

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 574.587(265.546)

П.А. Дуленина, Н.В. Колпаков\*

Хабаровский филиал ВНИРО (ТИНРО),  
680028, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13аСОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОЭПИБЕНТОСА  
В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ  
ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА

С 21 июля по 7 августа 2018 г. проведена дражная съемка (177 станций) в северо-западной части Татарского пролива (севернее 48° с.ш.) на глубинах от 14 до 82 м. В дражных уловах зарегистрировано 76 видов, относящихся к 14 таксонам бентосных беспозвоночных. В дражных уловах зарегистрировано 76 видов и таксонов бентосных беспозвоночных. Среди эпибентосных организмов отмечено 42 вида. Выделены доминанты: *Ophiura sarsi*, *Evasterias echinosoma*, *Strongylocentrotus pallidus*, *Paralithodes brevipes*, *Cucumaria japonica*, *P. camtschaticus*, *Mizuhopecten yessoensis* и *S. intermedius*. Наибольшую площадь дна занимали поселения полифага *S. pallidus* (5100 км<sup>2</sup>, 30–60 м). В целом по району средняя удельная биомасса эпибентоса составила  $21,5 \pm 2,0$  г/м<sup>2</sup>. На юге района (48–49° с.ш.) до глубины 20 м доминировал по биомассе *P. camtschaticus* ( $5,1 \pm 4,4$  г/м<sup>2</sup>), в диапазоне 20–30 м его заменял *P. brevipes* ( $22,2 \pm 14,2$  г/м<sup>2</sup>). Севернее (49–50° с.ш.) на глубинах 20–30 м преобладала *C. japonica* ( $28,2 \pm 3,0$  г/м<sup>2</sup>), ниже — *S. pallidus* ( $4,3 \pm 1,1$  г/м<sup>2</sup>). В пределах 50–51° с.ш. до 30 м доминировал *S. intermedius* ( $14,7 \pm 9,5$  г/м<sup>2</sup>), в диапазоне 30–40 м — *M. yessoensis* ( $9,7 \pm 6,2$  г/м<sup>2</sup>) и *E. echinosoma* ( $5,1 \pm 1,0$  г/м<sup>2</sup>), на глубине свыше 50 м преобладал *S. pallidus* ( $18,0 \pm 9,5$  г/м<sup>2</sup>). На самом севере пролива до глубины 30 м абсолютным доминантом была *O. sarsi* ( $13,0 \pm 1,1$  г/м<sup>2</sup>). Наибольшее видовое богатство и увеличение биомассы эпибентосных организмов наблюдались на глубинах до 40 м. Показано статистически значимое снижение количественных показателей с глубиной. Однако условия среды не оказывают значимого влияния на широтное распределение обилия, видового богатства и разнообразия эпифауны в районе исследований. Выделена циркумлитеральная батиметрическая группировка эпибентоса, приуроченная к глубинам до 30(40) м.

**Ключевые слова:** Татарский пролив, дражная съемка, эпибентос, распределение, обилие.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-3-18.

**Duleniina P.A., Kolpakov N.V.** Species composition and distribution of macroepibenthos in the coastal zone of the northwestern Tatar Strait // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 199. — P. 3–18.

Dredge survey (177 stations) was conducted in the northwestern Tatar Strait (northward from 48° N) at the depths 14–82 m in summer 2018 (from July 21 to August 7). In the dredge catches, 76 species and taxa of benthic invertebrates are recorded, including 42 epibenthic

\* Дуленина Полина Александровна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: [duleniina.polina@mail.ru](mailto:duleniina.polina@mail.ru); Колпаков Николай Викторович, доктор биологических наук, руководитель филиала, e-mail: [kolpakov\\_nv@mail.ru](mailto:kolpakov_nv@mail.ru).

Duleniina Polina A., Ph.D., researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), Amursky Boulevard 13a, Khabarovsk, 680028, Russia, e-mail: [duleniina.polina@mail.ru](mailto:duleniina.polina@mail.ru); Kolpakov Nikolai V., D.Biol., director, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), Amursky Boulevard 13a, Khabarovsk, 680028, Russia, e-mail: [kolpakov\\_nv@mail.ru](mailto:kolpakov_nv@mail.ru).

