 видов (Кусакин, 1978), но к 1987 г. возросло до 70. В 1997 г. число видов в сообществе снова резко сократилось до 28, а в 2013 г. вновь возросло до 54.

Согласно проведенному кластерному анализу, сообщество филлоспадикса в ранние годы исследований (1949, 1955, 1963) обладало высоким сходством видового состава, поэтому объединено в один кластер (уровень сходства 52.5%); отмечено относительно высокое сходство (45.7%) указанного кластера с составом сообщества в 2013 г. (рис. 2). Видовой состав сообщества в 1987 г. (при максимальном загрязнении бухты) и в 1997 г. (после землетрясения) наиболее заметно отличается от объединенного кластера 1949, 1955, 1963 гг. и последнего года исследований (рис. 2).

Первые количественные данные, полученные в 1963 г., показали, что биомасса сообщества *Ph. iwatensis* на входных мысах в среднем составляла 3833.6 ± 1980.8 г/м². В 1987 г. она была равна 5883.9 ± 5424.1 г/м², в 1997 г. (на участке 1) —

7746.8 г/м² и в 2013 г. — 10274.2 ± 3334.5 г/м² (рис. 3), т.е. биомасса сообщества постоянно увеличивалась. Структура сообщества на обоих участках в течение всего периода наблюдений претерпевала сходные изменения. В 1963 г. доля доминантного вида *Ph. iwatensis* в среднем составляла 94% от общей биомассы сообщества, при эвтрофикации она уменьшилась до 64% (1987 г.) и при формировании сообщества после землетрясения увеличилась от 77% (1997 г.) до 80.5% (2013 г.), приближаясь к значениям 1963 г.

В 1987 г. в общей биомассе сообщества филлоспадикса в верхней части пояса была велика доля усонного рака *Chthamalus dalli* (11%), в нижней — бурых водорослей *Saccharina angustata* (15%) и *Arthrothamnus bifidus* (6%). В 1997 и в 2013 гг. отмечен значительный вклад полихеты *N. jacutica* — 14 и 8% соответственно. В 2013 г. заметной была доля полихеты *Pseudopotamilla ocellata* (5%) и молоди морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (3%).

Показатели плотности поселения (численности) ряда сопутствующих видов животных в сообществе филлоспадикса существенно варьировали на протяжении всего периода исследований (см. табл. 1). Кроме того, для некоторых видов отмечены высокие значения плотности в отдельные годы. Так, в 1963 г. довольно высокой была численность полихеты *Bispira polymorpha* (200 экз./м²) и молоди морского ежа *S. intermedius* (70 экз./м²); в 1987 г. наблюдалась высокая численность усонного рака *Chthamalus dalli* (34 200 экз./м²), рака-отшельника *P. middendorffii* (100 экз./м²) и брюхоножного моллюска *B. percrassum* (300 экз./м²). Численность многощетинкового червя *Naineris jacutica*, в 1997 г. составлявшая 6160 экз./м², в 2013 г. достигла 9920 ± 776 экз./м². В 1997 г. многочисленными были гастропода *Margarites pilsbryi* (880 экз./м²),

