

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ**УДК 574.587(265.54)****А.В. Мощенко¹, Т.А. Белан¹, В.В. Ивин^{2*}**

¹ Дальневосточный региональный научно-исследовательский
гидрометеорологический институт,
690091, г. Владивосток, ул. Фонтанная, 24;

² Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

**СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА
ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ПРОЛИВА БОСФОР ВОСТОЧНЫЙ
(ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ)**

На исследованной акватории найдено 146 видов макрозообентоса, принадлежащих к 11 таксономическим группам. По числу видов доминировали полихеты, далее следовали двустворчатые моллюски и амфиподы. Чаше других встречались многощетинковые черви, но такую же встречаемость имели и представители *Bivalvia*, за ними следовали гастроподы и бокоплавы. По биомассе преобладали двустворчатые моллюски, по плотности поселения — полихеты. По общему количеству видов бентос бухты Патрокл беднее, чем у о. Русского; это обеднение связано с пятикратным снижением числа видов амфипод, брюхоногих моллюсков и десятиногих раков. Показано, что в бухте Патрокл и у о. Русского существуют 4 сообщества макрозообентоса — *Acila insignis* + *Scalibregma inflatum*, *Ophiura sarsi* + *Scoloplos armiger*, *Ennucula tenuis* + *Nicolea* sp. и *Dipolydora cardalia*. Последняя ассоциация по субдоминантам распадается на две группы — *D. cardalia* + *Melinna elisabethae* и *D. cardalia* + *Maldane sarsi*. Кроме того, в кутовой части бухты Патрокл на одной станции была отмечена группировка *Echinocardium cordatum*, а в бухте Житкова — *Protocallithaca adamsi*. Большинство этих сообществ весьма разнообразны и характеризуются довольно высокими показателями обилия. При этом они находятся главным образом в неповрежденном или слабо поврежденном состоянии и обладают хорошим и умеренным экологическим статусом. Исключение — бухта Житкова, где обедненное сообщество *P. adamsi* повреждено в значительной степени в результате антропогенного воздействия. Дифференциация большинства указанных сообществ происходит вдоль градиентов естественных факторов среды — глубины и гранулометрического состава донных отложений. Все выводы значимы с позиций статистики и основаны на результатах последовательного использования методов факторного и кластерного анализов, неметрического многомерного шкалирования и канонического анализа соответствий с применением процедур бутстрепинга и рандомизации. Предполагается, что существование найденных группировок донной фауны при весьма высоком уровне загрязнения обуславливает

* Мощенко Александр Владимирович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: avmoshchenko@mail.ru; Белан Татьяна Алексеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: tbelan@ferhri.ru; Ивин Виктор Вадимович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: victor.ivin@mail.ru.

Moshchenko Alexander V., D.Sc., leading researcher, e-mail: avmoshchenko@mail.ru; Belan Tatyana A., Ph.D., leading researcher, e-mail: tbelan@ferhri.ru; Ivin Victor V., Ph.D., leading researcher, e-mail: victor.ivin@mail.ru.

снижение их устойчивости и при дополнительном негативном воздействии приводит к изменениям видового состава и обилия.

Ключевые слова: макрозообентос, сообщества, прол. Босфор Восточный, факторы среды, антропогенное воздействие.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-112-142.

Moshchenko A.V., Belan T.A., Ivin V.V. Macrozoobenthic communities in the eastern part of the Eastern Bosphorus Strait (Peter the Great Bay, Japan Sea) // *Izv. TINRO*. — 2018. — Vol. 193. — P. 113–142.

In total, 146 species of macrozoobenthos belonged to 11 taxonomic groups are found in the surveyed area in the eastern part of the Eastern Bosphorus Strait. Polychaetes have the highest species number, followed by bivalves and amphipods with five times less number of species. Polychaetes and bivalves have the highest occurrence, too, gastropods and amphipods occur frequently, as well. Bivalves dominate by biomass, but polychaetes — by their abundance. Benthos of the Patrokl Bight at the northern coast is poor relatively to the southern part of the strait at Russky Island because of low species diversity of amphipods, gastropods and decapods. Four macrozoobenthic communities are defined with the following titular species: *Acila insignis* + *Scalibregma inflatum*, *Ophiura sarsi* + *Scoloplos armiger*, *Ennucula tenuis* + *Nicolea* sp., and *Dipolydora cardalia* + (*Melinna elisabethae* or *Maldane sarsi*). Besides, *Echinocardium cordatum* dominates at the single station in the internal Patrokl Bight and *Protocallithaca adamsi* dominates at the single station in the Zhitkov Inlet. Majority of these communities are quite diverse and abundant. All of them, except the last case, are undisturbed or slightly disturbed and possess in good or moderate ecological state. In the case of the Zhitkov Inlet, the impoverished community of *P. adamsi* is considerably disturbed due to anthropogenic impact. Differentiation between the majority of communities is noted along gradients of natural environmental factors, as depth and fractional composition of bottom sediments. All conclusions are statistically significant and based on the results of consequential use of the factor and cluster analysis, non-metric multidimensional scaling and constrained correspondence analysis with bootstrap and randomization procedures. There is noted that the bottom communities in this area are subjected to rather significant contamination that supposedly causes decreasing of their stability and they may change their species composition and abundance under additional negative impact.

Key words: macrozoobenthos, benthos community, Eastern Bosphorus Strait, environmental factor, anthropogenic impact.

Введение

Сообщество можно определить как группу организмов, обитающих в определенной среде, предположительно взаимодействующих друг с другом и со средой. Эта группа может быть отделена от других групп методами экологического исследования (Mills, 1969; цит. по: Несис, 1977). Каждое сообщество представляет собой относительный континуум между относительными перерывами континуума (Boudouresque, 1971; цит. по: Несис, 1977). Для определения границ сообществ, учитывая эту концепцию, рекомендуют использовать метод выделения рекуррентных групп и разные варианты многомерного анализа (Несис, 1977). В нашей работе под термином сообщество макрозообентоса мы, вслед за М.В. Проппом (1971), подразумеваем совокупность донных животных второго и третьего трофического уровня, которая населяет определенный биотоп и характеризуется определенными количественными соотношениями между видами.

Первые данные по составу и распределению бентоса прибрежной части зал. Петра Великого вблизи Владивостока были получены русскими учеными П.Ю. Шмидтом (1904) и М.Н. Павленко (1910) в начале прошлого столетия. В 1920-х и начале 1930-х гг. количественную оценку гидробионтов выполнили специалисты институтов АН СССР, а также сотрудники Тихоокеанской научно-промысловой станции (ныне ТИНРО-центр) (Закс, 1927; Дерюгин, 1939; Дерюгин, Сомова, 1941). В 1950-х — начале 2000-х гг. эти исследования были продолжены целым рядом советских и российских ученых (Кобякова, 1962; Климова, 1971, 1976; Волова, 1984, 1985; Belan, 2003; Надточий и др., 2005; Moshchenko, Belan, 2005, 2008; Белан, Белан, 2006; Галышева, Надточий, 2008; Надточий, Галышева, 2012; и мн. др.).

Однако ни в одной из известных нам публикаций, кроме указанных работ П.Ю. Шмидта и М.Н. Павленко, макрозообентос прол. Босфор Восточный не рассматривается. И только не так давно Т.А. Белан с соавторами (Белан и др., 2009; Белан, 2015) опубликовали результаты совместной экспедиции ИБМ ДВО РАН и ДВНИГМИ 2001 г. и описали донное население для трех станций Общегосударственной службы наблюдений (ОГСН). Кроме того, донное население этой акватории рассмотрено нами и в другой работе по более свежим данным (2016 г., 4 станции ОГСН) (Мощенко и др., 2017а). В то же время три опробованные станции привязаны к западной части пролива и лишь одна — к восточной.

В большей степени повезло бухте Патрокл, для которой кроме детального описания «фаций» и их населения, сделанного И.Г. Заксом (1927), имеется и современное исследование (Тарасов и др., 2005), в котором, впрочем, не приводятся какие-либо количественные оценки макрозообентоса. Вместе с тем в работе В.Г. Тарасова с соавторами (2005) делается вывод об обеднении видового состава бентоса этой бухты, в частности из-за ее загрязнения нефтепродуктами.

Степень загрязнения в прол. Босфор Восточный варьирует от уровня, при котором изменения в сообществах макрозообентоса не наблюдаются, до такого, когда происходит их полная деградация (Мощенко, Шайхлисламова, 2010; Мощенко и др., 2017б). В реальных условиях загрязнение влияет на бентосные организмы на фоне действия других экологических факторов, иными словами, среда оказывает комплексное воздействие на популяции видов, входящих в сообщество. Следовательно, оценку влияния загрязнения необходимо сопровождать и таковой других, хотя бы основных, факторов среды.

Цель данной работы — выделить сообщества макрозообентоса, оценить их экологическое состояние и выявить основные факторы, действие которых приводит к развитию той или иной группировки на данной акватории.

Материалы и методы

Работы выполняли в бухтах Патрокл (декабрь 2006 г.), Аякс, Парис, прол. Босфор Восточный и Уссурийском заливе вблизи п-ова Житкова (о. Русский, февраль-март 2007 г.) с борта НИС «Ларга» (рис. 1). Пробы осадков отбирали при помощи водозлазного дночерпателя (0,025 м²) и пластиковых пробоотборников. На каждой станции часть верхнего слоя осадков (2–3 см) одной из проб замораживали для последующего измерения концентраций загрязняющих веществ и определения гранулометрического состава. Для биологического анализа грунт промывали на сите с ячейей 1 мм и фиксировали макробентос 4 %-ным буферным раствором формальдегида. Всего отобрано и проанализировано 90 проб.

Концентрации металлов (Cd, Cu, Hg, Fe, Mn, Ni, Pb, Zn), углеводородов, фенолов, детергентов и хлорорганических пестицидов (pp'-ДДТ, pp'-ДДД, pp'-ДДЕ, α - и γ -изомеры ГХЦГ) измеряли по стандартным методикам Росгидромета*. Гранулометрический состав определяли комбинацией ситового и пипеточного методов (Петелин, 1967). Классификация грунтов выполнена по Ф.Р. Лихт с соавторами (1983).

Таксономическая принадлежность макрозообентоса установлена сотрудниками ИБМ ДВО РАН. Животных, определенных до вида или более высокого таксономического ранга, подсчитывали (по возможности) и взвешивали с точностью до 0,01 г после обсушивания на фильтровальной бумаге. Данные пересчитывали на 1 м² площади дна.

Для характеристики общего уровня химического загрязнения применяли индекс $TPF = (PNC + PNE + Pb + Cu + \Sigma DDT)/5$, где PNC, PNE, Pb, Cu и ΣDDT — 5-ранговые оценки ($\ln$ -масштаб) содержания углеводородов, фенолов, свинца, меди, суммы ДДТ и его метаболитов (Белан и др., 2003; Belan, Moshchenko, 2005). Эти элементы и со-

* Методические указания по определению загрязняющих веществ в пробах морских донных отложений и взвеси: РД 52.10.556-96. М.: Федеральная служба России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, 1996. 56 с.



Рис. 1. Карта-схема района работ в восточной части прол. Босфор Восточный в 2006–2007 гг.: черные кружки — станции; цифры и буквы — коды станций

Fig. 1. Scheme of the surveyed area in the eastern part of Eastern Bosphorus Strait: black circles — stations; numerals and letters — codes of stations

единения относятся к приоритетным поллютантам, а их набор для зал. Петра Великого был определен методами факторного анализа.

Для количественной характеристики макрозообентоса использовали биомассу (B), плотность поселения (A , далее — плотность) и частоту встречаемости (Fq , далее — встречаемость), а также индексы видового разнообразия Шеннона-Винера (H') и выровненности Пиелу (e), которые подсчитывали по формулам: $H' = -\sum p_i (\log_2 p_i)$ и $e = H' / \log_2 S$, где p_i — доля вида i от общей численности; S — число видов в пробе. Для описания размерного состава применяли W -статистику Кларка (Clarke, 1990), которая вычисляется как суммарная ранговая разность значений биомассы и численности: $W = \sum_{i=1}^S (B_i - A_i) / [50(S-1)]$.

Она изменяется от -1 до $+1$; ее величина стремится к -1 в полностью разрушенных и к $+1$ в ненарушенных сообществах*.

Экологическое состояние бентоса характеризовали индексами $AMBI$ (AZTI Marine Biotic Index) и $M-AMBI$ (Borja et al., 2004; Muxika et al., 2007). Первый определяется по сумме удельных плотностей 5 групп видов, по-разному относящихся к содержанию $C_{орг}$:

$$AMBI = [(0 \cdot \%GI) + (1,5 \cdot \%GII) + (3 \cdot \%GIII) + (4,5 \cdot \%GIV) + (6 \cdot \%GV)] / 100,$$

где GI–GV — группы видов. Второй индекс, $M-AMBI$, или *Multivariate AMBI*, вычисляется на основе процедуры факторного анализа по индексам $AMBI$, H' и Маргалефа

* UNEP: Statistical analysis and interpretation of marine community data: Reference methods for Marine Pollution Studies. 1995. № 64. 75 p.

R. Для вычисления *AMBI* и *M-AMBI* существует программное обеспечение, свободно распространяемое в интернете (AZTI Marine Biotic Index, <http://ambi.azti.es/>; Borja et al., 2012). Кроме индексов *AMBI* и *M-AMBI*, использовали метод количественной оценки степени антропогенного нарушения сообществ макрозообентоса, который основан на анализе зависимости изменений индекса Шеннона-Винера для двустворчатых моллюсков (H_b') от *TPF* (Мощенко, Белан, 2007, 2008). Показателями этих нарушений служат величины ERL_q и ERM_q (соответственно $TPF = 2,8$ и $3,2$), которые ограничивают область прогрессивной деградации — почти линейного падения H_b' .

При статистической обработке применяли процедуры и тесты, предлагаемые пакетами прикладных программ PRIMER, STATISTICA и средой *R* (UNEP, 1995*; Боровиков, Боровиков, 1998; Шитиков, Розенберг, 2013). Это тесты Манна-Уитни и Крускала-Уоллиса — непараметрические аналоги соответственно *t*-критерия Стьюдента и однофакторного дисперсионного анализа. Проверяются нулевые гипотезы H_0 : относительный сдвиг распределений отсутствует, и влияние фактора не приводит к сдвигу распределений относительно друг друга.

Для выявления взаимосвязей и снижения числа переменных применяли факторный анализ. Факторы выделяли методом главных компонент, для упрощения их структуры использовали различные способы вращения осей (Факторный, дискриминантный и кластерный анализ, 1989; Носов, 1990). Число факторов выбирали с соблюдением принципа факторной экономии на основе критериев Кайзера и «каменистой осыпи». В соответствии с принципом экономии из двух конкурирующих решений выбирали модели, включающие минимальное число факторов. По критерию Кайзера отбирали факторы с собственными числами > 1 (изменения фактора объясняют $> 10\%$ дисперсии измеряемых переменных). Тест «каменистой осыпи» предполагает выбор числа факторов, приходящегося на область наибольшей кривизны линии зависимости собственного числа от своего номера. Ортогональность искомым факторам проверяли иерархическим анализом косоугольных факторов.

Сообщества (синонимы — группировка, ассоциация) выделяли посредством кластерного анализа методами Варда (ward.D2) и групповой средней на основе метрики Брея-Кертиса и последующим применением процедуры бутстрепинга для оценки вероятности появления узла на дендрограмме (среда *R*, модули *hclust*, *pvcust* и функция *pvcust_bcdist.R*) (Шитиков, Розенберг, 2013; Oksanen, 2015**). Оценку несмещенных бутстреп-вероятностей производили путем подбора параметрических моделей с использованием метода максимального правдоподобия. Для проверки достоверности появления фрагментов древовидной структуры использовали процедуру ANOSIM, которая позволяет получить статистическую оценку принадлежности станций к той или иной группе (PRIMER v5). Для этих групп определяли вклады видов во внутригрупповое сходство и межгрупповое несходство (PRIMER v5, модуль SIMPER).