species, mainly *Ophiura sarsi*, *Evasterias echinosoma*, *Strongylocentrotus pallidus*, *Paralithodes brevipes*, *Cucumaria japonica*, *P. camtschaticus*, *Mizuhopecten yessoensis*, and *S. intermedius*. The areas of their aggregations are determined. The largest area was occupied by the settlements of polyphagous *S. pallidus* (5100 km<sup>2</sup> at the depths 30–60 m). Specific biomass of epibenthos is calculated, its average value within the surveyed area was 21.5 ± 2.0 g/m<sup>2</sup>. Depth ranges of the species domination are defined. The dominant species changed with latitude: in the southern part of the survey, *Paralithodes camtschaticus* dominated with the biomass of 5.1 ± 4.4 g/m<sup>2</sup> in the upper 20 m layer (48–49° N), replaced at the depth of 20–30 m by *P. brevipes* (22.2 ± 14.2 g/m<sup>2</sup> between 48–49° N) or *C. japonica* (28.2 ± 3.0 g/m<sup>2</sup> between 49–50° N), both species changed deeper to *S. pallidus* (4.3 ± 1.1 g/m<sup>2</sup>); in the northern part of the survey (50–51° N), *S. intermedius* dominated in the upper 30 m layer with the biomass of 14.7 ± 9.5 g/m<sup>2</sup>, *Mizuhopecten yessoensis* (9.7 ± 6.2 g/m<sup>2</sup>) and *Evasterias echinosoma* (5.1 ± 1.0 g/m<sup>2</sup>) prevailed in the depth range of 30–40 m and were replaced by *S. pallidus* (18.0 ± 9.5 g/m<sup>2</sup>) below 50 m; in the northernmost shallow tip of the Strait, *Ophiura sarsi* dominated absolutely with the biomass of 13.0 ± 1.1 g/m<sup>2</sup> in the whole depth range down to 30 m. The greatest species richness and abundance of epibenthos were observed at the depths not exceeding 40 m. Statistically significant decreasing of quantitative parameters of the epibenthos with the depth is observed because of the bottom temperature and topical diversity declination with depth. However, environmental conditions have no significant impact on latitudinal distribution of abundance, wealth and species diversity of the epifauna in the surveyed area. The grouping of epibenthos with specific species structure that could be classified as the circumlittoral one is defined in the upper shelf zone in the northernmost area with the depth < 30 m (somewhere < 40 m).

**Key words:** Tatar Strait, dredge survey, epibenthos, benthos distribution, benthos abundance.

## Введение

Распределение макроэпибентоса в прибрежной зоне северо-западной части Татарского пролива до сих пор систематически не изучали. Первые описания характера распределения донных организмов в Татарском проливе выполнены в середине XX в., когда под руководством Г.У. Линдберга была организована Курило-Сахалинская экспедиция, во время которой собран материал по бентосу на разрезе мыс Сюркум — мыс Пилево [Кобякова, 1959]. В 1974–1980 гг. сотрудниками Института биологии моря Дальневосточного научного центра Академии наук СССР (ныне Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения Российской Академии наук — ННЦМБ ДВО РАН) в Татарском проливе был проведен ряд больших экспедиций, результаты которых, к сожалению, опубликованы лишь частично [Шунтов, 2001]. В 1982 г. сотрудники ЗИН АН СССР исследовали литораль и верхнюю сублитораль зал. Чихачева, в результате чего было изучено батиметрическое распределение бентосных организмов залива [Сиренко и др., 1988]. Сведения о распространении отдельных видов макроэпибентосных организмов (крабов, брюхоногих и двустворчатых моллюсков) в приматериковой части Татарского пролива можно найти в немногих работах [Закс, 1936; Виноградов, 1947; Слизкин, 1982; Ромейко, 1985; Новомодный, 2001; Овсянников, Сидяков, 2005а, 2006; Дуленина, Дуленин, 2012; Селин, Дуленина, 2012].

Систематические исследования эпибентоса здесь начаты относительно недавно (с 2010 г.) сотрудниками ХфТИНРО (ныне ХабаровскНИРО). Однако во время водолазных съемок 2010–2016 гг. были изучены только мелководья до глубины 20 м [Дуленин, 2011; Дуленин и др., 2015]. Предварительные описания донных сообществ гидробионтов на больших глубинах выполнены лишь по данным дражной съемки 2003 г. [Овсянников, Сидяков, 2005б], результаты которой уже в значительной степени устарели.

Цель настоящей работы — обобщить вновь полученные данные о составе, распределении и обилии эпибентосных организмов в северо-западной части Татарского пролива.

## Материалы и методы

Материалы получены во время дражной съемки на КЛС «Байкал» (ООО «ВПК»), выполненной ХфТИНРО в северо-западной части Татарского пролива от бухты Аджи-ма (48°07' с.ш.) на юге до мыса Южного (51°40' с.ш.) на севере с 21 июля по 7 августа 2018 г. (рис. 1).