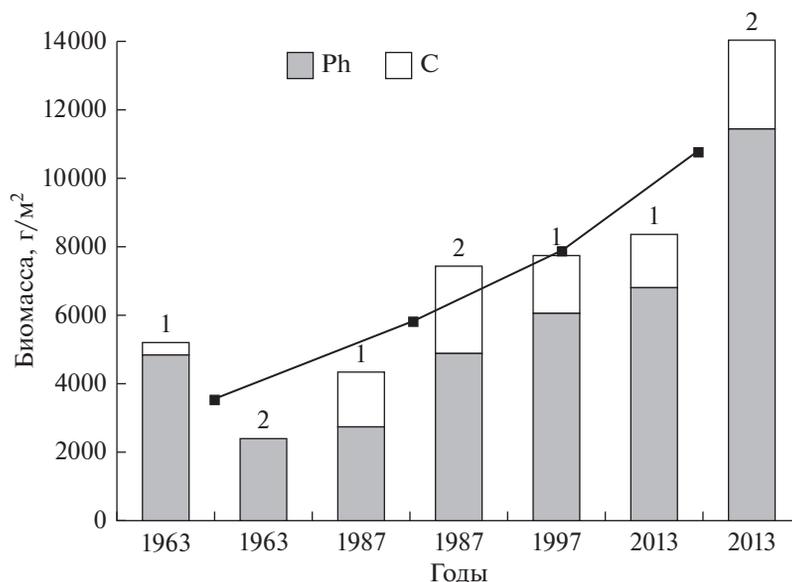


Рис. 3. Структура сообщества *Phyllospadix iwatensis* (Ph – филлоспадикс, С – сопутствующие виды) на участках 1 и 2 литорали б. Крабовая (о-в Шикотан). Линия показывает средние значения биомассы сообщества для обоих участков.

полихета *Nereis vexillosa* (320 экз./м²) и двустворчатый моллюск *Protothaca euglypta* (100 экз./м²). В 2013 г. заметной численности достигали брюхоногий моллюск *Margarites helacinus* – 740 ± 85 экз./м², а также полихеты *Branchiomaldane simplex* (1140 экз./м²) и *Cirratulus cirratus* (2820 ± 594 экз./м²).

На входных мысах высокие значения численности многих сопутствующих видов зарегистрированы при значительном загрязнении кутовой

части бухты. Например, в 1963 г., когда загрязнение было незначительным, численность *T. minuta* составляла 30 экз./м², по мере увеличения загрязнения бухты к 1987 г. она возросла до 80150 ± 112925 экз./м² (см. табл. 1). Еще один показательный пример – численность *L. sitkana*, которая в 1963 г. не превышала 10 экз./м², а в 1987 г. достигла 2680 ± 2727 экз./м². В 1997 г. после землетрясения плотность поселения многих видов

Таблица 1. Плотность поселения (численность) (экз./м²) некоторых сопутствующих видов в сообществе *Phyllospadix iwatensis*

Вид	Таксономическая группа	1963 г.	1987 г.	1997 г.	2013 г.
<i>Littorina sitkana</i>	Ga	10	2680 ± 2727	20	100 ± 85
<i>Idotea ochotensis</i>	Is	30 ± 14	380 ± 429	120	967 ± 1312
<i>Nucella heyseana</i>	Ga	10	300 ± 434	80	153 ± 214
<i>Phascolosoma agassizii</i>	Si	20	260 ± 339	80	153 ± 145
<i>Turtonia minuta</i>	Bi	30	80150 ± 112925	–	100 ± 28
<i>Buccinum percrassum</i>	Ga	–	300	20	40 ± 0
<i>Falsicingula kurilensis</i>	Ga	–	3587 ± 4033	–	160 ± 208
<i>Cliamenella fraudatrix</i>	Is	–	1390 ± 1711	–	27 ± 12
<i>Nereis multignatha</i>	Po	140	1320 ± 396	–	993 ± 751

Примечание: “–” – вид в количественной пробе не обнаружен; Ga – Gastropoda, Bi – Bivalvia, Is – Isopoda, Si – Sipuncula, Po – Polychaeta.