Для визуализации приуроченности видов с наибольшим вкладом во внутригрупповое сходство к выделенным ассоциациям использовали процедуру неметрического многомерного шкалирования (NMDS; среда *R*, модуль *vegan*). Для оценки значимости связи обилия видов макрозообентоса с факторами среды и географическим положением применяли тест Мантеля. Ведущие факторы среды, определяющие формирование тех или иных сообществ, выявляли методом канонического анализа соответствий (CCA — canonical или constrained correspondence analysis) с последовательным удалением незначимых параметров на основе применения теста перестановок и дисперсионного анализа. Визуализацию пространственных распределений показателей осуществляли в среде Surfer (Surfer Mapping System, <http://www.goldensoftware.com>; Суханов, 2005).

* UNEP... (1995).

** Oksanen J. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial: cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf. 2015. 43 p.

Результаты и их обсуждение

Морская среда: снижение размерности и уровень загрязнения. Большая часть изменчивости (> 90 % общей дисперсии) гранулометрического состава осадков в пределах района работ определяется тремя факторами (результаты Q-факторного анализа: фактор I — 52,1, II — 24,4 и III — 13,7 % объясняемой дисперсии). Наиболее значимыми (по составу «эталонных» образцов I–III на рис. 2 (а) нагрузки факторов соответственно 0,992, 0,983 и 0,951) оказались мелкопсаммитовая, мелкоалевритовая и среднепсаммитовая ассоциации гранулометрических фракций. Выделение трех факторов основано прежде всего на результатах теста «каменистой осыпи» с максимальным перегибом кривой на третьем номере собственного числа (рис. 2, б). Вывод о числе факторов подтверждается применением критерия Кайзера: при выделении 4-го фактора и после вращения осей на него приходится всего 4,1 % объясняемой дисперсии (гравийно-галечная ассоциация). Максимальные нагрузки первого фактора наблюдались главным образом в бухте Патрокл, второго — в центральной части акватории у о. Русского, третьего — у западного побережья кутовой части бухты Аякс и с мористой стороны п-ова Житкова (рис. 3). На R-кластерной диаграмме отчетливо выделяются две ассоциации частиц осадка (см. рис. 2, в). Первая группа включает в себя фракции $> 0,25$ мм, вторая — фракции $< 0,05$ мм. Мелкопесчаная и крупноалевритовая фракции обособлены и не имеют ни с одной из остальных существенных положительных корреляционных связей, что отражает наличие сортирующих, вероятно волновых, процессов (Современное осадкообразование..., 1997).

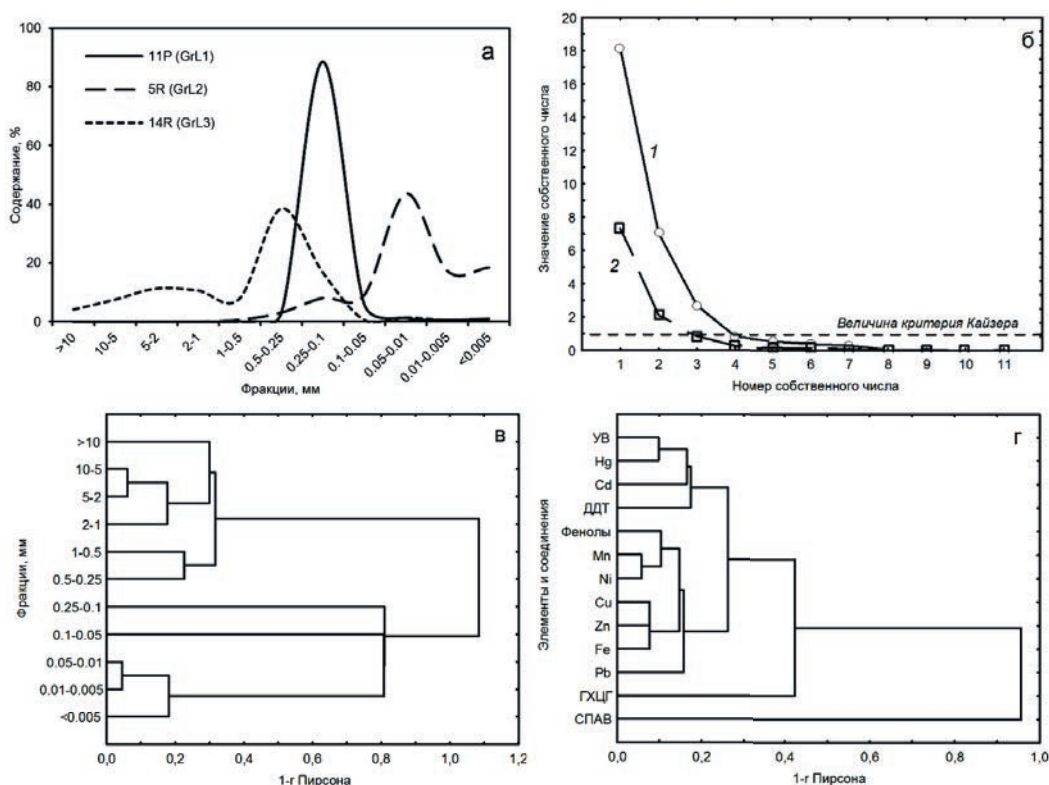


Рис. 2. Результаты R- и Q-процедур: **а** — гранулометрические спектры «эталонных проб»; **б** — применение теста «каменистой осыпи» и критерия Кайзера для определения числа факторов при анализе содержания частиц различных фракций (1) и концентраций загрязняющих веществ (2); **в, г** — дендрограммы сходства распределений частиц различных размерных классов (**в**) и концентраций поллютантов (**г**), полученные методом единичной связи

Fig. 2. Results of R- and Q-procedures: **а** — fractional spectra of «etalon samples»; **б** — scree-test and Kaiser criterion for determination of factors number in the analysis of sediment fractions content (1) and concentrations of pollutants (2); **в** and **г** — dendrograms of similarity for spatial distributions of sediment fractions and pollutants (single linkage)

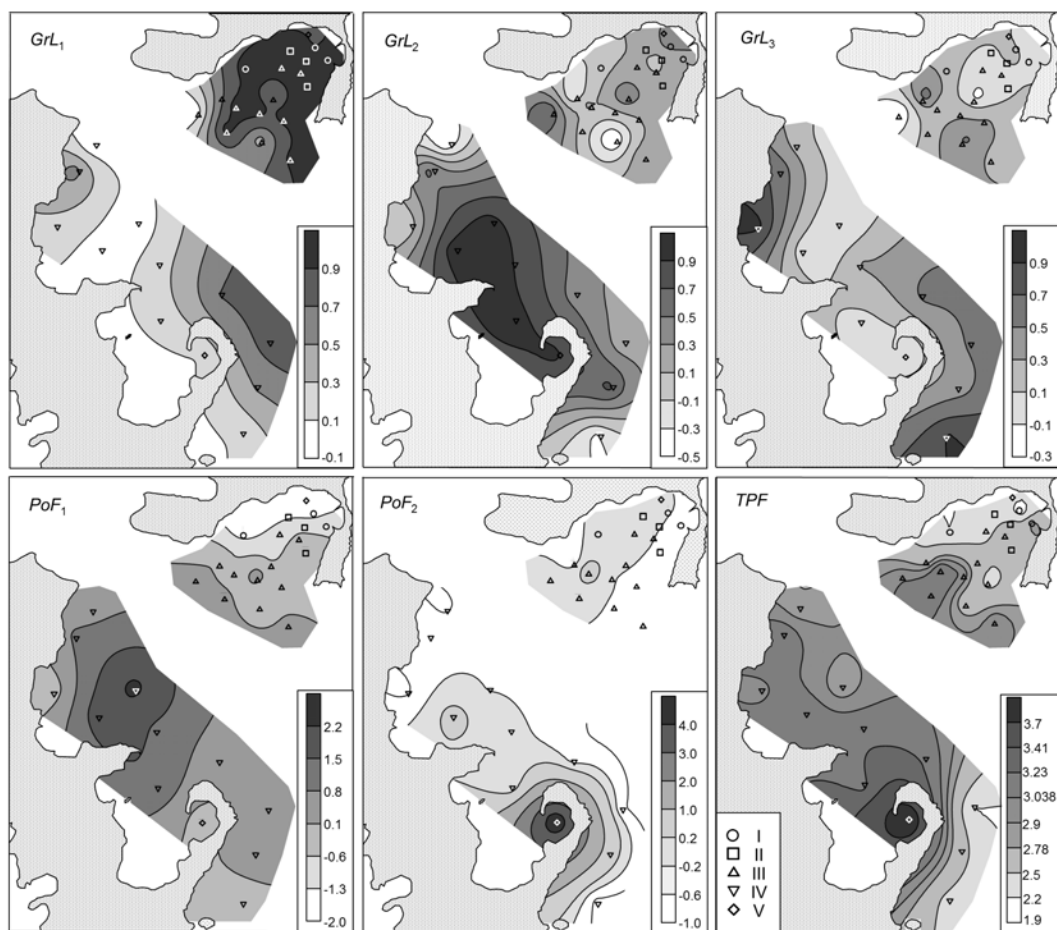


Рис. 3. Пространственное распределение нагрузок «гранулометрических» и значений «загрязняющих» факторов (Q- и R-факторный анализ, соответственно GrL_{1-3} и PoF_{1-2} ; усл. ед.), величин TPF . В точках взятия проб приведены условные обозначения выделенных сообществ (I–IV) и нерасклассифицированных станций (V)

Fig. 3. Spatial distribution of TPF values, loadings of «granulometric» factors and scores of «contaminant» factors (GrL_{1-3} and PoF_{1-2} , respectively, on results of Q- and R-factor analyses). The stations are marked by numbers of communities (I–IV), V — unclassified station

Для содержания поллютантов самой оптимальной оказалась модель с двумя факторами ($PoF_{1,2}$), объясняющими в сумме почти 86 % дисперсии концентраций элементов и соединений (табл. 1). Такое решение основано на результатах теста «каменистой осыпи» и применении критерия Кайзера: основной перегиб кривой приходится на собственное число с номером 2, а значения этих чисел при трех и более факторах < 1 (рис. 2, б). Кластеры первичных переменных обладают заметной общностью (иерархический анализ: $r = 0,567$), что отражает сходство источников поступления и мест накопления поллютантов на акватории района работ. Увеличение числа выделяемых факторов ведет лишь к росту общности первичных кластеров (для 3–5 факторов $r_{\max} = 0,784–0,825$). Для большей «чистоты» модели из анализа были исключены ГХЦГ и СПАВ, чье пространственное распределение абсолютно не похоже на таковое других загрязнителей: на R-кластерной дендрограмме, по аналогии с фракционным составом, они занимают «одионое» положение (рис. 2, г). Их распределение характеризовали значениями факторов, выделенных для 5-факторной модели ($PoF_{4,5}$; результаты не приводятся).

В 2-факторном варианте PoF_1 контролирует пространственное распределение концентраций фенолов, Pb, Zn, Ni, Fe, Mn и Cu (в среднем 72,6 % дисперсии указанных соединений) (табл. 1). Распределение значений PoF_1 на исследованной акватории

Таблица 1

Нагрузки факторов, полученных методом главных компонент и вращением варимакс при анализе концентраций различных элементов и соединений в грунтах прол. Босфор Восточный

Table 1

Loadings of factors revealed in the analysis of pollutants concentration in sediments of the Eastern Bosphorus Strait by the principal component method and varimax rotation

Переменные	Факторы загрязнения	
	PoF_1	PoF_2
Фенолы	0,798	0,261
Свинец	0,749	0,528
Цинк	0,877	0,363
Никель	0,948	0,209
Железо	0,920	0,111
Марганец	0,954	0,078
Медь	0,678	0,502
Кадмий	0,367	0,830
Ртуть	0,207	0,933
Общие углеводороды	0,411	0,866
ΣДДТ	0,001	0,945
Объясняемая дисперсия	5,429	3,995
Доля объясняемой дисперсии	0,494	0,363

Примечание. Жирным шрифтом выделены нагрузки > 0,7 (50 % и более дисперсии переменной объяснены действием латентного фактора); жирным курсивом — нагрузки, близкие к 0,7.

свидетельствует, что приток указанных загрязнителей происходит с водами, поступающими в пролив из бухт Золотой Рог, Диомид и Улисс. PoF_2 определяет содержание Cd, Hg, углеводородов и суммы ДДТ и его производных (80,1 %), а его воздействие характеризуется выраженной локальностью с максимальными значениями в бухте Житкова (рис. 3). Как любая бухта-ловушка, эта бухточка «захватывает» аллохтонный взвешенный материал, несущий различные элементы и соединения, и, кроме того, благодаря системе внутренней циркуляции, «не выпускает» материал автохтонный, обогащенный специфическим набором загрязнителей.

Индекс TPF в бухте Патрокл составляет в среднем $2,7 \pm 0,1$, изменяясь главным образом от 2,0 до 2,6, и лишь в приустьевой области возрастает до 3,0–3,2 (рис. 3). Таким образом, на ее большей части какие-либо негативные изменения в макрозообентосе из-за загрязнения маловероятны ($TPF < 2,8$), и лишь на выходе из бухты можно ожидать снижения разнообразия донной фауны ($TPF > 3,0$). Иная ситуация складывается у побережья о. Русского ($TPF = 3,0 \pm 0,1$, 2,2–4,0). Здесь на большей части акватории уровень загрязнения превышает ERL_q , а примерно на половине ее — достигает ERM_q (рис. 3). Особенно неприглядно выглядит в этом отношении бухта Парис, где загрязнение может достигать уровня полной деградации бентоса, и еще более удручающей — бухта Житкова, где в центральной части этот уровень уже заметно превышен. В меньшей степени загрязнена бухта Аякс, особенно ее западная часть и побережье п-ова Житкова со стороны Уссурийского залива, где TPF не превышает значений, приводящих к 10 %-ному снижению разнообразия двустворчатых моллюсков (рис. 3). Однако и здесь — на станции 13R и в восточной части бухты Аякс — могут происходить кардинальные перестройки донного населения.

В дальнейшем при анализе условий формирования сообществ макрозообентоса будут использованы именно перечисленные выше переменные. Это нагрузки «гранулометрических» факторов GrL_{1-3} , значения факторов загрязнения $PoF_{1,2,4,5}$, TPF и глубина (как интегральный параметр, характеризующий гидрологический режим в точке опробования).

Макрозообентос: общие характеристики, распределение и экологическое состояние. На исследованной акватории найдено 146 видов макрозообентоса, принадлежащих к 11 таксономическим группам. По числу видов доминировали многощетинковые черви, или полихеты (Polychaeta), далее следовали двустворчатые моллюски (Bivalvia) и амфиподы, или разноногие раки (Amphipoda), соответственно 84, 20 и 18 видов, или 57,5, 13,7 и 12,3 % от общего числа найденных видов. Брюхоногие моллюски, или гастроподы (Gastropoda), были представлены 11 видами, десятиногие раки, или декаподы (Decapoda), — 5 (7,5 и 3,4 %), остальные группы включали по 1–2 вида. Чаще других встречались полихеты и Bivalvia (на всех станциях), за ними следовали гастроподы и амфиподы (встречаемость соответственно 56,7 и 43,3 %). По биомассе преобладали двустворчатые моллюски (40,6 % общей биомассы), по плотности поселения — полихеты (79,7 %), причем доля последних в общей биомассе (36,8 %) была лишь немногим меньше, чем у первых; вклад остальных групп был в разы меньше.