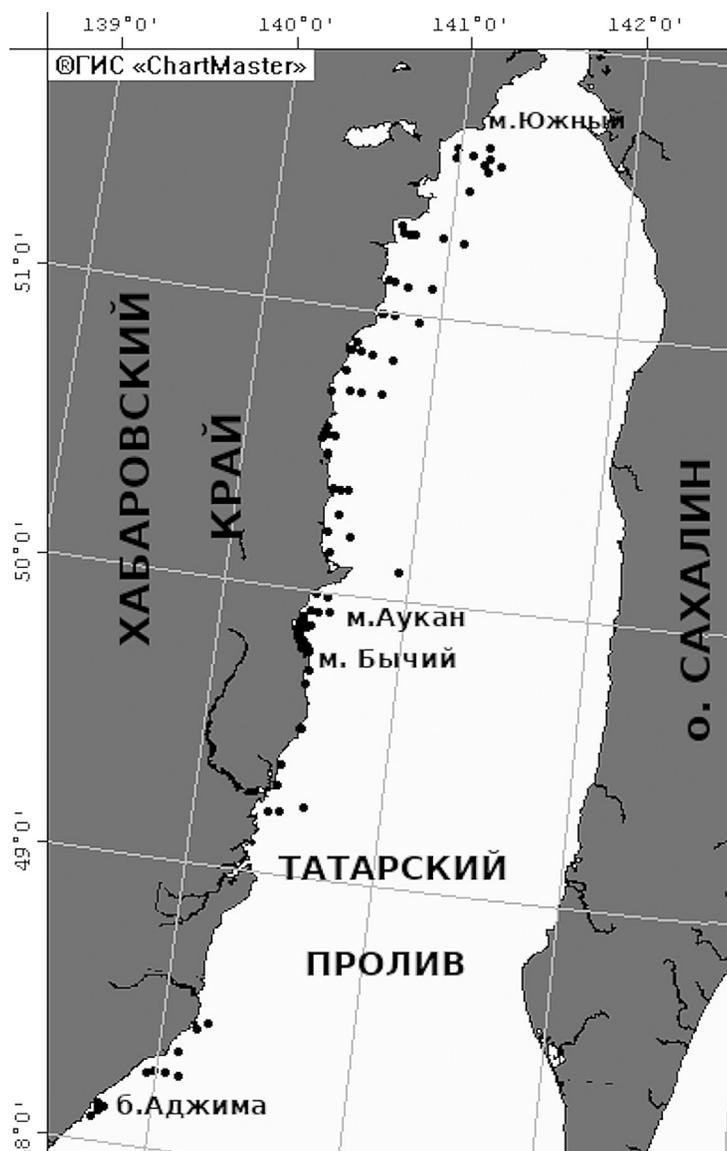


Рис. 1. Карта-схема выполненных станций донной съемки на КЛС «Байкал» в июле-августе 2018 г.

Fig. 1. Scheme of the dredge survey stations (RV Baikal, July-August 2018)

В качестве орудия лова использовалась специализированная драга для добычи голотурий (2,0 x 0,6 м, ячея 60 мм). Длительность драгирования изменялась в пределах 10–20 мин (в среднем — 16 мин), скорость — 1,5–2,0 уз, протяженность — от 220 до 1820 м (в среднем 940 м), площадь — 926–3700 м<sup>2</sup> (в среднем — 1900 м<sup>2</sup>). Расстояние между разрезами составляло 10 миль, между станциями — от 0,5 до 4,0 мили, в среднем — 2,0 мили. На каждом разрезе выполняли от 1 до 4 станций. За весь период исследований сделано 177 драгирований в диапазоне глубин от 14 до 82 м.

Основной целью съемки был сбор данных о промысловых скоплениях кукумарии *Cucumaria japonica*. Попутно собраны данные об остальных эпибентосных организмах. Уловы разбирались по видам, промерялись и взвешивались. При большом улове бралась только его часть с последующим пересчетом на весь улов. Всего выполнено 1897 промеров эпибентосных организмов. После измерений гидробионтов, как правило, возвращали в естественную среду обитания в живом виде.

Плотность поселений беспозвоночных рассчитывалась как отношение массы выловленных гидробионтов к площади драгирования. Расчет общей площади поселений

выполняли при помощи ГИС «Картмастер 4.1» [Поляков, 2008] методом полигонов Вороного. Количественный учет единично отмеченных в улове видов не проводился. Уровень доминирования видов оценивали при помощи индекса Брочкой-Зенкевича  $\sqrt{BP}$ , где  $B$  — средняя биомасса вида, г;  $P$  — встречаемость вида, % [Брочкая, Зенкевич, 1939]. Доминантами считали виды, значение индекса для которых было выше среднего. Выделяли массовые виды эпифауны. К массовым относили виды, частота встречаемости которых превышала 30 %. Коэффициент уловистости драги принят равным единице.