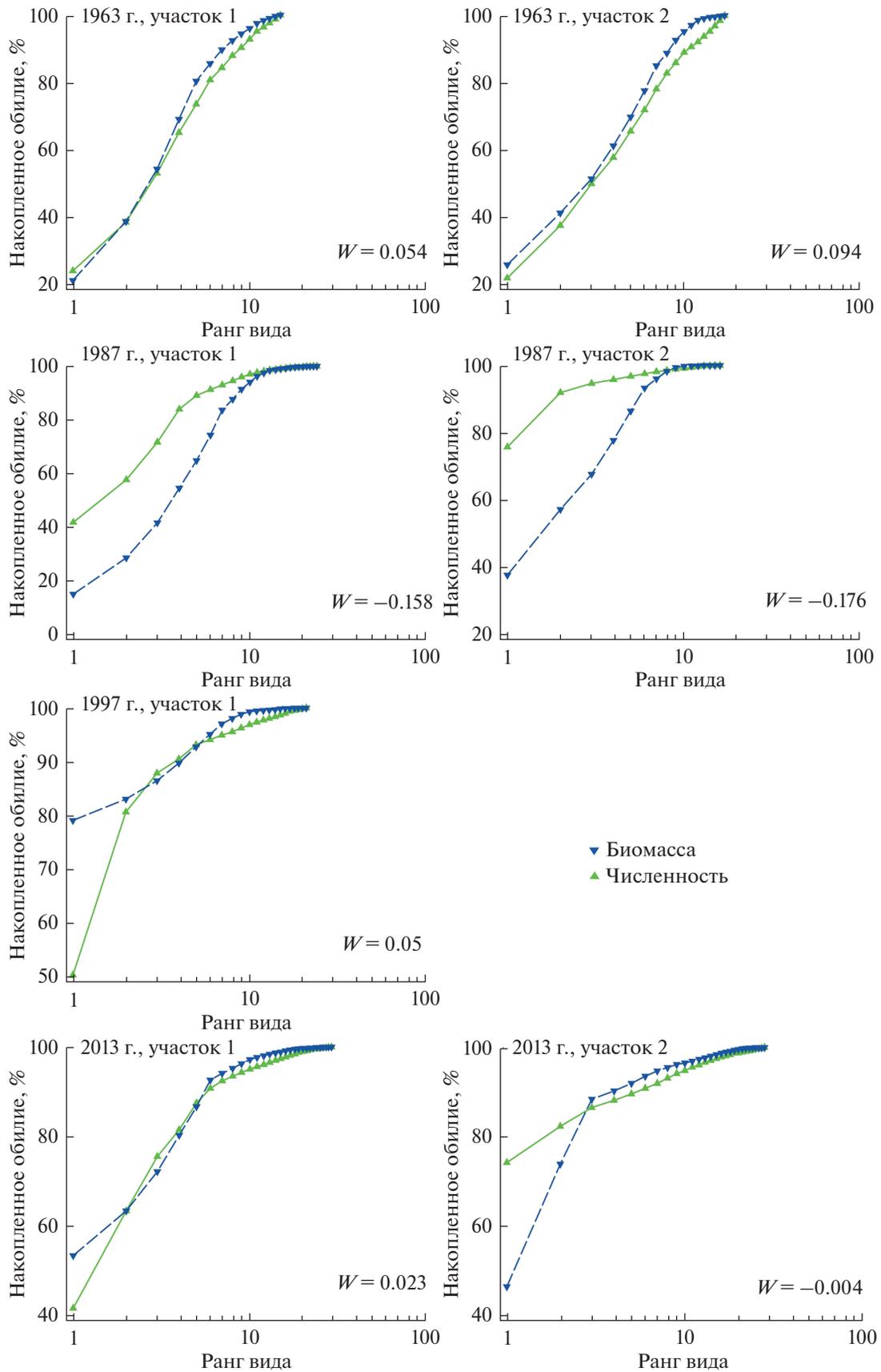


Рис. 4. ABC-диаграммы для сообщества *Phyllospadix iwatensis* на двух участках литорали б. Крабовая (о-в Шикотан) в разные годы исследований.

резко сократилась, однако к 2013 г. увеличилась (см. табл. 1).

Результаты АВС-анализа показали, что для обобщенных данных по каждому из участков кумулятивная кривая относительной биомассы в 1963, 1997 и 2013 г. лежит выше кумулятивной кривой численности (рис. 4) в отличие от кривых 1987 г., когда индекс W принимает отрицательные значения (-0.158 ; -0.176).

ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на литорали б. Крабовая выделено 39 сообществ макробентоса (Цурпало, 2009), для каждого из них характерен свой доминантный вид. Сложность рельефа в приливно-отливной зоне, особенно на скалисто-каменистых платформах, приводит к тому, что даже в пределах одного острова в составе одного и того же сообщества (группировки) часто не бывает общих видов, кроме 2–3 наиболее обычных (Кусакин, 1969). Среди представителей макробентоса, отмеченных в сообществе *Phyllospadix iwatensis* в течение всего периода исследований, виды *Ph. iwatensis*, *Idotea ochotensis*, *Pagurus middendorffii*, *Littorina sitkana* и *Nucella heuseana* были общими и для сообщества филлоспадикса, описанного на других островах Малой Курильской гряды (о-ва Полонского, Анучина и Танфильева) по материалам экспедиции 1987 г. (Иванова, Цурпало, 2017). Кроме того, двусторчатый моллюск *Turtonia minuta* и красная водоросль *Corallina pilulifera*, входящие в состав сообщества филлоспадикса всех перечисленных островов Малой Курильской гряды (включая Шикотан), на входных мысах б. Крабовая не найдены только в 1997 г.

Видовое богатство. В первые годы исследований в сообществе *Ph. iwatensis* было отмечено 73 вида (Кусакин, 1958а, 1958б). В 1987 г. на фоне сильного загрязнения кутовой части бухты число видов на входных мысах в сообществе увеличилось по сравнению с таковым в 1963 г. в 1.4 раза. Это согласуется с мнением многих авторов, отмечавших, что при эвтрофикации акватории и переходе от олиготрофных условий к мезотрофным происходит увеличение общего числа видов в сообществах (Алимов, 1989; Lopez Garra et al., 1990; Ошурков, 2000, и др.). Дальнейшие изменения в сообществах могут происходить без увеличения видового богатства, часто при достижении высокой степени трофности наблюдается уменьшение общего числа видов (Ревков и др., 1999; Белогурова, Звягинцев, 2006; Мощенко, Белан, 2008). В целом степень эвтрофирования влияет на число видов в сообществе, наибольшее видовое богатство отмечается при “среднем” уровне загрязне-

ния, при крайних вариантах эвтрофикации оно уменьшается (Lopez Garra et al., 1990).

Результаты исследования показали, что после землетрясения в течение трех лет (1994–1997 гг.) сообщество филлоспадикса, формировавшееся на новом уровне литорали, постепенно насыщалось видами, число которых в 1997 г. достигло 28, а к 2013 г. увеличилось почти в 2 раза (54 вида).

По данным кластерного анализа видового состава сообщества, его сходство в ранние годы (1949–1963) и в последний год исследований может свидетельствовать о достижении сообществом *Ph. iwatensis* к 2013 г. климаксовой стадии. Это предположение подтверждается присутствием в сообществе помимо общих видов, отмеченных за весь период исследований, представителей макробентоса, которые встречались только в указанные годы (*Strongylocentrotus intermedius*, *Pugettia quadridens*, *Mitrella burchardi*, *Margarites helycinus* и *Protothaca euglypta*).

Значения индексов биоразнообразия Шеннона (H') для второстепенных видов изменялись от 1.7 (на участке 1 в 1997 г.) и 1.6 (на участке 2 в 2013 г.) для сообщества филлоспадикса, формирующегося на новом уровне литорали после землетрясения, до 2.2 для сформировавшегося сообщества.

Биомасса. В сообществе филлоспадикса на входных мысах б. Крабовая отмечены не только качественные, но и количественные изменения. За 50 лет (с 1963 по 2013 г.) средняя биомасса сообщества на литорали увеличилась, что было связано с продолжающейся эвтрофикацией бухты. Известно, что при слабом и умеренном органическом загрязнении биомасса сообщества часто возрастает, иногда весьма значительно (Кусакин, Цурпало, 1999; Ревков и др., 1999; Ansari et al., 2014 и др.).

Антропогенное загрязнение б. Крабовая в 1991 и 1997 гг. подтверждено исследованиями микроэлементного состава литорального организминдикатора (бурая водоросль *Fucus evanescens*), в котором обнаружены повышенные концентрации цинка и меди (Малиновская, 1999). Загрязнение акватории органическими отходами рыбного производства (Латышев и др., 1999) привело не только к увеличению числа сопутствующих видов в сообществе, но и к увеличению их доли в общей биомассе сообщества и, соответственно, к уменьшению почти в 1.5 раза доли доминантного вида. Подобную закономерность наблюдали во многих литоральных сообществах б. Крабовая (Цурпало, 2009).