По общему количеству видов донное население бухты Патрокл беднее, чем бентос у о. Русского (соответственно 71 и 104 вида, относящихся к 10 и 9 таксономическим группам). Это обеднение в основном связано с пятикратным снижением числа видов амфипод, брюхоногих моллюсков и десятиногих раков (табл. 2, рис. 4). По числу видов на обеих акваториях доминировали полихеты (49 и 56 видов), далее в бухте Патрокл следовали двустворчатые моллюски, а у о. Русского — амфиподы (9 и 16). Абсолютную встречаемость в бухте Патрокл показали многощетинковые черви и двустворчатые моллюски, а у о. Русского — еще и гастроподы. По плотности на обеих акваториях доминировали полихеты (67,1 и 84,5 % общей плотности),

Таблица 2

Частота встречаемости, средние значения биомассы и плотности основных таксономических групп макрозообентоса на исследованной акватории

Table 2

Occurrence (%) and average biomass and abundance of the main taxonomic groups of macrozoobenthos in the surveyed area

Группа	Fq, %	A ± SE, экз./м ²	A, %	B ± SE, г/м ²	B, %
Все данные					
Amphipoda	43,3	40,4 ± 21,8	3,1	0,63 ± 0,31	0,7
Bivalvia	100,0	99,2 ± 15,6	7,7	36,53 ± 12,29	40,6
Decapoda	23,3	4,7 ± 2,0	0,4	0,89 ± 0,37	1,0
Gastropoda	56,7	24,7 ± 5,3	1,9	1,01 ± 0,29	1,1
Polychaeta	100,0	1027,3 ± 235,9	79,7	33,13 ± 4,11	36,8
Прочие	80,0	93,1 ± 28,4	7,2	17,80 ± 5,73	19,8
Всего	100,0	1289,4 ± 348,1	100,0	90,00 ± 17,28	100,0
Бухта Патрокл					
Amphipoda	16,7	3,7 ± 2,0	0,6	0,23 ± 0,21	0,2
Bivalvia	100,0	62,0 ± 11,2	10,4	35,74 ± 14,09	38,4
Polychaeta	100,0	400,0 ± 56,7	67,1	30,02 ± 4,93	32,3
Прочие	94,4	130,7 ± 43,9	21,9	27,05 ± 9,04	29,1
Всего	100,0	596,5 ± 88,5	100,0	93,05 ± 17,04	100,0
Прибрежье о. Русского					
Amphipoda	83,3	95,6 ± 55,4	4,1	1,23 ± 0,74	1,4
Bivalvia	100,0	155,0 ± 29,1	6,7	37,72 ± 4,17	44,2
Decapoda	41,7	9,4 ± 4,9	0,4	1,57 ± 0,73	1,8
Gastropoda	100,0	48,3 ± 7,9	2,1	1,51 ± 0,32	1,8
Polychaeta	100,0	1968,3 ± 489,2	84,5	37,78 ± 7,00	44,2
Прочие	83,3	52,2 ± 23,3	2,2	5,60 ± 1,77	6,6
Всего	100,0	2328,9 ± 544,5	100,0	85,42 ± 22,78	100,0

Примечание. Здесь и далее: Fq — частота встречаемости; A — плотность; B — биомасса; SE — ошибка репрезентативности.

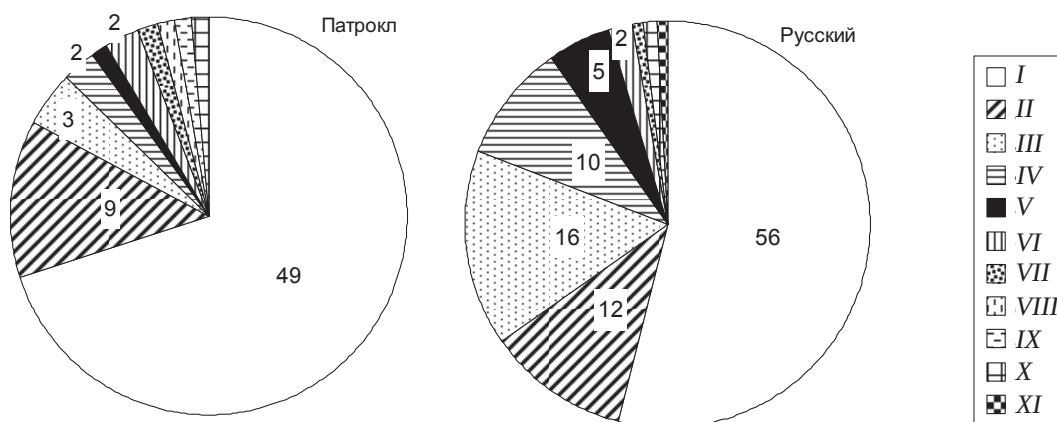


Рис. 4. Количество видов, относящихся к различным таксономическим группам, найденным на акваториях, исследованных в восточной части прол. Босфор Восточный: I — Polychaeta, II — Bivalvia, III — Amphipoda, IV — Gastropoda, V — Decapoda, VI — Ophiuroidea, VII — Cumacea, VIII — Echinoidea, IX — Mysidacea, X — Nemertea, XI — Priapulida

Fig. 4. Number of species in taxonomic groups in the surveyed area in the eastern part of the Eastern Bosphorus Strait: I — Polychaeta, II — Bivalvia, III — Amphipoda, IV — Gastropoda, V — Decapoda, VI — Ophiuroidea, VII — Cumacea, VIII — Echinoidea, IX — Mysidacea, X — Nemertea, XI — Priapulida

а по биомассе — они же и Bivalvia, причем без существенных различий в величине этого показателя (30–38 %).

Среди найденных видов макрозообентоса чаще других встречался двустворчатый моллюск *Ennucula tenuis* (73,3 % станций), за ним следовали многоресничные черви *Goniada maculata*, *Scoloplos armiger*, *Eulalia bilineata*, *Lumbrineris longifolia*, *Glycera capitata*, *Maldane sarsi* (> 50 %). Самой многочисленной была полихета *Dipolydora cardalia** (357 ± 142 экз./м², вклад в общую численность — 27,7 %, встречаемость — 43,3 %), далее с заметным отставанием следовали *M. sarsi* и *L. longifolia* (> 90 экз./м², доля — 7,9 и 7,2 %). По вкладу в общую биомассу лидировал довольно редкий (13,3 %) двустворчатый моллюск *Protocallithaca adamsi* ($10,0 \pm 9,6$ г/м², доля в общей биомассе — 11,2 %), за ним следовали змеехвостка *Ophiura sarsi* и другой представитель Bivalvia — *Macoma scarlati* ($8,9 \pm 3,7$ и $8,6 \pm 8,3$ г/м², доля 9,9 и 9,5 %, встречаемость 36,7 и 3,3 %). Биомасса остальных видов макрозообентоса была менее 6 г/м² (< 6,5 %).

В бухте Патрокл чаще других встречалась *E. tenuis*, более чем на 50 % станций были обнаружены *G. maculata*, *S. armiger* и *O. sarsi*. Самой многочисленной была *O. sarsi* (102 ± 45 экз./м², вклад в общую численность — 17,1 %), она же вносила наибольший вклад в общую биомассу, но лишь немного по этому показателю ей уступал редкий *M. scarlati* ($14,5 \pm 5,9$ и $14,3 \pm 13,9$ г/м², доля — 15,6 и 15,4 %, встречаемость последнего — 5,6 %). Негативный индикатор загрязнения — *M. sarsi* — был довольно заметен (встречаемость 44,4 %), позитивные индикаторы отсутствовали. У о. Русского *G. capitata* была найдена на всех станциях, на 11 из 12 станций наблюдались *E. bilineata*, *L. longifolia* и *D. cardalia*, при этом на половине из них и более встречались еще 18 видов макрозообентоса. Среди последних следует отметить все того же *M. sarsi* и позитивного индикатора загрязнения *Aphelochaeta (Tharyx) pacifica* (встречаемость соответственно 58,3 и 50,0 %). По плотности абсолютным доминантом здесь была *D. cardalia* (889 ± 317 экз./м² и 38,2 %), по биомассе — *P. adamsi* ($25,1 \pm 2,2$ и 29,4 %, встречаемость 33,3 %).

* При первичной обработке этот вид был определен как *Polydora* sp. Однако, судя по экологии (глубина, грунт, уровень загрязнения), это *D. cardalia*, тем более что последний вид широко распространен и весьма обилен в этом районе, как, впрочем, и на всех прибрежных акваториях Владивостока (Белан, 2001, 2015).

Наименьшее число видов макрозообентоса — 2 — найдено в кутовой части бухты Патрокл на станции 15P, наибольшее — 36 — с мористой стороны п-ова Житкова на станции 12R (среднее число видов на станции — 19 ± 2). В среднем число видов, найденных на станциях бухты Патрокл, меньше, чем у о. Русского, более чем в 2 раза (табл. 3). В целом зообентос района следует охарактеризовать как разнообразный с диапазоном изменений от весьма бедного до очень разнообразного (средний $H' = 3,08 \pm 0,19$, пределы — 0,99–4,20), а ранговые распределения видов — как выровненные с вариациями от плохо до идеально выровненных ($e = 0,787 \pm 0,036$ и 0,443–0,985). Весьма широки и пределы изменения статистики Кларка (–0,066...+0,669), хотя в среднем она принимает довольно большие положительные значения ($0,194 \pm 0,051$), что свидетельствует о преобладании относительно крупных животных. Бентос прибрежной части о. Русского в информационном отношении разнообразнее такового бухты Патрокл, а у индекса Пиелу и статистики Кларка для этих районов значимых различий не найдено (табл. 3).

Таблица 3

Количественные характеристики макрозообентоса на исследованной акватории и результаты попарного сравнения параметров (тест Манна-Уитни)

Table 3

Quantitative parameters of macrozoobenthos in the surveyed area and results of their pairwise comparison (Mann-Whitney test)

Акватория	$S \pm SE$	$A \pm SE$	$B \pm SE$	$H \pm SE$	$e \pm SE$	$W \pm SE$
Бухта Патрокл	12 ± 1 2–22	$596,5 \pm 88,5$ 93,3–1466,7	$93,0 \pm 17,0$ 22,6–301,4	$2,82 \pm 0,20$ 0,99–4,20	$0,819 \pm 0,035$ 0,520–0,985	$0,242 \pm 0,051$ –0,066...+0,597
Прибрежье о. Русского	28 ± 2 11–36	$2328,9 \pm 438,0$ 133,3–7173,3	$85,4 \pm 18,3$ 27,5–304,9	$3,46 \pm 0,14$ 2,27–4,16	$0,738 \pm 0,036$ 0,443–0,938	$0,123 \pm 0,047$ –0,048...+0,669
Бухта Патрокл — о. Русский	$p = 0,000$	$p = 0,000$	$p = 0,735$	$p = 0,028$	$p = 0,108$	$p = 0,108$
Вся	19 ± 2 2–36	$1289,4 \pm 348,1$ 93,3–7173,3	$90,00 \pm 17,28$ 22,56–304,87	$3,08 \pm 0,19$ 0,99–4,20	$0,787 \pm 0,036$ 0,443–0,985	$0,194 \pm 0,051$ –0,066...+0,669

Примечание. В числителе — среднее значение $\pm$ ошибка репрезентативности, в знаменателе — диапазон изменчивости. Здесь и далее S — среднее число видов в пробе; H и e — индексы Шеннона-Винера и Пиелу; W — статистика Кларка; p — вероятность.

В распределении среднего числа видов в районе работ каких-либо отчетливых закономерностей не обнаружено (рис. 5). Так, у о. Русского существенное снижение этого параметра отмечено только в бухте Житкова с последовательным его ростом при удалении от нее. В бухте Патрокл область пониженного числа видов протянулась от восточной кутовой части к устью, почти строго на юго-запад. Распределение значений индекса Шеннона-Винера носит отчетливый пятнистый характер с максимумами разнообразия примерно посередине бухты Патрокл, у мыса Новосильского и в устье бухты Парис. Распределения индекса Пиелу и статистики Кларка сочетают в себе признаки зональности, особенно в бухте Патрокл, где наблюдается их последовательное снижение от внутренней части к устью, и пятнистости, при этом величины e и W заметно коррелируют друг с другом ($r = 0,755$, $p = 0,000$).

Общая биомасса зообентоса в среднем составляла $90,0 \pm 17,3$ г/м², изменяясь от 22,6 до 304,9 г/м². Максимальная биомасса была отмечена в западной части устья бухты Патрокл и в бухте Житкова, где почти на 98 % она была составлена единичным экземпляром *P. adamsi*. Биомассы, превышающие 100 г/м², были обнаружены всего лишь на 7 станциях, 6 из которых располагались в бухте Патрокл (рис. 5). Основной вклад в ее создание вносили здесь другие двустворчатые моллюски — *M. scarlatoi*, *Acila insignis*, *Macoma calcarea*, *Mya urenensis* (соответственно станции 1P, 10P, 11P и 12R), морской еж *Echinocardium cordatum* (17P), а также *O. sarsi* (2P, 4P), *D. cardalia* и *M. sarsi* (12R). Наименьшие биомассы бентоса (< 30 г/м²) были отмечены на станциях 6P, 8P и 3R. Средние биомассы макрозообентоса в бухте Патрокл и у о. Русского были примерно одинаковыми как в средних значениях, так и по размаху вариаций (табл. 3).

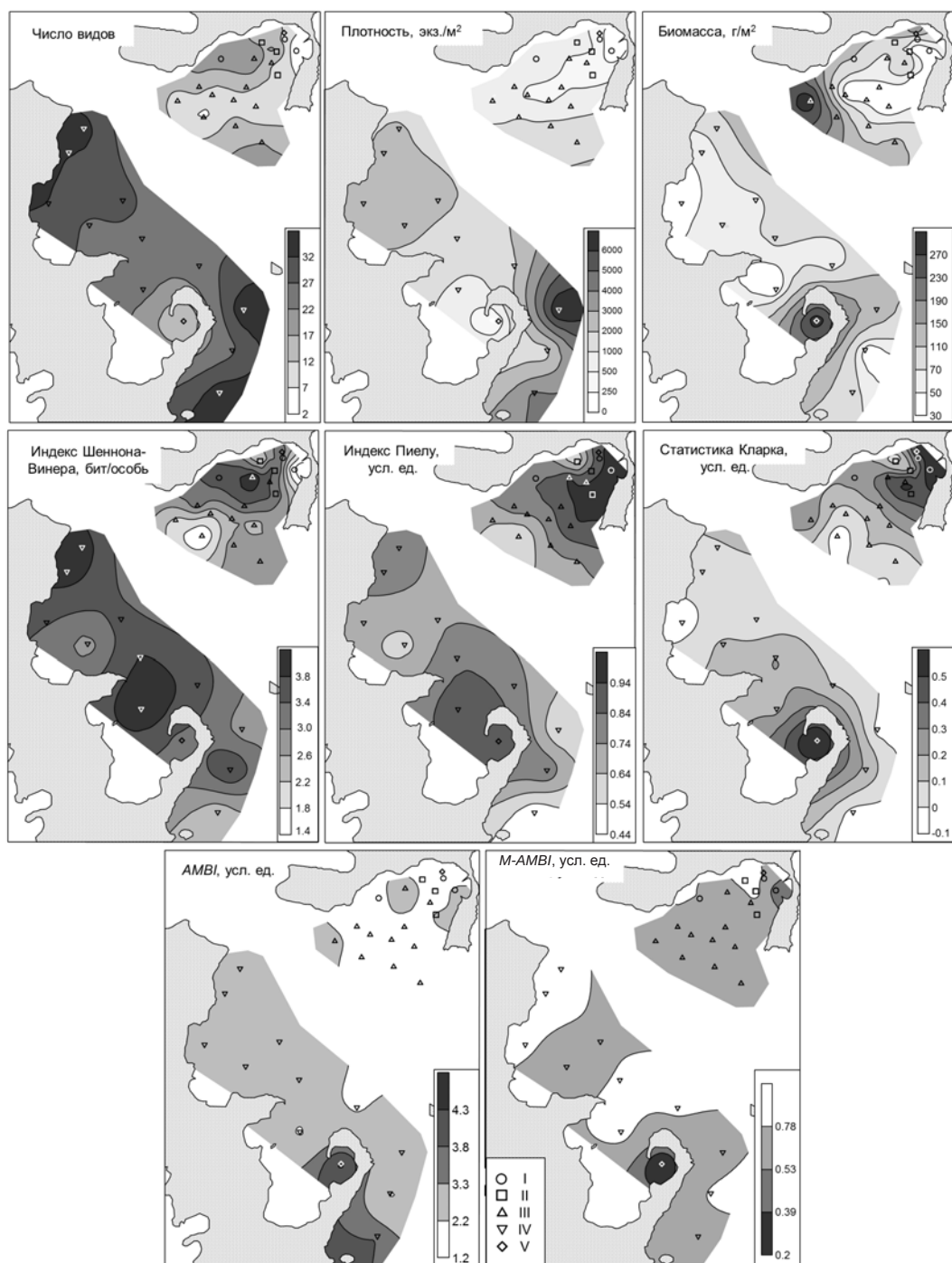


Рис. 5. Распределение некоторых характеристик макрозообентоса в восточной части прол. Босфор Восточный: I–IV — выделенные сообщества, V — нерасклассифицированные станции (рис. 6)