В качестве показателя видового разнообразия использовали экологическую интерпретацию индекса Шеннона  $H = -\sum p_i \log_2 p_i$ , где  $p_i = m_i/M$  — обилие  $i$ -вида;  $m_i$  — биомасса  $i$ -вида;  $M$  — общая биомасса пробы [MacArthur, 1957; Margalef, 1958]. Поскольку масса всех видов для вычисления  $m_i$  и  $M$  оценивалась в граммах, то единица измерения  $H(m)$  — бит/г [Волвенко, 2007, 2008]. Считается, что с экологической точки зрения наиболее обоснованно определение разнообразия организмов по биомассе [Одум, 1986]. В работе также приводится отношение  $H(n)/H(m)$ , предложенное И.В. Волвенко [2008], где  $H(n)$  — классическое разнообразие Шеннона по численности. Его величина определяется отношением равномерности распределения числа особей по видам к равномерности распределения биомассы по видам.

Для выявления закономерностей изменения показателей обилия по глубине и широте использовали процедуру регрессионного анализа. Статистически значимыми считали изменения при  $p < 0,05$ . При регрессионном анализе не учитывали показатели обилия в диапазоне 10–20 м, так как из-за технических сложностей на этих глубинах станции выполнены единично.

Степень сходства структуры дразных уловов эпибентоса на разных глубинах определяли при помощи индекса сходства Чекановского-Сьеренсена ( $I_{CS}$ ) в модификации для количественных данных (форма  $b$ ) [Песенко, 1982]:

$$I_{CS} = \sum_i \min(p_{ij}, p_{ik}),$$

где  $p$  — доля  $i$ -того вида (по массе) в двух сравниваемых уловах  $j$  и  $k$ \*. Для наглядности индекс сходства выражали в процентах. Соответствующие дендрограммы построены методом «невзвешенного парно-группового среднего» (UPGMA). Сходство считалось значимым при  $I_{CS} \geq 40$  % [Ross, 1986].

## Результаты и их обсуждение

**Общая характеристика.** Всего в дразных уловах в северо-западной части Татарского пролива (севернее 48° с.ш.) зарегистрировано 76 видов бентосных беспозвоночных, относящихся к 14 таксонам разного ранга. Из них наиболее широко представлен класс Bivalvia (37 видов), а также класс Gastropoda (7 видов), подтип Crustacea (6 видов) и класс Asteroidea (6 видов). Остальные группы включали от 1 до 3 видов. Среди эпибентосных организмов отмечено 42 вида, из которых 20 видов встречались единично.

В целом по району средняя удельная биомасса эпибентоса составила  $21,5 \pm 2,0$  г/м<sup>2</sup> (от 0 до 184,7 г/м<sup>2</sup>). Обнаружено единственное скопление *C. japonica* в районе мыса Аукан со средней биомассой  $26,5 \pm 2,3$  г/м<sup>2</sup> (90 станций). Вне скопления кукумарии средняя удельная биомасса эпибентоса вдоль побережья составила  $8,5 \pm 0,6$  г/м<sup>2</sup>. Частота встречаемости основных групп эпибентоса была следующей: Bivalvia — 66,0 %, Asteroidea — 49,0, Echinoidea — 43,5, Crustacea — 33,0 и Holothuroidea — 21,0 %. У остальных видов частота встречаемости была невелика (табл. 1).

Исходя из величин индекса Брочкой-Зенкевича (среднее значение — 7,4) в исследуемом районе выделены следующие доминанты: *Ophiura sarsi*, *Evasterias echinosoma*, *Strongylocentrotus pallidus*, *Paralithodes brevipes*, *C. japonica*, *P. camtschaticus*, *Mizuhopecten yessoensis* и *S. intermedius* (рис. 2).

\* В отечественной литературе этот индекс общности чаще применяют при исследованиях трофических отношений рыб под названием «индекс сходства пищевых спектров Шорыгина» [Шорыгин, 1952], в зарубежной литературе он известен как индекс Шенера [Schoener, 1970].

Таблица 1

Биомасса (В, г/м<sup>2</sup>) и частота встречаемости (F, %) основных таксонов беспозвоночных в северо-западной части Татарского пролива в диапазоне глубин 14–82 м, июль-август 2018 г.