В 1997 г. спустя 3 года после землетрясения на участке 2 сообщество филлоспадикса не сформировалось. Очевидно, это обусловлено тем, что уз-

кая площадь литорали на северном входном мысе еще больше сократилась после погружения берега. Однако в сообществе ламинариевой водоросли *Alaria marginata*, которая обычно обитает вместе с *Ph. iwatensis* в нижней части литорали, филлоспадикс присутствовал и его доля составляла 2.2% от общей биомассы сообщества алярии (9214 г/м²).

В 2013 г. сообщество филлоспадикса было отмечено на обоих участках, причем на участке 2 его биомасса достигала максимальных (14069 г/м²) значений за весь период наблюдений. Вероятно, это связано с тем, что на фоне продолжающейся эвтрофикации основной перенос богатых органическим веществом вод из кутовой части бухты, обусловленный циклонической циркуляцией вод, происходит преимущественно по правому берегу по направлению к участку 2 (Малиновская, 1999).

Мощность зарослей филлоспадикса на отдельных участках может значительно колебаться в зависимости от рельефа, грунта и гидрологии (Подкорытова, 2005). Биомасса сообщества филлоспадикса часто достигает больших значений. Так, на о-ве Шикотан в бухтах Димитрова, Церковная, Гальцева, Отрадная и Горобец в среднем она составляла 9499.1 ± 4666.9 г/м², максимальное значение (16500.0 г/м²) отмечено в б. Церковная. На других островах Малой Курильской гряды биомасса достигала 15886.0 ± 8600.0 г/м² с максимумом 26998.2 г/м² на о-ве Анучина (неопубликованные данные) и 19580.3 г/м² на о-ве Симушир (Большая Курильская гряда) (неопубликованные данные). В зал. Петра Великого (Японское море) биомасса сообщества филлоспадикса на о-ве Фуругельма составляла 13995.5 г/м² (Гульбин и др., 1987), на о-ве Русский – 13247.1 г/м² (Ivanova et al., 2009) и на о-ве Путятина – 8033.7 ± 2755.8 г/м² (Иванова, Цурпало, 2013). Минимальные значения биомассы сообщества филлоспадикса зарегистрированы на литорали о-ва Кунашир вблизи мыса Круглый – 795.7 г/м² (Kostina, Tsurpalo, 2016).

Доля филлоспадикса от общей биомассы сообщества в большей степени зависит от гидродинамических условий местообитания и варьирует в широких пределах. Например, на одном и том же участке литорали б. Отрадная (о-в Шикотан) в открытой части рифа доля филлоспадикса от общей биомассы сообщества составляла 95.1%, в защищенной – 79.1% (неопубликованные данные). В целом доля доминантного вида в сообществе филлоспадикса может варьировать от 98.0% (о-в Полонского) (неопубликованные данные), 96.6% (о-в Фуругельма) (Гульбин и др., 1987) и 95.0% (о-в Кунашир) (Kostina, Tsurpalo, 2016) до 62.5% (о-в Русский) (Ivanova et al., 2009).

Метод АВС-диаграмм и *W*-статистика тщательно протестированы и подтверждены для морских и пресноводных сообществ (Beukema, 1988; Dauer et al., 1993), поэтому широко применяются в настоящее время (Wijeyaratne, Bellanthudawa, 2018; Zhao et al., 2020; Zhang et al., 2021, и др.). Результаты статистической оценки экологического состояния сообщества *Ph. iwatensis* в б. Крабовая, полученные методом сравнения численности и биомассы (АВС) видов сообщества (рис. 4), подтвердили отсутствие нарушений структуры сообщества и отрицательных воздействий в начальный период исследований (1963 г.). Такая картина (кривая биомассы лежит выше кривой численности) характерна для естественных природных сообществ, состоящих из крупных особей с большой биомассой (Attrill, Depledge, 1997). На графике по данным 1987 г. расположение кривых изменилось, кривая биомассы лежит ниже кривой численности, что свидетельствует о негативном воздействии растущего загрязнения на сообщество на обоих участках, которое проявляется как появление в составе сообщества более мелких видов (Warwick, 1986). На участке 2 показатели *W*-статистики всегда были ниже, принимали минимальные и отрицательные значения, что связано с циркуляцией вод внутри бухты. Воздействие загрязнения на сообщество здесь было значительным ($W = -0.176$) и сравнимо с таковым ($W = -0.178$) в средней части б. Золотой Рог зал. Петра Великого (Японское море) в 1996 г. (Мощенко, Белан, 2008).