Fig. 5. Spatial distribution of some parameters of macrozoobenthos in the eastern part of the Eastern Bosphorus Strait: I–IV — communities, V — unclassified station (see Fig. 6)

Плотность донных животных варьировала от 93 до 7173 экз./м² (в среднем 1289 ± 348 экз./м²). Распределение плотности макрозообентоса следует явно иной схеме, чем у биомассы (коэффициент корреляции плотности и биомассы мал и статистически не значим: $r = -0,219$, $p = 0,886$). Ее распределение весьма похоже на таковое среднего числа видов ($r = 0,752$, $p = 0,000$) с увеличением в западной

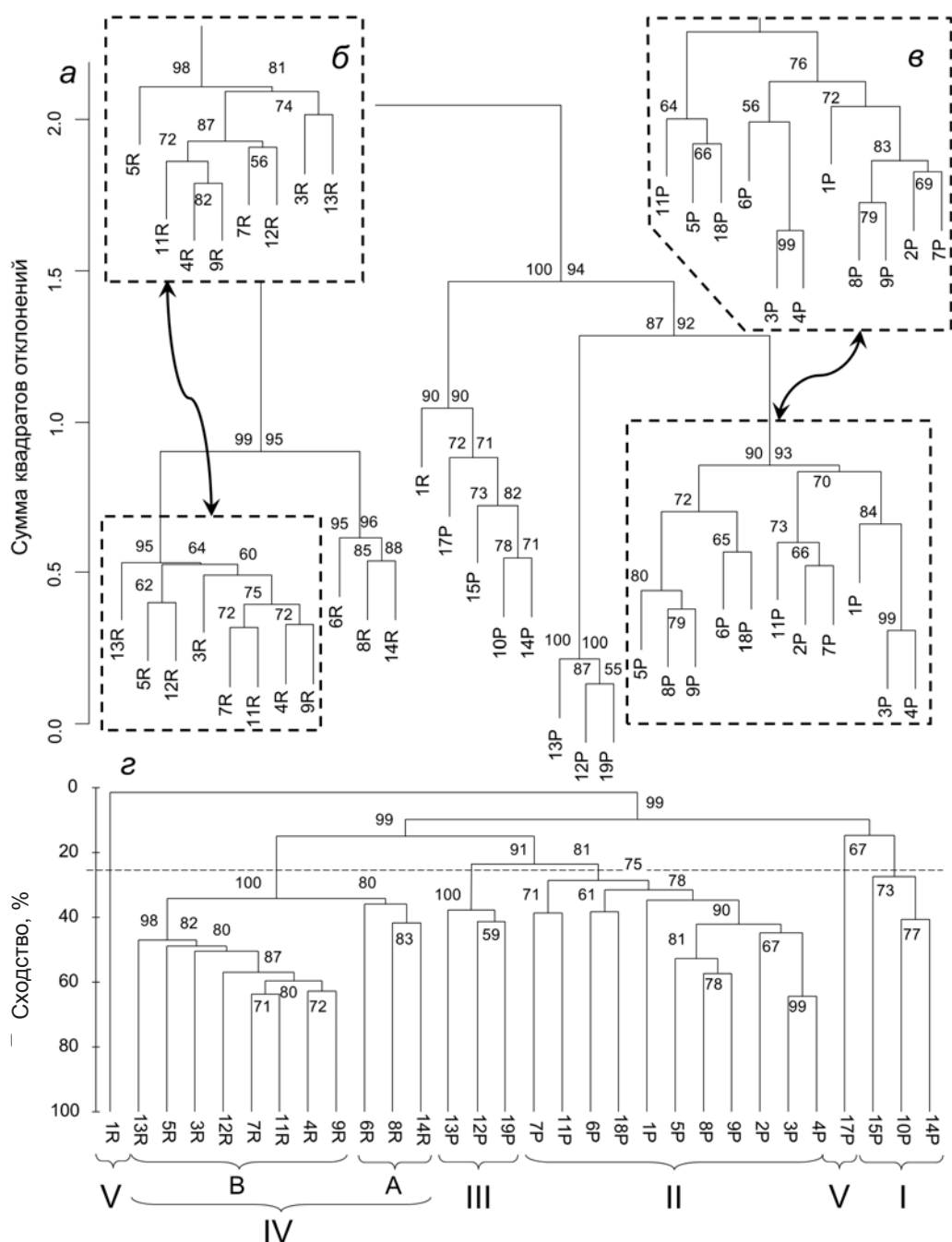


Рис. 6. Дендрограммы сходства станций по видовому составу макрозообентоса, полученные методами Варда (*a–в*, ward.D2) и групповой средней (*z*) с использованием коэффициента сходства Брея-Кертиса (преобразование — корень четвертой степени) на основе плотности и биомассы донных животных (соответственно *a*, *z* и *б*, *в*). В узлах дендрограммы (*a*) приведены наилучшие оценки несмещенных бутструп-вероятностей (*слева* — для плотности, *справа* — для биомассы). Римские цифры — выделяемые сообщества и нерасклассифицированные станции; прописные буквы — варианты сообществ

Fig. 6. Dendrograms of similarity between stations by species composition of macrozoobenthos obtained by Ward method (*a–в*, ward.D2) and the method of group average (*z*) using Bray-Curtis similarity coefficient and forth-root data transformation for abundance (*a*, *z*) and biomass (*б*, *в*) of bottom animals. The best estimations of unbiased bootstrap probabilities are indicated in nodes of the (*a*) dendrogram (*left* — abundance, *right* — biomass). Communities and their variants are marked by Roman numerals and capital letters, respectively

части бухты Аякс и с мористой стороны п-ова Житкова (рис. 5). Максимальная плотность бентоса была отмечена на станции 12R, где ее основу составляли *D. cardalia* и *M. sarsi* (соответственно 3306 и 1787 экз./м²). Плотность > 2000 экз./м² наблюдалась исключительно у о. Русского (станции 5–9 и 14R) и была обусловлена главным образом все той же *D. cardalia*, а также *L. longifolia*, *E. bilineata* и на отдельных станциях — морской козочкой *Caprella acanthogaster* и полихетой *Melinna elisabethae*. Еще на 6 станциях — по 3 в бухте Патрокл и у о. Русского (2–4P и 4R, 11R, 13R) — плотность макрозообентоса превышала 1000 экз./м²: на первой акватории ее основу формировала *O. sarsi*, на второй — *D. cardalia* с «добавками» в 100 экз./м² и более из *M. sarsi* (соответственно станции 4R, 11R), *L. longifolia* и *E. tenuis* (11R, 13R), полихет *Eteone longa* и *Ampharete* sp. (4R и 11R). Весьма низкая плотность бентоса наблюдалась на востоке кута бухты Патрокл и в бухте Житкова (93 и 133 экз./м²).

Пространственные вариации экологического состояния макрозообентоса отражает распределение величин индексов AMBI и M-AMBI (рис. 5). На исследованной акватории их существенное снижение (повышение) наблюдается только в бухте Житкова и на юго-востоке от одноименного полуострова согласно значениям AMBI (3,78–4,40, умеренное повреждение) и только в этой бухточке согласно M-AMBI (0,23, обедненное состояние). На остальной акватории AMBI и M-AMBI варьируют в пределах 1,46–3,26 и 0,41–0,87, что соответствует слегка поврежденному состоянию по значениям первого индекса и вариациям в статусе от умеренного до высокого — для второго.

Сообщества макрозообентоса. По биомассе видов обследованные станции могут быть объединены в 4 основные группы, имеющие среднее внутригрупповое сходство 38,1–43,4 % (рис. 6):

- I. Кутовая и западная части бухты Патрокл (10P, 14P, 15P);
- II. Центральная и устьевая части бухты Патрокл (1–9P, 11P, 18P);
- III. Средняя прибрежная часть бухты Патрокл (12P, 13P, 19P);
- IV. Прибрежье о. Русского (2–14R).

Станции 17P и 1R остались нерасклассифицированными, а кластер IV, похоже, включает в себя две довольно обособленные подгруппы А и В (внутригрупповое сходство 36,3 и 48,6 %). Влияние фактора «кластер» статистически значимо проявляется у всех параметров, кроме биомассы (тест Крускала-Уоллиса: $p = 0,000–0,027$ и $0,608$). Использование в процедуре кластерного анализа плотности вместо биомассы дает идентичные результаты, различающиеся только порядком агломерации станций в полученных кластерах (рис. 6). Аналогичные вариации наблюдаются и при использовании разных методов. При классификации на основе встречаемости подгруппы IVA и IVB становятся более обособленными, а почти все станции, опробованные в бухте Патрокл (исключение — 14P, 15P и 17P), формируют единый весьма рыхлый кластер (результаты не приводятся). Чтобы в какой-то мере избежать влияния сезонной изменчивости видового состава, кластерный анализ (по биомассе, плотности и встречаемости) был выполнен в двух вариантах: на основе полного набора найденных видов и с исключением животных с короткой продолжительностью жизни, главным образом амфипод и десятиногих раков. Полученные результаты также оказались идентичными (не приводятся). Распределение выделенных сообществ в районе работ относительно факторов среды и общих биологических показателей показано на рис. 3 и 5.

Выделение групп I, II, III и IV, а также IVA и IVB как по плотности, так и по биомассе значимо с позиций статистики в большинстве случаев, о чем свидетельствуют результаты процедуры ANOSIM (табл. 4). Образование видовых группировок обусловлено достоверным влиянием суммы факторов среды и «географического» положения станций (табл. 5). Иными словами, каждая из этих групп приурочена к определенной области пространства и занимает определенный биотоп. Однако на изменчивость видовой структуры оказывает влияние и пространственный градиент условий, о чем свидетельствует значимая связь матриц факторов среды и «географического» расположения станций.

Таблица 4

Результаты процедуры ANOSIM (общая статистика $R = 0,843$ и $0,889$, $p = 0,000$,
число перестановок — 353000 и 76000)

Table 4

Results of ANOSIM (global statistics $R = 0.843$ and 0.889 , $p = 0.000$,
number of permutations — 353000 and 76000)

Сравниваемая группа	Статистика R	Уровень значимости	Число возможных перестановок	Действительное число перестановок
<i>4 группы</i>				
I–II	0,798/0,882	0,003	364	364
I–III	0,704/0,852	0,100	10	10
I–IV	1,000/1,000	0,003	364	364
II–III	0,562/0,630	0,003	364	364
II–IV	0,932/0,919	0,000	352716	352716
III–IV	0,998/0,953	0,003	364	364
<i>5 групп</i>				
I–IVA	1,000	0,100	10	10
I–IVB	1,000	0,006	165	165
II–IVA	0,939/0,938	0,003	364	364
II–IVB	0,905/0,900	0,000	75582	75582
III–IVA	1,000	0,100	10	10
III–IVB	1,000	0,006	165	165
IVA–IVB	0,909/0,935	0,006	165	165

Примечание. В числителе — для плотности, в знаменателе — для биомассы (где есть различия); p — вероятность справедливости нулевой гипотезы $H_0 R = 0$.

Таблица 5

Результаты теста Мантеля для оценки статистической значимости связи обилия видов макрозообентоса с факторами среды и пространственным расположением (число перестановок — 999)

Table 5

Results of Mantel test for evaluation of statistical significance for relationships of macrozoobenthic species abundance with environmental factors and spatial location (number of permutations — 999)

Сравниваемые матрицы дистанций	Статистика Мантеля r	95 %-ные доверительные интервалы r	p (при рандомизации)
{Обилие видов S } ~ {Факторы среды E }	0,312/0,365	$0,166 \div 0,458$ $0,232 \div 0,498$	0,0014
{Обилие видов S } ~ {Расположение в пространстве G }	0,385/0,387	$0,265 \div 0,505$ $0,271 \div 0,503$	0,001
{Факторы среды E } ~ {Расположение в пространстве G }	0,457	$0,316 \div 0,598$	0,001
Связь между тремя матрицами S , E и G одновременно	0,166/0,230	$0,017 \div 0,315$ $0,092 \div 0,368$	0,040/0,004

Примечание. В числителе — для плотности, в знаменателе — для биомассы; p — вероятность справедливости нулевой гипотезы $H_0 r = 0$.

В группе станций I *Scalibregma inflatum* и *A. insignis* имели 100 %-ную частоту встречаемости, первый был абсолютным доминантом по плотности и вторым — по биомассе, а второй, наоборот, первым — по биомассе и вторым — по плотности (соответственно 30,7 и 7,2 и 44,8 и 14,3 %). Следовательно, эта группа — сообщество *A. insignis* + *S. inflatum*, что соответствует результатам SIMPER-анализа (табл. 6). Данное сообщество характеризуется наименьшими среди остальных ассоциаций средним числом видов и индексом Шеннона-Винера на фоне весьма высоких значений индекса Пиелу, W -статистики Кларка, довольно низкой общей плотности и умеренной биомассы (табл. 7). Это весьма разнообразное сообщество ($H' = 2,52 \pm 0,95$) с идеально выров-

Таблица 6

Разложение среднего внутригруппового сходства (несходства) по вкладам отдельных видов макрозообентоса для группировок макрозообентоса, выделенных на акватории прол. Босфор Восточный в 2006–2007 гг.

Table 6

Breakdown of average similarity/dissimilarity by each species contribution for associations of macrozoobenthos in the Eastern Bosphorus Strait in 2006–2007

Таксон	A или B	$\bar{\delta}_i$	$\bar{\delta}_i/SD(\bar{\delta}_i)$	CN, %	CCN, %
Группа I. Плотность. Среднее сходство 31,86 %					
<i>Acila insignis</i>	57,78	11,92	2,16	37,41	37,41
<i>Scalibregma inflatum</i>	124,44	11,16	2,25	35,03	72,43
<i>Myxicola</i> sp.	53,33	2,89	0,58	9,07	81,51
<i>Lumbrineris</i> sp.	44,44	2,20	0,58	6,90	88,40
<i>Macoma crassula</i>	13,33	1,85	0,58	5,80	94,20
Группа I. Биомасса. Среднее сходство 38,08 %					
<i>Acila insignis</i>	42,09	20,64	2,41	54,20	54,20
<i>Scalibregma inflatum</i>	6,78	9,65	2,69	25,34	79,54
<i>Myxicola</i> sp.	3,78	2,71	0,58	7,11	86,65
<i>Macoma crassula</i>	4,18	2,05	0,58	5,38	92,03
Группа II. Плотность. Среднее сходство 35,50 %					
<i>Scoloplos armiger</i>	106,67	8,83	1,63	24,88	24,88
<i>Ophiura sarsi</i>	167,27	7,48	1,56	21,07	45,95
<i>Ennucula tenuis</i>	52,12	5,58	1,24	15,73	61,68
<i>Goniada maculata</i>	32,73	2,73	0,76	7,69	69,36
<i>Maldane sarsi</i>	67,88	1,89	0,59	5,34	74,70
Группа II. Биомасса. Среднее сходство 35,65 %					
<i>Ophiura sarsi</i>	23,78	9,73	1,70	27,28	27,28
<i>Scoloplos armiger</i>	8,74	8,52	1,59	23,90	51,18
<i>Ennucula tenuis</i>	4,11	5,86	1,20	16,43	67,61
<i>Goniada maculata</i>	2,63	2,57	0,76	7,22	74,83
<i>Maldane sarsi</i>	6,45	2,12	0,55	5,94	80,77
Группа III. Плотность. Среднее сходство 41,66 %					
<i>Nicolea</i> sp.	26,67	6,09	7,37	14,61	14,61
<i>Ennucula tenuis</i>	26,67	5,48	4,53	13,14	27,75
<i>Scalibregma inflatum</i>	40,00	5,45	5,33	13,09	40,85
<i>Goniada maculata</i>	26,67	5,39	20,73	12,94	53,79
<i>Eulalia bilineata</i>	26,67	1,90	0,58	4,57	58,36
Группа III. Биомасса. Среднее сходство 39,00 %					
<i>Ennucula tenuis</i>	2,58	5,74	3,87	14,73	14,73
<i>Nicolea</i> sp.	1,83	4,77	7,51	12,23	26,95
<i>Goniada maculata</i>	1,80	4,45	4,93	11,40	38,36
<i>Scalibregma inflatum</i>	2,05	4,29	8,31	11,01	49,36
<i>Cerebratulus marginatus</i>	8,04	3,11	0,58	7,97	57,33
Группа IV. Плотность. Среднее сходство 43,41 %					
<i>Dipolydora cardalia</i>	969,70	5,74	6,44	13,23	13,23
<i>Glycera capitata</i>	93,33	3,75	6,94	8,65	21,88
<i>Lumbrineris longifolia</i>	201,21	3,64	1,83	8,39	30,27
<i>Eulalia bilineata</i>	104,24	3,44	7,44	7,92	38,19
<i>Ennucula tenuis</i>	77,58	2,43	1,31	5,61	43,80
Группа IV. Биомасса. Среднее сходство 39,66 %					
<i>Dipolydora cardalia</i>	12,78	5,16	4,84	13,01	13,01
<i>Glycera capitata</i>	1,69	3,13	3,78	7,90	20,91
<i>Eulalia bilineata</i>	1,54	2,81	3,57	7,07	27,98
<i>Ennucula tenuis</i>	2,80	2,72	1,25	6,87	34,85
<i>Lumbrineris longifolia</i>	0,99	2,56	1,79	6,46	41,32

Окончание табл. 6
Table 6 finished

Таксон	A или B	δ_i	$\delta_i/SD(\delta_i)$	CN, %	CCN, %
Группа IVA. Плотность. Среднее сходство 37,72 %					
<i>Dipolydora cardalia</i>	9,08	4,27	9,23	11,78	11,78
<i>Glycera capitata</i>	2,97	3,67	8,58	10,12	21,90
<i>Macoma</i> sp.	1,51	3,46	23,75	9,54	31,43
<i>Eulalia bilineata</i>	3,06	3,27	21,71	9,02	40,45
<i>Lumbrineris japonica</i>	3,15	3,06	9,51	8,44	48,89
Группа IVA. Биомасса. Среднее сходство 36,28 %					
<i>Dipolydora cardalia</i>	1248,89	5,33	7,57	14,13	14,13
<i>Glycera capitata</i>	133,33	3,98	78,55	10,55	24,68
<i>Eulalia bilineata</i>	173,33	3,16	67,28	8,37	33,05
<i>Lumbrineris japonica</i>	35,56	2,58	7,40	6,85	39,90
<i>Eumida sanguinea</i>	26,67	2,49	13,58	6,59	46,49
Группа IVB. Плотность. Среднее сходство 52,20 %					
<i>Dipolydora cardalia</i>	14,17	5,43	4,99	11,18	11,18
<i>Ennucula tenuis</i>	3,78	4,50	4,45	9,28	20,45
<i>Goniada maculata</i>	3,07	4,12	5,91	8,48	28,94
<i>Lumbrineris longifolia</i>	1,31	3,67	7,55	7,56	36,50
<i>Maldane sarsi</i>	6,25	3,08	1,51	6,33	42,83
Группа IVB. Биомасса. Среднее сходство 48,55 %					
<i>Dipolydora cardalia</i>	865,00	5,79	6,75	11,09	11,09
<i>Lumbrineris longifolia</i>	265,00	5,10	6,41	9,77	20,86
<i>Ennucula tenuis</i>	103,33	3,94	6,82	7,55	28,41
<i>Glycera capitata</i>	78,33	3,73	6,35	7,15	35,56
<i>Eulalia bilineata</i>	78,33	3,50	7,27	6,71	42,27
Группа IVA–IVB. Плотность. Среднее несходство 66,14 %					
<i>Melinna elisabethae</i>	12,34/0,11	2,25	1,50	3,20	3,20
<i>Maldane sarsi</i>	0,00/6,25	2,10	2,01	2,99	6,19
<i>Goniada maculata</i>	0,02/3,07	1,89	3,02	2,68	8,87
<i>Mya urenensis</i>	3,78/10,12	1,86	1,21	2,65	11,52
<i>Ennucula tenuis</i>	0,18/3,78	1,85	2,02	2,63	14,15
Группа IVA–IVB. Биомасса. Среднее несходство 70,30 %					
<i>Maldane sarsi</i>	0,00/281,67	1,88	1,90	2,84	2,84
<i>Melinna elisabethae</i>	160,00/3,33	1,56	1,42	2,36	5,21
<i>Caprella acanthogaster</i>	217,78/0,00	1,56	1,06	2,36	7,57
<i>Ennucula tenuis</i>	8,89/103,33	1,54	1,85	2,32	9,89
<i>Lumbrineris longifolia</i>	31,11/265,00	1,45	1,68	2,19	12,08

Примечание. Приведены по возможности первые 5 видов. Виды расположены в порядке уменьшения процентных вкладов; δ_i — мера сходства (несходства), SD — стандартное отклонение, CN — процентный вклад, CCN — накопленные проценты. В столбце «A или B» для несходства в числителе представлен соответствующий параметр обилия для группы IVA, в знаменателе — для группы IVB.

ненным распределением видов по рангам ($e = 0,909 \pm 0,054$), в котором преобладают крупные животные ($W = 0,424 \pm 0,125$). Всего в группировке идентифицировано 23 вида, позитивные и негативные индикаторы загрязнения не найдены, хотя на станции 10P в незначительном количестве присутствовал *S. armiger* — вид, появляющийся при низком и умеренном загрязнении. В соответствии с величинами $AMBI$ и $M-AMBI$ сообщество находится в отличном и хорошем экологическом состоянии (рис. 5, табл. 7).

В группе станций II видов с абсолютной встречаемостью не найдено, но *O. sarsi* и *S. armiger* были отмечены на 10 из 11 станций: первый отсутствовал на станции 6P, второй — на станции 11P. *O. sarsi* доминировал как по общей плотности, так и по биомассе (41,3 и 25,3 %), *S. armiger* следовал сразу за ним по плотности (26,3 %), а по

Таблица 7

Количественные и структурные характеристики сообществ макрозообентоса на исследованной акватории

Table 7

Quantitative and structural characteristics of macrozoobenthic communities in the surveyed area

Сообщество	Акватория (станции)	S	A	B	H	e	W	AMBI	M-AMBI
I. <i>Acila insignis</i> + <i>Scalibregma inflatum</i>	Кутовая и западная части бухты Патрокл (10, 14 и 15P)	10 ± 6 2–19	453,3 ± 326,2 93,3–973,3	68,09 ± 26,26 39,23–109,99	2,52 ± 0,95 0,99–3,53	0,909 ± 0,054 0,832–0,985	0,424 ± 0,125 0,243–0,597	2,0 ± 0,2 1,7–2,4	0,63 ± 0,14 0,41–0,77
II. <i>Ophiura sarsi</i> + <i>Scoloplos armiger</i>	Центральная и устьевая части бухты Патрокл (1–9P, 11 и 18P)	11 ± 1 6–17	703,9 ± 120,5 226,7–1467,0	104,86 ± 25,60 22,56–301,39	2,59 ± 0,20 1,34–3,36	0,753 ± 0,046 0,520–0,943	0,145 ± 0,056 –0,066...+0,590	1,9 ± 0,1 1,5–2,7	0,66 ± 0,03 0,51–0,77
III. <i>Ennucula tenuis</i> + <i>Nicolea</i> sp.	Средняя прибрежная часть бухты Патрокл (12, 13 и 19P)	17 ± 4 11–22	457,8 ± 81,3 333,3–560,0	48,56 ± 6,53 39,39–57,85	3,76 ± 0,30 3,35–4,20	0,931 ± 0,032 0,881–0,969	0,320 ± 0,128 0,112–0,446	2,1 ± 0,2 1,8–2,3	0,79 ± 0,06 0,69–0,87
<i>Echinocardium cordatum</i>	Кутовая часть бухты Патрокл (17P)	12	260,0	171,39	3,37	0,941	0,529	1,5	0,78
IV. <i>Dipolydora cardalia</i>	Прибрежье о. Русского (3–14R)	29 ± 1 24–36	2529,0 ± 553,0 880,0–7173,3	65,47 ± 10,11 27,45–142,16	3,48 ± 0,19 2,27–4,16	0,720 ± 0,044 0,443–0,908	0,074 ± 0,030 –0,048...+0,213	2,7 ± 0,2 2,1–3,8	0,79 ± 0,03 0,62–0,87
IVA. <i>Dipolydora cardalia</i> + <i>Melinna elisabethae</i>	Прибрежье о. Русского (6, 8 и 14R)	34 ± 1 32–35	2791,0 ± 846,0 2093,0–4173,0	66,66 ± 17,56 38,00–81,85	3,23 ± 0,63 2,27–4,01	0,638 ± 0,125 0,443–0,788	–0,002 ± 0,055 –0,048...+0,087	3,0 ± 0,5 2,5–3,8	0,77 ± 0,09 0,62–0,87
IVB. <i>Dipolydora cardalia</i> + <i>Maldane sarsi</i>	Прибрежье о. Русского (3–5R, 7R, 9–13R)	28 ± 2 24–36	2430,0 ± 749,0 880,0–7173,0	65,02 ± 13,55 27,45–142,16	3,58 ± 0,20 2,79–4,16	0,750 ± 0,047 0,539–0,908	0,102 ± 0,033 –0,033...+0,213	2,6 ± 0,2 2,1–3,3	0,79 ± 0,03 0,66–0,87
<i>Protocallithaca adamsi</i>	Центральная часть бухты Житкова (1R)	11	133,3	304,87	3,25	0,938	0,669	4,4*	0,23*

Примечание. В числителе — среднее значение ± ошибка репрезентативности, в знаменателе — диапазон изменчивости, для нерасклассифицированных станций 17P и 1R приведены только абсолютные значения.

* При вычислении использована биомасса.

биомассе второе место занимал редкий в этой группировке *M. scarlati* (вклад — 24,9 %, встречаемость — 9,1 %). *O. sarsi* и *S. armiger* вносили и наибольшие вклады во внутригрупповое сходство: первый лидировал по биомассе, второй — по плотности (см. табл. 6). Таким образом, эту группировку следует выделить в сообщество *Ophiura sarsi* + *Scoloplos armiger*. По плотности и биомассе оно заметно превосходит ассоциацию *A. insignis* + *S. inflatum*, на фоне примерно таких же среднего числа видов и индекса Шеннона-Винера, но меньших значений индекса Пиелу и статистики Кларка (см. табл. 7). Это разнообразное сообщество ($H' = 2,59 \pm 0,20$) с выровненным распределением видов по рангам ($e = 0,753 \pm 0,046$), в котором несколько доминируют относительно крупные организмы ($W = 0,145 \pm 0,056$). Всего в группировке найдено 50 видов. Позитивные и негативные индикаторы загрязнения не обнаружены, хотя *S. armiger*, характерный для низкого и умеренного загрязнения, является «титутельным». Экологическое состояние сообщества примерно такое же, как и у *A. insignis* + *S. inflatum* (рис. 5, табл. 7).

В группировке III 4 вида бентоса — *S. inflatum*, *Nicolea* sp., *G. maculata* и *E. tenuis* — встречались на всех станциях, однако лишь первый из них вносил заметный вклад в обилие донного населения, занимая второе место по плотности. Лидировал по этому показателю *L. longifolia* (вклад — 13,6 %, встречаемость — 66,7 %), а по биомассе — немертина *Cerebratulus marginatus* (соответственно 16,6 и 66,7 %). Следует отметить, что *L. longifolia* отсутствовал на станции, где были найдены неидентифицированные фрагменты червей этого рода (*Lumbrineris* sp.), что с большой вероятностью свидетельствует и о его абсолютной встречаемости. *E. tenuis*, *Nicolea* sp., *S. inflatum* и *G. maculata* вносили и наибольший вклад во внутригрупповое сходство как по плотности, так и по биомассе, причем лишь после этих 4 видов наблюдалось его резкое снижение (см. табл. 6). Скорее всего, эту группировку следует рассматривать как сообщество *Ennucula tenuis* + *Nicolea* sp. + *Goniada maculata* + *Scalibregma inflatum*.

Данное сообщество характеризуется наибольшим среди группировок бухты Патрокл средним числом видов, очень высокими величинами экологических индексов и большим значением статистики Кларка на фоне минимальной среди остальных сообществ биомассы и умеренной плотности (см. табл. 7). Это очень разнообразное сообщество ($H' = 3,76 \pm 0,30$) с идеально выровненным распределением видов по рангам ($e = 0,931 \pm 0,032$), в котором доминируют относительно крупные животные ($W = 0,320 \pm 0,128$). В группировке идентифицировано 32 вида, среди которых на двух из трех станций этой группы присутствовал негативный индикатор загрязнения *M. sarsi* и вид, характерный для умеренного загрязнения, — двустворчатый моллюск *Raeta pulchella*. При этом ни тот ни другой не вносили существенного вклада в показатели обилия. Экологическое состояние сообщества по индексу AMBI примерно такое же, как и у двух других, а по M-AMBI — несколько лучше (табл. 7).

В группировке IV абсолютную встречаемость показали *D. cardalia*, *G. capitata* и *E. bilineata*, причем первый из них доминировал как по плотности, так и по биомассе (вклад в общую плотность — 38,4 %, в общую биомассу — 19,5 %). Следующие за ним *M. sarsi* и *L. longifolia* давали всего примерно по 8 % плотности (встречаемость соответственно 63,6 и 90,9 %); второй вид по биомассе — *M. urenensis* (встречаемость — 54,5 %) — вносил 12,8 %, третий — все тот же *M. sarsi* (около 7 %). Следовательно, учитывая количественные характеристики отдельных видов, это монодоминантное сообщество *D. cardalia*, что подтверждается и результатами SIMPER-анализа (см. табл. 6). Оно характеризуется наибольшим среди выделенных сообществ средним числом видов и плотностью на фоне средней биомассы, весьма высокого значения индекса Шеннона-Винера и самых низких — индекса Пиелу и статистики Кларка (см. табл. 7). Это весьма разнообразная группировка ($H' = 3,48 \pm 0,19$) с умеренно выровненным распределением видов по рангам ($e = 0,720 \pm 0,044$), в котором доминирование крупных животных не выражено ($W = 0,074 \pm 0,030$). Всего в сообществе найдено 102 вида макрозообентоса. Среди них отмечены как позитивные (*A. pacifica* и *Capitella capitata*, встречаемость соответственно 54,5 и 9,1 %, вклад в общую численность и биомассу < 1 %), так и не-

гативные индикаторы загрязнения (*M. sarsi*), а также виды, характерные для различных уровней загрязнения, — *Axinopsida subquadrata*, *R. pulchella*, *Schistomeringos japonica*. В среднем экологическое состояние сообщества по индексу AMBI существенно хуже, чем у остальных группировок, а размах его вариаций заметно шире, но по M-AMBI оно примерно такое же, как у *E. tenuis* + *Nicolea* sp. (рис. 5, табл. 7).