Таким образом, в результате многолетних исследований изучено и статистически подтверждено влияние загрязнения и землетрясения на динамику структуры сообщества *Ph. iwatensis*. Относительное увеличение загрязнения акватории органическими отходами рыбного производства приводило к увеличению видового состава сообщества (происходило максимальное “насыщение” сообщества сопутствующими видами) и к увеличению доли сопутствующих видов от общей биомассы сообщества. После землетрясения и тектонического погружения острова верхняя граница зарослей филлоспадикса повысилась относительно уровня прошлых лет; отмечено уменьшение видового богатства и увеличение доли биомассы доминантного вида в сообществе.

В ходе эволюции и адаптации к стрессам природные экосистемы приобрели значительную резистентность и упругость, что позволяет им переносить периодические тяжелые или острые нарушающие воздействия (Ошурков, 2000). Для сообществ прибойной скалистой литорали характерна крайне высокая приспособительная стабильность (Кусакин и др., 1999б). По прошествии определенного времени сообщества приобретают

состав, основой которого являются эврибионтные широко распространенные виды макробентоса.

Восемь видов макробентоса, входящих в состав сообщества филлоспадикса б. Крабовая, которые присутствовали на протяжении всего периода исследований, на 62.5% совпадают с составом сообщества филлоспадикса, выделенным в биоценотической системе всех островов Малой Курильской гряды (Иванова, Цурпало, 2017), что свидетельствует о высокой устойчивости этого сообщества во времени (более 60 лет) и в пространстве.

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

Авторы выражают благодарность к. б. н. А.В. Скрипцовой и к. б. н. И.В. Стоник (ННЦМБ ДВО РАН) за помощь при статистической обработке материала и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 1989. 152 с.
- Белогурова Л.С., Звягинцев А.Ю.* Динамические аспекты мейо- и макрофауны обрастания в условиях хронического антропогенного загрязнения (б. Золотой Рог, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 331–350.
- Гульбин В.В., Иванова М.Б., Кепель А.А.* Поясообразующие группировки островной литорали Дальневосточного государственного морского заповедника // Исследования литорали Дальневосточного морского заповедника и сопредельных районов. Владивосток: ДВО АН СССР. 1987. С. 83–111.
- Гульбин В.В., Арзамасцев И.С., Шулькин В.М.* Экологический мониторинг акватории порта Восточный (бухта Врангеля) Японского моря (1995–2002) // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 5. С. 320–330.
- Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Состав и распределение сообществ макробентоса на литорали острова Путятина (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 149–160.
- Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Сообщество *Phyllospadix iwataensis* на литорали дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 188. С. 173–180.
- Иващенко А.И., Гусяков В.К., Джумагалиев В.А.* и др. Шикотанское цунами 5 октября 1994 г. // Докл. РАН. 1996. Т. 348. № 4. С. 532–538.
- Кусакин О.Г.* Литораль южных Курильских островов и ее фауна и флора: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1958а. 20 с.
- Кусакин О.Г.* Сезонные изменения на литорали южных Курильских островов // Вестн. Ленинград. ун-та. Сер. биол. 1958б. Т. 3. С. 116–130.
- Кусакин О.Г.* Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1961. Т. 7. С. 312–343.
- Кусакин О.Г.* Некоторые особенности населения осушной зоны Курильских островов // Реф. науч. работ Ин-та биологии моря ДВФ СО АН СССР. 1969. Вып. 1. С. 101–104.
- Кусакин О.Г.* Биономия и фенология литорали бухты Крабовой острова Шикотан Курильской гряды // Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов. М.: Наука. 1978. С. 5–46.
- Кусакин О.Г.* Биологическое разнообразие в морских прибрежных экосистемах Дальнего Востока в связи с их устойчивостью // Вестн. ДВО РАН. 1994. № 1. С. 85–94.
- Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Частичное восстановление биоты литорали бухты Крабовая (остров Шикотан) в процессе самоочищения // Биол. моря. 1999а. Т. 25. № 2. С. 134–135.
- Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Восстановление сообществ скалистой литорали после опускания берега в результате землетрясения // Докл. РАН. 1999б. Т. 366. № 6. С. 846–848.
- Кусакин О.Г., Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Шорников Е.И.* Поясообразующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука. 1974. С. 5–75.
- 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.
- Латышев Н.А., Кусакин О.Г., Светашев В.И., Кияшко С.И.* Определение спектра питания литорин при антропогенном загрязнении жирами с помощью липидных изотопных маркеров // Докл. РАН. 1999. Т. 366. № 5. С. 715–717.
- Люция Охотского моря. Вып. 1. Южная часть моря. М.: МО СССР, ГУ навигации и океанографии. 1984. 337 с.
- Малиновская Т.М.* Мониторинг прибрежных вод бухты Крабовая (остров Шикотан) с использованием бурой водоросли *Fucus evanescens* // Биол. моря. 1999. Т. 25. № 2. С. 137–138.