В подгруппах IVA и IVB по плотности также преобладает *D. cardalia* (вклад в общую численность соответственно 44,7 и 35,6 %). В подгруппе IVB он же доминирует и по биомассе (21,7 %), а в подгруппе IVA занимает второе место (13,6 %) после *M. elisabethae* (18,5 %, встречаемость 66,7 %). Другие существенные отличия подгруппы IVB — заметный вклад в общую плотность *M. sarsi* и *L. longifolia* (11,6 и 10,6 %, встречаемость 87,5 и 100 %), а в общую биомассу — *M. urenensis* и того же *M. sarsi* (встречаемость первого — 62,5 %, вклад — 15,6 и 9,6 %). Лучшими видами-дискриминаторами этих подгрупп являются *M. elisabethae* и *M. sarsi* (см. табл. 6). Таким образом, указанные подгруппы заметно различаются субдоминантными видами и, учитывая эти различия и результаты SIMPER-анализа, их можно рассматривать как варианты сообщества *D. cardalia* — *D. cardalia* + *M. elisabethae* и *D. cardalia* + *M. sarsi*. При почти одинаковой биомассе у первого из них несколько выше среднее число видов, общая плотность, но оно менее разнообразно в информационном отношении, преобладание вида-доминанта выражено сильнее, а роль относительно мелких животных здесь выше (см. табл. 7). Всего в группировке *D. cardalia* + *M. elisabethae* отмечено 68 видов, в ассоциации *D. cardalia* + *M. sarsi* — 73, причем во второй вклад видов-индикаторов загрязнения, как негативных, так и позитивных, заметно больше. Подгруппы IVA и IVB весьма похожи по величинам M-AMBI (хорошее — отличное экологическое состояние), а по AMBI первая повреждена несколько сильнее, чем вторая (рис. 5, табл. 7).

Нерасклассифицированные пробы взяты, по-видимому, из разных сообществ. В соответствии с видами-доминантами это группировки *E. cordatum* (станция 17P) и *P. adamsi* (1R). Число найденных видов, экологические индексы и статистика Кларка у этих группировок примерно одинаковы, тогда как плотность макрозообентоса у первой почти в 2 раза выше, чем у второй, а биомасса, наоборот, существенно ниже у первой. В обоих случаях это весьма разнообразные сообщества с идеально выровненными ранговыми распределениями видов и отчетливым преобладанием крупных животных. Ассоциация *E. cordatum* находится в отличном экологическом состоянии, а *P. adamsi* — в обедненном (рис. 5, табл. 7).

Роль факторов среды в дифференциации сообществ. На рис. 7 представлена ординация станций методом NMDS, выполненная по биомассам видов макрозообентоса (при использовании плотности результаты идентичны). Здесь же показано положение «титальных» видов выделенных сообществ. Кроме того, эта диаграмма совмещена с векторами факторов среды, также полученными при помощи процедуры NMDS (табл. 8). Анализ тех же факторов методом ССА дает почти такие же результаты (табл. 8). Прокрустова суперпозиция показывает большое сходство ординаций, полученных методами NMDS и ССА, за исключением точки 1R.

Стрелки показывают направление градиентов факторов, их длина пропорциональна корреляции между осями ординации и переменной. Стрелки, имеющие примерно одно направление, говорят о значимой положительной корреляции, стрелки, пересекающиеся под прямым углом, свидетельствуют о корреляции, близкой к нулю, а стрелки, имеющие противоположное направление, указывают на высокую отрицательную корреляцию (Шитиков, Розенберг, 2013). В нашем случае отчетливо противоположный градиент имеют процессы накопления мелкопесчаной фракции и более тонких частиц (после исключения станций 3P, 5P, 12R, 13R и 14R коэффициенты корреляции GrL_1 и $GrL_2 = -0,940$) и, соответственно, изонемы этих факторов почти параллельны.

Статистически значимое влияние на формирование выделенных ассоциаций бентоса во всех случаях оказывают глубина и гранулометрические факторы GrL_1 и GrL_3 (табл. 9). При ординации по биомассе значимыми оказываются и параметры, характеризующие уровень загрязнения, — PoF_1 и TPF . Однако их включение обусловлено

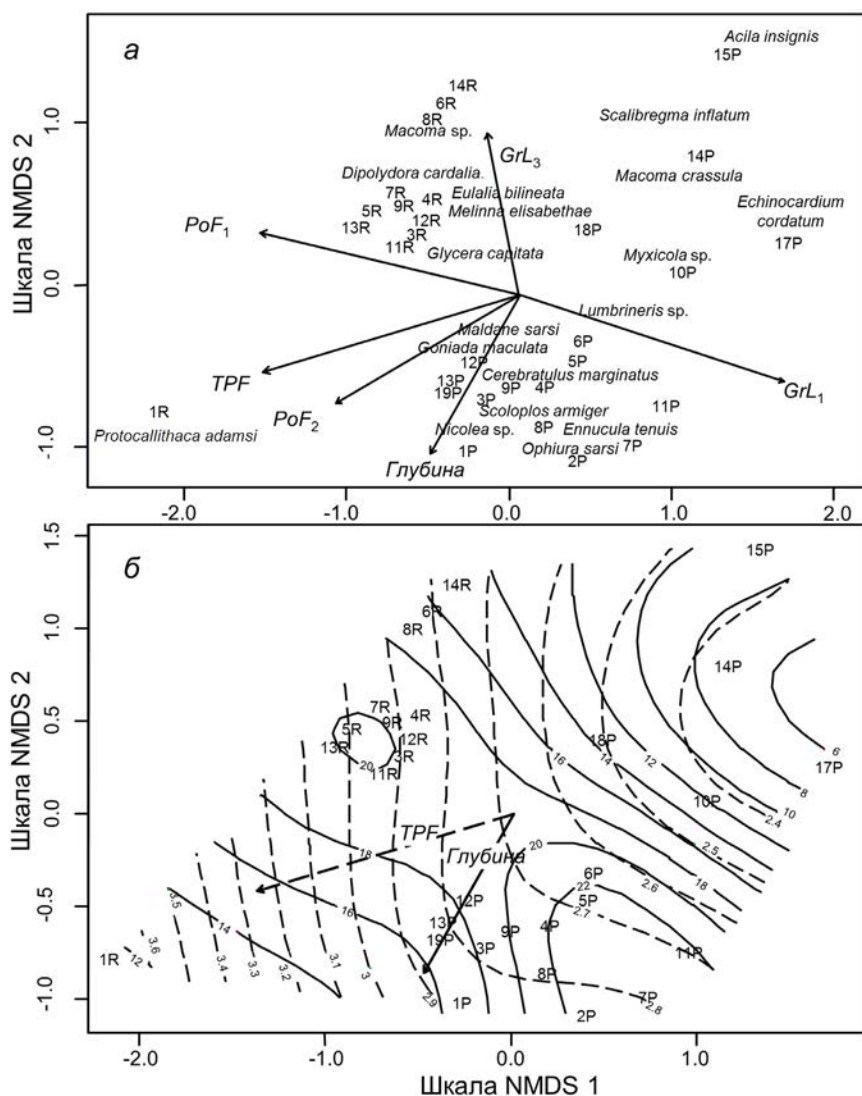


Рис. 7. Ординация видов (главным образом «титальных», см. табл. 6, 7) и станций методом неметрического шкалирования и распределение параметров среды: **а** — показаны виды, станции и факторы среды (стрелки; только для $p < 0,1$; табл. 8, 9); **б** — результаты подгонки поверхностей для глубины и TPF (штриховка линий поверхностей факторов соответствует штриховке стрелок). При построении графиков использована биомасса (преобразование — корень 2-й степени, стресс — 0,159)

Fig. 7. Ordination of species (mainly titular, see Tables 6, 7) and stations using the non-metric multidimensional scaling of bottom species biomass transformed by square root (stress 0.159) and environmental variables distribution: **a** — species, stations, and environmental factors (arrows; for $p < 0.1$ only; Tables 8, 9); **b** — results of the factors surfaces fitting for depth and TPF (same hatching as for arrows)

только «суровыми» условиями в бухте Житкова. Исключение станции 1R «отсеивает» эти показатели (результаты не приводятся). Таким образом, естественные факторы среды на исследованной акватории являются ведущими в развитии группировок донных организмов, а выделенные сообщества оказываются приуроченными к определенным диапазонам их изменения (рис. 7, 8).

Сообщества *A. insignis* + *S. inflatum* и *E. tenuis* + *Nicolea* sp. обнаружены на глубинах до 12 м примерно при одинаковом загрязнении ($TPF = 2,3 \pm 0,3$ и $2,5 \pm 0,1$), на заиленных песчаных грунтах, однако первое из них приурочено к глубинам 8–9 м, а второе — к 11–12 м. Кроме того, в местах обитания первой группировки доля алевиро-

Таблица 8

Результаты процедур многомерного шкалирования и анализа соответствий:
корреляция факторов среды и осей, полученных по биомассам найденных видов
(число перестановок — 999)

Table 8

Results of the multidimensional scaling and correspondence analysis:
correlations between environmental factors and the axes obtained using biomasses
of the species found (number of permutations — 999)

Фактор	NMDS 1/CA 1	NMDS 2/CA 2	r^2	p
Глубина	-0,492/-0,424	-0,871/0,906	0,165/0,407	0,076/0,022
GrL_1	0,957/-0,586	-0,291/-0,810	0,380/0,380	0,001/0,056
GrL_2	0,997/0,832	-0,082/0,555	0,038/0,367	0,618/0,065
GrL_3	-0,444/-0,798	0,896/-0,603	0,207/0,136	0,053/0,510
TPF	-0,958/0,877	-0,288/0,480	0,355/0,741	0,003/0,001
PoF_1	-0,972/-0,013	0,234/1,000	0,351/0,384	0,002/0,086
PoF_2	-0,863/1,000	-0,505/0,020	0,226/0,969	0,040/0,015
PoF_4	-0,991/-0,051	-0,134/0,999	0,036/0,263	0,620/0,207
PoF_5	-0,911/-0,415	0,412/0,910	0,071/0,020	0,343/0,923

Примечание. r^2 — коэффициент детерминации; p — вероятность справедливости нулевой гипотезы $H_0: r = 0$.

пелитов заметно выше, а песков — ниже (содержание фракций $< 0,1$ мм составляло в среднем соответственно 33,0 и 24,1 %, частиц 0,1–1,0 мм — 66,0 и 75,7 %). Сообщество *O. sarsi* + *S. armiger* встречалось главным образом на глубинах 18 м и более (9 из 11 станций, весь диапазон глубин составляет 7–30 м). Уровень загрязнения здесь заметно выше ($TPF = 2,8 \pm 0,1$), а донные отложения представлены заиленным песком с существенной примесью псефитовых фракций (в среднем 8,6 %, доля песков и алевропелитов — 58,4 и 33,1 %). Сообщество *D. cardalia* также наблюдалось в широком диапазоне глубин (10–26 м) примерно при таком же уровне загрязнения ($TPF = 2,9 \pm 0,1$) и на различных грунтах (от гравия песчаного до алеврита пелитового). Однако условия среды в местах обитания его вариантов заметно отличались друг от друга. Группировка *D. cardalia* + *M. elisabethae* встречалась в диапазоне 10–19 м при относительно слабом загрязнении ($TPF = 2,4 \pm 0,1$) на песчаных грунтах с высокой долей псефитов и низкой — алевропелитов (гравийные фракции — 34,2 %, песчаные — 60,1 %, алевропелитовые — 5,7 %). Ассоциация *D. cardalia* + *M. sarsi* наблюдалась на глубине 16–26 м при довольно высоком загрязнении ($TPF = 3,1 \pm 0,1$) на сильно заиленных грунтах без частиц грубых фракций (доля песков и алевропелитов в среднем 36,8 и 63,2 %).

Проекция точки вида на каждую стрелку показывает экологический оптимум (точнее, центр тяжести распределения обилия) этого вида относительно анализируемого фактора (Шитиков, Розенберг, 2013). Если виды представить стрелками, исходящими из начала координат, то косинус угла между стрелкой вида и стрелкой фактора среды приблизительно равен коэффициенту корреляции между ними. В нашем случае наблюдается отчетливое разделение видов по отношению к факторам среды (рис. 7, а, 8). Это виды, тяготеющие к песчаным грунтам и глубинам ≥ 20 м, пескам на глубинах ≤ 12 м, глубинам 18–20 м и алевропелитам, а также к глубинам 14–18 м и заиленным грунтам с высоким содержанием грубых фракций (гравия, крупного и среднего песка). Кроме показанных на рис. 7 «титовых» видов, к первым можно отнести многощетинковых червей *Glycera chirori*, *Halosydna* sp., *Nereis zonata*, *Potamilla* sp., *Praxillella praetermissa*, *Lumbrineris japonica*, *L. longifolia* и двустворчатого моллюска *R. pulchella*, ко вторым — полихет *Glycinde armigera*, *Nephtys caeca*, *Pherusa plumosa* и брюхоногого моллюска *Philine scalpta*. Третьи включали полихет *Ampharete* sp., *Chaetozone setosa*, *E. longa*, *Eumida sanguinea*, *Mediomastus californiensis*, *Nereis longior galinae*, *Phyllodoce* sp., *Spiophanes bombyx*, *A. pacifica*, двустворчатого моллюска *A. subquadrata*, гастроподу

Таблица 9

Результаты ССА: дисперсионный анализ (ANOVA) для полных моделей, моделей с уменьшенным числом параметров и статистическая оценка их параметров по отдельности, влияния краевых эффектов и значимости осей

Table 9

Results of CCA: ANOVA for complete models; models with reduced number of terms with statistical evaluation of individual parameters; influence of marginal effects and significance of axes

Параметр	Число степеней свободы	χ^2	F	p
Биомасса: полная модель (число перестановок: 999)				
Модель	9	4,213	1,841	0,002
Остатки	20	5,086		
Биомасса: термы (число перестановок: 200)				
Глубина	1	0,687	2,653	0,001
TPF	1	0,768	2,966	0,001
GrL_1	1	0,526	2,032	0,039
GrL_3	1	0,606	2,338	0,003
PoF_1	1	0,493	1,904	0,038
Остатки	24	6,218		
Биомасса: краевые эффекты (число перестановок: 500)				
Глубина	1	0,552	2,130	0,007
TPF	1	0,769	2,967	0,001
GrL_1	1	0,480	1,853	0,058
GrL_3	1	0,616	2,376	0,002
PoF_1	1	0,493	1,904	0,030
Остатки	24	6,218		
Биомасса: оси (число перестановок: 1000)				
CCA_1	1	0,934	3,606	0,035
CCA_2	1	0,738	2,850	0,001
CCA_3	1	0,661	2,552	0,002
CCA_4	1	0,520	2,006	0,006
CCA_5	1	0,228	0,879	0,705
Остатки	24	6,218		
Плотность: полная модель (число перестановок: 999)				
Модель	9	2,265	1,265	0,008
Остатки	20	3,981		
Плотность: термы (число перестановок: 200)				
Глубина	1	0,350	1,740	0,003
GrL_1	1	0,389	1,935	0,002
GrL_3	1	0,276	1,372	0,080
Остатки	26	5,231		
Плотность: краевые эффекты (число перестановок: 500)				
Глубина	1	0,373	1,853	0,003
GrL_1	1	0,357	1,774	0,005
GrL_3	1	0,276	1,372	0,063
Остатки	26	5,231		
Плотность: оси (число перестановок: 1000)				
CCA_1	1	0,373	1,853	0,003
CCA_2	1	0,357	1,774	0,005
CCA_3	1	0,276	1,372	0,063
Остатки	26	5,231		

Примечание. χ^2 — критерий согласия хи-квадрат; F — расчетная величина критерия Фишера; p — вероятность; CCA_{1-5} — шкалы (размерности), полученные при помощи канонического анализа соответствий (ССА).

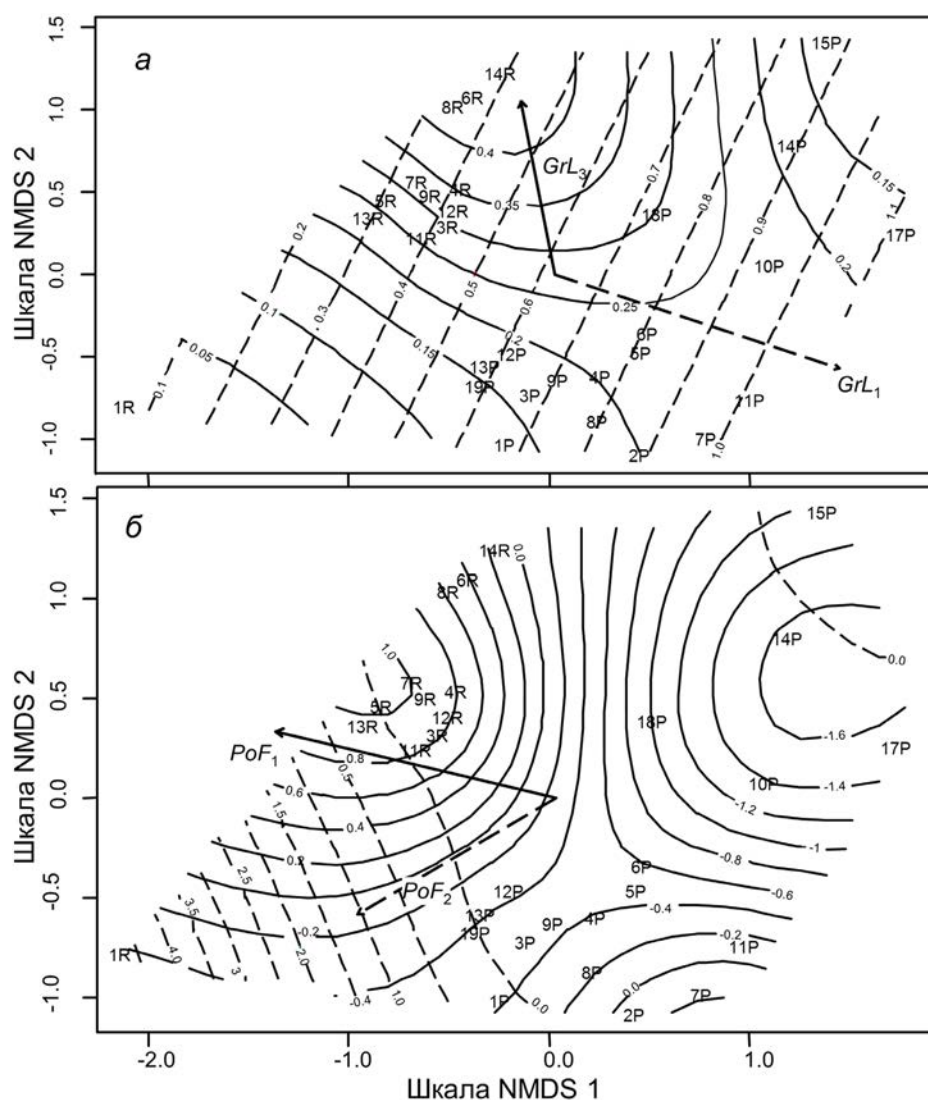


Рис. 8. Ординация станций методом неметрического шкалирования (по биомассе, преобразование — корень 2-й степени, стресс — 0,159) и распределение факторов среды: **а** — результаты подгонки поверхностей для нагрузок гранулометрических факторов; **б** — то же для факторов загрязнения. Штриховка линий поверхностей факторов соответствует штриховке стрелок

Fig. 8. Ordination of stations using the non-metric multidimensional scaling of the bottom species biomass transformed by square root (stress 0.159) and environmental variables distribution: **a** — results of the factors surfaces fitting for loadings of granulometric factors; **b** — ditto on pollution factors (same hatching as for arrows)

Philine sp., кумового рака *Diastylis alascensis* и амфиподу *Monoculoides* sp., четвертые — десятиногого рака *Hyas coarctatus* и брюхоногого моллюска *Melanochlamys diomedea*. Вдоль градиента TPF «выстроились» полихета *Heteromastus giganteus* (TPF = 2,8), двустворчатый моллюск *Saxidomus purpuratus*, гастроподы *Oenopota* sp. и *Bela erosa* (для всех TPF = 3,2) и разноногий рак *Orchomenella minuta* (4,0).

По данным П.Ю. Шмидта (1904) в марте 1900 г. бентос прол. Босфор Восточный состоял из множества офиур, аннелид, немертин, двустворчатых моллюсков. Им были опробованы 5 станций, 3 из которых, судя по глубинам, располагались по оси восточной части пролива, включая устье между мысами Назимова и Новосильского, а 2 другие — ближе к берегу у мыса Новосильского и напротив бухты Патрокл. М.Н. Павленко (1910) для бухты Патрокл (июнь 1908 г.) приводит список моллюсков и отмечает присутствие

большого числа других животных — креветок, крабов, раков-отшельников, морских звезд, а на станции у мыса Басаргина — офиур, голотурий, разноногих раков и других животных.

В бухте Патрокл планомерные гидробиологические исследования начались в августе 1925 г., когда на п-ове Басаргина была организована Тихоокеанская научно-промысловая станция — ТОНС (Засельский, 1984). В то время, согласно И.Г. Заксу (1927) и К.М. Дерюгину (1939), на глубине 8–10 м преобладал чистый песок с обилием различных двустворчатых моллюсков (преимущественно мактрид и венерид), плоских и сердцевидных морских ежей. Ниже 9–10 м начинался илисто-песчаный грунт, для которого была характерна группировка офиур и полихет — *O. sarsi*, *M. sarsi*, *S. armiger* и других животных.

В.Г. Тарасов с коллегами (2005) не обнаружили скоплений крупных двустворчатых моллюсков и морских ежей, несмотря на то что в целом по бухте характер распределения осадков почти не изменился. Из крупных животных в песчаном грунте преобладали полихеты *Chaetopterus cautus*, повсеместно встречались морские звезды *Asterina (Patiria) pectinifera*, одиночные экземпляры звезд *Distolasterias nipon*, *Asterias amurensis*, *Aphelasterias japonica*, приморского гребешка *Patinopecten yessoensis*, ежа *E. cordatum*. В пробах песчаного и илисто-песчаного грунта отмечались форониды *Phoronopsis harmeri* и различные виды сидячих и бродячих полихет.

Сопоставить данные И.Г. Закса и К.М. Дерюгина, как, впрочем, и таковые В.Г. Тарасова с коллегами (не приведены результаты определения животных в дночерпательных пробах), учитывая различия методов сбора, весьма проблематично. Вместе с тем следует отметить, что в наших сборах из бухты Патрокл не было обнаружено ни полихеты *Ch. cautus*, ни перечисленных звезд, как впрочем, и двустворчатых моллюсков, а еж *E. cordatum* также встречался лишь изредка. Отсутствие звезд, возможно, связано с их сезонными миграциями. Например, *A. pectinifera* с марта по июль перемещается к берегу, а с октября — от берега. В то же время *O. sarsi*, *M. sarsi*, *S. armiger* здесь были весьма обычны, как и многие другие животные, указанные в работах И.Г. Закса (1927) и К.М. Дерюгина (1939).

Авторы исследовали донное население пролива в 2001 и 2016 гг. на станциях ОГСН (3–4 точки опробования: 18, 19, 23 и 14z) (Белан, 2015; Мощенко и др., 2017б). Станция 23z расположена за входом в западную часть пролива (мысы Токаревский — Ларионова) по его фарватеру, станция 18z — сразу за устьем между мысами Назимова и Новосильского, 19z — в устье бухты Улисс, 14z — напротив устья бухты Золотой Рог; последняя опробована только в 2016 г.; глубины соответственно 37, 28, 30 и 27 м, хотя на станциях 18 и 23z они значительно варьируют от съемки к съемке.

При кластеризации по составу и количественным характеристикам бентоса эти станции объединялись в отчетливо обособленные группы. В 2001 г. это обособление было обусловлено прежде всего полихетами *A. pacifica* (доминантный вид), *G. capitata* (субдоминант), *Scolecopsis fuliginosa*, *C. capitata*, гастроподой *Philine argentata*. Кроме того, на двух станциях в больших количествах были встречены *D. cardalia* (субдоминант; 18 и 19z) и не определенные до вида ювенильные полидоры сопоставимой численности (18 и 23z), которые с большой долей вероятности также следует отнести к этому виду многощетинковых червей. Следует подчеркнуть, что в этот год здесь не было найдено ни *O. sarsi*, ни *M. sarsi*, ни *S. armiger*, а различные виды маком и *E. tenuis* встречались единично.

В 2016 г. для станций 14, 18, 19 и 23z было выделено сообщество *O. sarsi vadicola* + *M. scarlatoi*; первый вид был абсолютным доминантом по плотности, второй — по биомассе, субдоминанты — *A. pacifica*, *S. armiger*. Также на всех этих станциях встречались *Ch. setosa*, *E. longa*, *G. capitata*, *L. longifolia*, *Sch. japonica*; *D. cardalia* был отмечен только на двух станциях (14 и 23z), хотя и в заметном количестве, *E. tenuis* наблюдался единично, а *M. sarsi* отсутствовал.

Из станций, обследованных в 2006 и 2007 гг., к «станциям пролива» можно отнести таковые у устья бухты Патрокл и у о. Русского (1–4Р и 4, 8, 9, 11 и 12R). Результаты кластеризации перечисленных станций 2001, 2006, 2007 и 2016 гг. по количественным характеристикам всех найденных видов представлены на рис. 9, при этом все точки

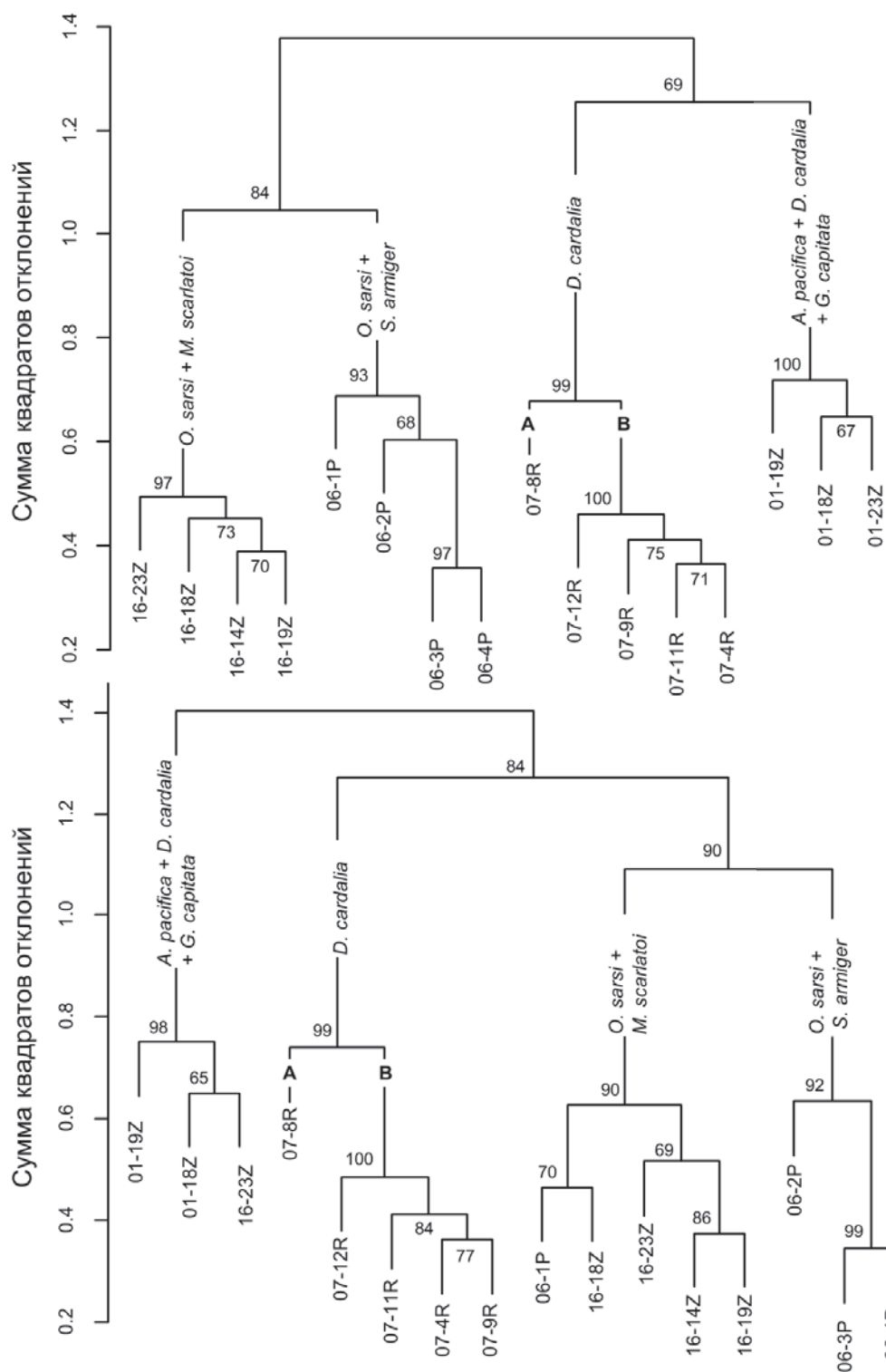


Рис. 9. Дендрограммы сходства станций разных лет опробования по видовому составу макрозообентоса, полученные методом Варда (метрика — коэффициент Брея-Кертиса; преобразование — корень четвертой степени) на основе плотности (**вверху**) и биомассы (**внизу**) животных. В узлах дендрограмм — наилучшие оценки несмещенных бутстреп-вероятностей

Fig. 9. Dendrograms of similarity for species composition of macrozoobenthos for stations with sampling in different years obtained by Ward method using Bray-Curtis similarity coefficient and forth-root transformation of data. **Upper panel** — for abundance of animals; **bottom panel** — for biomass of animals. The best estimations of unbiased bootstrap probabilities are indicated in nodes of dendrograms

разных лет в целом сохраняют свою принадлежность к выделенным ранее группам. Некоторые различия наблюдаются при дифференциации сообществ по плотности и биомассе: в первом случае сообщество 2001 г. больше похоже на таковое 2007 г. (станции около о. Русского), во втором — ассоциация 2001 г. становится обособленной от всех остальных групп, а к кластеру 2016 г. присоединяется станция 1Р. При использовании в качестве способа агломерации метода групповой средней и/или сокращения списка до 40 наиболее представительных видов это обособление наблюдается и для биомассы, и для плотности (результаты не приводятся). Такое обособление кластера 2001 г. обусловлено не только различиями в видовом составе, но и крайне низкой биомассой найденных видов при весьма высокой плотности (Белан, 2015).

Подобные изменения в сообществах авторы наблюдали ранее в северной части Амурского залива (Moshchenko, Belan, 2008). Здесь на рыхлых грунтах в 1989–2005 гг. существовали два сообщества, одно — на глубинах до 8,5 м, второе — в диапазоне 12,0–20,0 м. В 1989 г. в составе первого доминировал *M. sarsi*, в 2001 г. — *L. longifolia*, в 2005 г. — он же и *Potamocorbula amurensis*. Естественно, изменения наблюдались не только в доминантных видах. Не менее вариабельной в эти годы была и вторая группировка: *A. pacifica* → *S. inflatum* + *L. longifolia* + *Macoma tokyoensis* → *Ph. harmeri* + *A. pacifica*.

Более стабильным, по крайней мере в видовом составе, представляется население бухт Золотой Рог и Диомид (Белан и др., 2009; Мощенко и др., 2017а). В 2001 г. в кутовой части бухты Золотой Рог животные не были найдены (в 2016 г. отмечены единичные *C. capitata*), в ее середине по плотности доминировал *A. pacifica*, а по биомассе — *Nereis* sp. (в 2016 г. довольно многочисленными были *Sch. japonica* и *C. capitata*, а единичными — *A. pacifica* и *Nereis* sp.). На выходе из бухты фауна была заметно богаче, но доминировали все те же *A. pacifica*, *C. capitata*, *Sch. japonica* и в 2001, и в 2016 гг. В бухте Диомид в 2001 г. были найдены только *A. pacifica* и *C. capitata*, в 2016 г. доминирование первого сохранилось, тогда как второй исчез из бентоса, но в малых количествах появились некоторые другие полихеты. Таким образом, данное сообщество существует здесь на протяжении многих лет на фоне относительно стабильного и высокого уровня химического загрязнения, причем в кутовой части бухты Золотой Рог «дополнительным», а может и основным, фактором являются процессы гниения, способствующие, в частности, развитию гипоксии в придонном слое воды (Севастьянов и др., 2012; Мощенко и др., 2017а).