- Моценко А.В., Белан Т.А. Метод оценки антропогенно-го нарушения сообществ макрозообентоса рыхлых грунтов // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 4. С. 279–292.
- Ошурков В.В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука. 2000. 205 с.
- Подкорытова А.В. Морские водоросли-макрофиты и травы. М.: Изд-во ВНИРО. 2005. 175 с.
- Ревков Н.К., Валовая Н.А., Колесникова Е.А. и др. К вопросу о реакции Черноморского макрозообентоса на эвтрофирование // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сб. науч. тр. НАН Украины. Севастополь. 1999. С. 199–212.
- Ушаков П.В. О морской донной фауне в районе южных Курильских островов // Докл. АН СССР. 1951. Т. 80. № 1. С. 125–128.
- Цурпало А.П. Макробентос литорали бухты Крабовой (остров Шикотан, Курильские острова) и его многолетние изменения // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2009. 22 с.
- Цурпало А.П. Литоральные сообщества кустовой части б. Крабовой (о-в Шикотан, Курильские острова): многолетний аспект // Программа и материалы науч. конф. “Биоразнообразие и эволюция”, посвященной памяти академика О.Г. Кусакина. Владивосток: ННЦМБ ДВО РАН. 4–6 октября. 2016. С. 165–169.
- Ansari Z.A., Ingle B.S., Abidi A.H. Organic enrichment and benthic fauna – some ecological consideration // Ind. J. Geo-Mar. Sci. 2014. V. 43. № 4. P. 554–560.
- Attrill M.J., Depledge M.H. Community and populations indicators of ecosystem health: targeting links between levels of biological organization // Aquat. Toxicol. 1997. V. 38. P. 183–197.
- Beukema J.J. An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1988. V. 99. P. 425–433.
- Blöcher J.R., Ward M.R., Matthaei C.D., Piggott J.J. Multiple stressors and stream macroinvertebrate community dynamics: interactions between fine sediment grain size and flow velocity // Sci. Total Environ. 2020. V. 717. 137070.
- Clarke K.R. Comparisons of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 138. P. 143–157.
- Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER V6: User Manual/Tutorial. Plymouth: PRIMER-E. 2006. 192 p.
- Dauer D.M., Luckenbach M.W., Rodi Jr. Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1993. V. 116. P. 507–518.
- Den Hartog C., Kuo J. Taxonomy and biogeography of seagrasses // Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Netherlands: Springer. 2006. P. 1–23.
- Duan X.H., Wang Z.Y., Cheng D.S. Benthic macroinvertebrates communities and biodiversity in various stream substrata // Acta Ecol. Sin. 2007a. V. 27. № 4. P. 1664–1672.
- Duan X.H., Wang Z., Tian S. Field experiment on the effect of streambed substrate on macroinvertebrate diversity // J. Tsinghua Univ. 2007b. V. 47. № 9. P. 1553–1556.
- Ivanova M.B., Belogurova L.S., Tsurpalo A.P. Composition and distribution of benthos in the intertidal zone of Russky Island (Peter the Great Bay, Sea of Japan) // Ecological Studies and State of the Ecosystem of Amursky Bay and Estuarine Zone of Razdolnaya River (Sea of Japan). Vladivostok: Dal'nauka. 2009. V. 2. P. 87–146.
- Kostina E.E., Tsurpalo A.P. Species composition and distribution of macrobenthos in the intertidal zone of Kunashir Island (South Kurile Islands), Russia // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 2016. V. 44. P. 53–133.
- Lopez Gappa J.J., Tablado A., Magaldi N.H. Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii* // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1990. V. 63. P. 163–175.
- McGary C.L. A long term comparison of rocky intertidal communities in Redwood National and State Parks // Thesis Master Art Biol. Sciences. Fac. Humboldt St. Univ. 2005. 56 p.
- Meena D.K., Lianthumlaia L., Mishal P. et al. Assemblage patterns and community structure of macro-zoobenthos and temporal dynamics of eco-physiological indices of two wetlands, in lower gangetic plains under varying ecological regimes: A tool for wetland management // Ecol. Eng. 2019. V. 130. P. 1–10.
- Reference Methods for Marine Pollution Studies, no. 64: Statistical Analysis and Interpretation of Marine Community Data, United Nations Environment Program, 1995.
- Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1986. V. 92. P. 557–562.
- Warwick R.M., Clarke K.R. Relearning the ABC—taxonomic changes and abundance biomass relationships in disturbed benthic communities // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1994. V. 118. P. 739–744.
- Wijeyaratne D., Bellanthurudawa B.K.A. Abundance-biomass comparison approach to assess the environmental stressors in Diyawannawa wetland in monsoonal and non-monsoonal seasons // Sri Lanka J. Aquat. Sci. 2018. V. 23. № 2. P. 135–149.
- Zhao G., Pan B., Li Y. et al. Phytoplankton in the heavy sediment-laden Weihe River and its tributaries from the northern foot of the Qinling Mountains: community structure and environmental drivers // Environ. Sci. Pollut. Res. 2020. V. 27. № 8. P. 8359–8370.
- Zhang Q., Yang T., Wan X. et al. Community characteristics of benthic macroinvertebrates and identification of environmental driving factors in rivers in semi-arid areas – A case study of Wei river Basin, China // Ecol. Indic. 2021. V. 121. 107153.

Long-Term Dynamic of the Structure of the Community of *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 (Alismatales: Zosteraceae) in the Intertidal Zone of the Krabovaya Bay (Shikotan Island, Kurile Islands)

A. P. Tsurpalo^a, L. I. Sabitova^a, and M. B. Ivanova^a

^a*A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

The long-term variations in the structure of the *Phyllospadix iwatensis* community in the intertidal zone of Krabovaya Bay (Shikotan Island, Kuril Islands) under the influence of natural and anthropogenic factors were described basing on the materials of the research expeditions of 1987, 1997, and 2013 with the addition of literature data for 1949, 1955, and 1963. Throughout the entire period of study, the following associated macrobenthos species were always recorded in the *Ph. iwatensis* community: the sponge *Halichondria panicea*, the sipunculid *Phascolosoma agassizii*, the isopod *Idotea ochotensis*, the hermit crab *Pagurus middendorffii*, and gastropods *Buccinum percrassum*, *Nucella heyseana*, and *Littorina sitkana*. It was shown that the organic pollution of the bay induced an increase in the species richness and population density of associated species with a simultaneous reduction in the share of dominant species biomass. After an earthquake and the tectonic subsidence of the island, the species richness of the community was found reduced, while the biomass of the dominant species increased. The total biomass of the community increased throughout the study period. The degree of change in the ecological state of the *Phyllospadix* community in the intertidal zone of Krabovaya Bay was estimated by comparison of cumulative abundance/biomass curves.

Keywords: *Phyllospadix iwatensis* community, long-term variations, community structure, intertidal zone, Krabovaya Bay, Shikotan Island, Kurile Islands, biomass and abundance dominance curves (the ABC-method)