Формирование сообществ пролива происходит, как было показано выше, главным образом под воздействием естественных факторов, но и они обитают хотя и при более низком, но явно не при нулевом уровне загрязнения (на станциях, обследованных в 2006–2007 гг. $TPF > ERL_q$, а иногда и ERM_q). В долговременных изменениях этого показателя на станциях 18 и 19z какие-либо тенденции или закономерности не наблюдались уже более 15 лет ($TPF \geq ERM_q$), хотя в 1995–2001 гг. отмечено его некоторое снижение (Мощенко и др., 2017а). На станции 23z последовательное уменьшение TPF , хотя и незначительное, наблюдалось на протяжении 1995–2016 гг.

Резкое снижение обилия и разнообразия бентоса происходит при переходе от умеренного загрязнения к сильному (от 3 к 4 в единицах TPF) (Мощенко и др., 2017б). Более точная оценка, сделанная для сообществ макрозообентоса, дает допустимый уровень $TPF = 2,8$ (Мощенко и др., 2017в). На этом уровне происходит инверсия вкладов естественных и антропогенных факторов в изменчивость интегральных характеристик сообществ (вклад вторых начинает превышать таковой первых). Начинается и прогрессирует коренная перестройка группировок, что выражается в массовом появлении и быстром росте обилия видов — положительных индикаторов загрязнения, в снижении разнообразия массовых групп животных, изменении размерно-возрастного состава (так называемые *r*-стратегии — плодовые мелкие животные с коротким периодом жизни — становятся доминантами).

Возможно, что сообщества, долгое время обитающие в «стрессовых условиях» загрязнения, находящиеся на грани перестройки разнообразия и обилия, теряют устойчивость и при любом дополнительном негативном внешнем воздействии переходят в

состояние, характерное для «разрушенных» или «сильно поврежденных» группировок. Иллюстрацией этому может служить формирование сообщества *A. pacifica* + *G. capitata*, полное отсутствие *O. sarsi* и почти полное — двустворчатых моллюсков на станциях 18, 19 и 23z в 2001 г.

«Поводом» могли послужить случаи низкого и экстремально низкого содержания кислорода в придонном слое воды в предшествующие годы. Такие события происходят здесь регулярно, скорее всего, в результате отсутствия вертикального перемешивания при наличии ярко выраженного сезонного термоклина (Севастьянов и др., 2012). На станции 18z они наблюдались подряд в течение 3 лет в июле и августе 1999–2001 гг. (в 2001 г. — за 2 недели перед отбором проб). В 2006 г. перед зимними сборами летний недостаток O_2 не был столь суров, как и в 2014–2016 гг., хотя в период с лета 2007 по 2013 г. такие явления происходили неоднократно. В целом концентрации O_2 в исследованный период падали даже ниже 2 мл/л (в августе 2001 и 2007 гг. — соответственно 1,96 и 1,88 мл/л). Пороговая концентрация, ниже которой наступает гипоксия, по мнению Диаса и Розенберга (Diaz, Rosenberg, 2008), составляет именно 2 мл/л. Подобные изменения кислородного режима отмечены и на станции 23z. В результате донное население 2006–2007 гг. больше похоже на таковое 2016 г.

Следует подчеркнуть, что низкое содержание O_2 в летние месяцы может быть и результатом микробиологического окисления избыточной биомассы диатомовых водорослей в условиях слабой динамики вод и при низкой интенсивности фотосинтетически активной радиации (Тищенко и др., 2011). В пользу этого предположения свидетельствует синхронность изменений в концентрациях кислорода и pH (снижение концентрации O_2 всегда сопровождается уменьшением pH, $r = 0,756$ и $0,746$, $p = 0,000$ на станциях 18z и 23z) и менее синхронный, но все же заметный рост концентраций биогенных элементов — фосфатов, силикатов, аммония (наши неопубликованные данные).

Заселение освободившегося субстрата, очевидно, происходило теми животными, личинки которых в этот период могли случайно находиться в планктоне и были готовы к оседанию. Известно, что виды-оппортунисты, такие как *A. pacifica*, *D. cardalia*, *Sch. japonica*, дают в течение года несколько генераций личинок и, следовательно, появление этих полихет, причем в большом количестве, вполне закономерно. В дальнейшем при сохранении относительно благоприятных условий сообщество восстанавливалось (появление *O. sarsi*, обогащение фауны полихет и снижение вклада *r*-стратегов, усиление роли моллюсков). Доминирование среди последних *E. tenuis* и *M. scarlatoi* (соответственно 2006 и 2016 гг.) опять-таки представляется результатом случайных процессов или каких-либо других механизмов, например, так называемых «волн жизни» — периодических или непериодических колебаний численности организмов в природных популяциях. Причины таких колебаний обычно имеют экологическую природу.

Заключение

Таким образом, в бухте Патрокл и у о. Русского обнаружены 4 сообщества макрзообентоса — *A. insignis* + *S. inflatum*, *O. sarsi* + *S. armiger*, *E. tenuis* + *Nicolea* sp. и *D. cardalia*. Последняя ассоциация по субдоминантам «распадается» на две группы — *D. cardalia* + *M. elisabethae* и *D. cardalia* + *M. sarsi*. Кроме того, в кутовой части бухты Патрокл на одной станции была отмечена группировка *E. cordatum*, а в бухте Житкова — *P. adamsi*. Эти сообщества в большинстве случаев весьма разнообразны и характеризуются довольно высокими показателями обилия. При этом они находятся главным образом в неповрежденном или слабо поврежденном состоянии и обладают хорошим и умеренным экологическим статусом. Исключение — бухта Житкова, где обедненное сообщество *P. adamsi* повреждено в значительной степени в результате антропогенного воздействия. Дифференциация большинства указанных сообществ происходит вдоль градиентов естественных факторов среды — глубины и гранулометрического состава донных отложений. Однако группировки донной фауны, найденные в восточной части прол. Босфор Восточный, существуют при весьма высоком уровне загрязнения, что, вероятно, снижает их устойчивость к внешним

факторам и при дополнительном негативном воздействии приводит к резким изменениям видового состава и обилия.

Авторы выражают искреннюю признательность и благодарность к.б.н. Д.Л. Питруку (ИБМ ДВО РАН) за организацию работ, начальнику лаборатории мониторинга загрязнения морских вод Приморского центра мониторинга загрязнения окружающей среды В.В. Подкопаевой и всем сотрудникам этого учреждения, выполнявшим химические анализы, специалистам ИБМ ДВО РАН к.б.н. С.И. Масленникову, К.Л. Фельдману и И.А. Кашину за сбор и первичную обработку проб, начальнику РЦОД ДВНИГМИ А.А. Круцу за предоставление гидрологических и гидрохимических данных, с.н.с. А.В. Севастьянову (ООЭМ ДВНИГМИ) за их содержательное обсуждение.

Список литературы

Белан Т.А. Особенности обилия и видового состава бентоса в условиях загрязнения (залив Петра Великого, Японское море) : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВГУ, 2001. — 141 с.

Белан Т.А. Сравнительная характеристика условий среды и показателей сообществ макрозообентоса морских прибрежных акваторий вблизи Владивостока // ДВНИГМИ — 65 лет : юбилейный выпуск. — Владивосток : Дальнаука, 2015. — С. 156–171.

Белан Т.А., Белан Л.С. Состав и количественное распределение макрозообентоса в Амурском заливе // Океанол. — 2006. — Т. 46, № 5. — С. 685–694.

Белан Т.А., Белан Л.С., Березов А.В. Условия существования и особенности распределения макрозообентоса морской акватории порта Владивосток (залив Петра Великого, Японское море) // Экологические аспекты освоения нефтегазовых месторождений. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — № 1. — С. 116–128.

Белан Т.А., Мощенко А.В., Чернова А.С. Долговременные изменения видового разнообразия таксонов многощетинковых червей в прибрежной зоне Японского моря // Доклады рабочего совещания по изучению глобальных изменений на Дальнем Востоке. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — С. 196–224 (TEACOM Publication; vol. 8).

Боровиков В.П., Боровиков И.П. STATISTICA® — Статистический анализ и обработка данных в среде Windows® : моногр. — М. : Инф.-издат. дом «Филинь», 1998. — 608 с.

Волова Г.Н. Биоценозы прибрежных вод Амурского залива (Японское море) // Фауна и экология морских организмов. — Владивосток, 1984. — С. 78–124.

Волова Г.Н. Донные биоценозы Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1985. — Т. 110. — С. 111–119.

Галышева Ю.А., Надточий В.А. Макрозообентос мягких грунтов акваторий закрытого типа залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 155. — С. 99–119.

Дерюгин К.М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море) // Сб., посвящ. науч. деятельности почетного академика Н.П. Книповича (1885–1939). — М. ; Л. : Пищепромиздат, 1939. — С. 115–142.

Дерюгин К.М., Сомова Н.М. Материалы по количественному учету бентоса зал. Петра Великого (Японское море) // Исслед. дальневост. морей СССР. — М. ; Л. : АН СССР, 1941. — Вып. 1. — С. 13–36.

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

Засельский В.И. Развитие морских биологических исследований на Дальнем Востоке в 1923–1941 гг. : моногр. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — 248 с.

Климова В.Л. Изменение распределения трофических зон бентоса зал. Петра Великого с 30-х по 70-е годы // Океанол. — 1976. — Т. 16, вып. 2. — С. 343–345.

Климова В.Л. Количественное распределение бентоса залива Петра Великого (Японское море) летом 1970 г. // Тр. ВНИРО. — 1971. — Т. 87, вып. 7. — С. 97–104.

Кобякова З.И. О некоторых изменениях фауны в прибрежных участках залива Петра Великого Японского моря // Вестн. ЛГУ. — 1962. — № 21. — С. 63–71.

Лихт Ф.Р., Астахов А.С., Боцул А.И. и др. Структура осадков и фации Японского моря : моногр. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1983. — 287 с.

Мощенко А.В., Белан Т.А. Метод оценки антропогенного нарушения сообществ макрозообентоса рыхлых грунтов // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 4. — С. 279–292.

Мощенко А.В., Белан Т.А. Новые методы оценки экологического состояния природной среды Дальневосточных морей России // Динамика морских экосистем и современные про-

- блемы сохранения биологического потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 276–313.
- Мощенко А.В., Белан Т.А., Лишавская Т.С., Борисов Б.М.** Экологическое состояние морской среды и макрозообентоса у южной оконечности полуострова Муравьева-Амурского // Тр. ДВНИГМИ. — 2017а. — Вып. 155. — С. 178–220.
- Мощенко А.В., Белан Т.А., Борисов Б.М. и др.** Макрозообентос рыхлых грунтов залива Петра Великого и химическое загрязнение среды // Дальневосточные моря и их бассейны: биоразнообразие, ресурсы, экологические проблемы : сб. мат-лов Второй Всерос. конф. с междунар. участием, приуроч. к году экологии в России. — Владивосток : ДВФУ, 2017б. — С. 90–92.
- Мощенко А.В., Белан Т.А., Лишавская Т.С., Борисов Б.М.** Предельно допустимый уровень загрязнения и сообщества макрозообентоса // Океанография залива Петра Великого и прилегающей части Японского моря : тез. докл. Третьей науч. конф. — Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2017в. — С. 26.
- Мощенко А.В., Шайхлисламова Л.Е.** Экологическое состояние восточной части пролива Босфор Восточный (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 161. — С. 199–211.
- Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г.** Макрозообентос залива Петра Великого (Японское море): состав, распределение и ресурсы // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 170–195.
- Надточий В.А., Галышева Ю.А.** Современное состояние макробентоса залива Петра Великого Японского моря // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. — Владивосток : Издат. дом ДВФУ, 2012. — С. 129–174.
- Несис К.Н.** Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2 : Биологическая продуктивность океана. — М. : Наука, 1977. — С. 5–13.
- Носов В.Н.** Метод главных компонент и факторный анализ // Компьютерная биометрика. — М. : МГУ, 1990. — С. 162–187.
- Павленко М.Н.** Рыбы залива Петр Великий : моногр. — Казань, 1910. — 95 с.
- Петелин В.П.** Гранулометрический анализ морских донных осадков : моногр. — М. : Наука, 1967. — 128 с.
- Пропп М.В.** Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря : моногр. — Л. : Наука, 1971. — 128 с.
- Севастьянов А.В., Лишавская Т.С., Чаткина Т.В.** Гипоксия придонных вод прибрежных районов залива Петра Великого // Тр. ДВНИГМИ. — 2012. — Вып. 154. — С. 226–245.
- Современное осадкообразование в окраинных морях Востока Азии (статистические модели)** / А.С. Астахов, А.И. Боцул, А.Н. Деркачев и др. — Владивосток : Дальнаука, 1997. — 240 с.
- Суханов В.В.** Научная графика на компьютере : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — 355 с.
- Тарасов В.Г., Касьянов В.Л., Адрианов А.В. и др.** Экологическое состояние и донные сообщества бухт Патрокл и Соболев (залив Петра Великого, Японское море): прошлое и настоящее // Вестн. ДВО РАН. — 2005. — № 1. — С. 3–18.
- Тищенко П.Я., Лобанов В.Б., Звалинский В.И. и др.** Сезонная гипоксия Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 136–157.
- Факторный, дискриминантный и кластерный анализ** : пер. с англ. / Дж.-О. Ким, Ч.У. Мьюллер, У.Р. Клекка и др.; под ред. И.С. Енюкова. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 215 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С.** Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R : моногр. — Тольятти : Кассандра, 2013. — 314 с.
- Шмидт П.Ю.** Рыбы восточных морей Российской империи. Научные результаты Корейско-Сахалинской экспедиции Императорского Русского Географического Общества : моногр. — СПб. : Изд. Император. Рус. Географ. О-ва, 1904. — 466 с.
- Belan T.A.** Benthos abundance pattern and species composition in conditions of pollution in Amursky Bay (the Peter the Great Bay, the Sea of Japan // Mar. Pollut. Bull. — 2003. — Vol. 49, № 9. — P. 1111–1119.
- Belan T.A., Moshchenko A.V.** Polychaete taxocenoses variability associated with sediment pollution loading in the Peter the Great Bay (the East Sea/Japan Sea) // Ocean Science J. — 2005. — Vol. 40, № 1. — P. 1–10.
- Borja Á., Franco J., Muxika I.** The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools // Mar. Pollut. Bull. — 2004. — Vol. 48, № 3–4. — P. 405–408.

Borja Á., Mader J., Muxika I. Instructions for the use of the AMBI index software (Version 5.0) // Revista de Investigacion Marina. — 2012. — Vol. 19, № 3. — P. 71–82.

Clarke K.R. Comparisons of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1990. — Vol. 138, № 1–2. — P. 143–157.

Diaz R.J., Rosenberg R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems // Science. — 2008. — Vol. 321, № 5891. — P. 926–929. DOI: 10.1126/science.1156401.

Moshchenko A.V., Belan T.A. Ecological state and long-term changes of macrozoobenthos in the northern part of Amursky Bay (Sea of Japan) // Ecological studies and the state of the ecosystem of Amursky Bay and the estuarine zone of the Razdolnaya River (Sea of Japan). — Vladivostok : Dalnauka, 2008. — Vol. 1. — P. 61–91.

Moshchenko A.V., Belan T.A. Near-bottom environmental conditions and macrobenthos of the inner part of Amursky Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea) // Pacific Oceanography. — 2005. — Vol. 3, № 2. — P. 121–136.

Muxika I., Borja Á., Bald J. Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive // Mar. Pollut. Bull. — 2007. — Vol. 55, № 1–6. — P. 16–29.

Поступила в редакцию 18.01.18 г.

Принята в печать 12.04.18 г.