Table 1

Biomass (B, g/m<sup>2</sup>) and occurrence (F, %) for common taxa of invertebrates in the northwestern Tatar Strait (depth range 14–82 m, July-August, 2018)

Таксон	В	F
Bivalvia	1,30 ± 0,20 (0,04–19,0)	66,0
Gastropoda	0,30 ± 0,02 (0,03–0,70)	13,5
Crustacea	2,7 ± 0,6 (0,1–57,6)	33,0
Holothuroidea	3,8 ± 1,3 (0,1–34,5)	21,0
Echinoidea	2,30 ± 0,80 (0,01–43,60)	43,5
Asteroidea	1,20 ± 0,10 (0,05–12,50)	49,0
Ophiuroidea	6,800 ± 1,500 (0,002–57,200)	15,0
Asciacea*	–	5,0
Polyplacophora*	–	8,5
Anthozoa*	–	7,0
Porifera*	–	19,0

\* Биомассу не определяли, так как животные в дражных уловах отмечены единично.

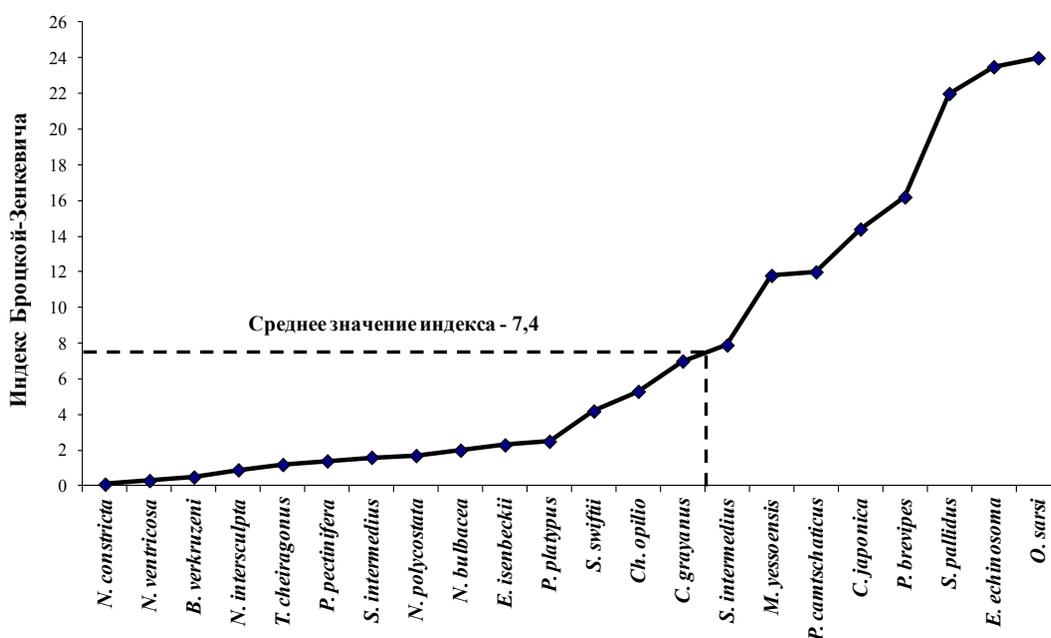


Рис. 2. Доминирование эпибентосных организмов (индекс Броцкой-Зенкевича) в северо-западной части Татарского пролива, июль-август 2018 г.

Fig. 2. Brotskaya-Zenkevich index of the epibenthic species dominance in the northwestern Tatar Strait, July-August 2018

Общая картина распределения эпибентосных организмов в районе исследования была следующей: в летнее время на юге (от 48 до 49° с.ш.) до глубины 20 м доминировал по биомассе камчатский краб *P. camtschaticus* ( $5,1 \pm 3,4$  г/м<sup>2</sup>), с 20 до 30 м его заменял колючий краб *P. brevipes* ( $22,2 \pm 14,2$  г/м<sup>2</sup>). Севернее Советской Гавани (49–50° с.ш.) на глубинах до 30 м преобладала *C. japonica*, образуя наибольшую биомассу в диапазоне глубин 20–30 м ( $29,2 \pm 3,0$  г/м<sup>2</sup>). Здесь же были отмечены *P. camtschaticus* ( $5,0 \pm 1,9$  г/м<sup>2</sup>), *P. brevipes* ( $1,8 \pm 0,2$  г/м<sup>2</sup>). Ниже указанной глубины кукумарию постепенно замещал палевый морской еж *S. pallidus*, достигая максимальной биомассы в диапазоне 40–50 м ( $4,3 \pm 1,1$  г/м<sup>2</sup>). Далее на север (50–51° с.ш.) до 30 м доминировал серый морской еж *S. intermedius* ( $14,7 \pm 9,5$  г/м<sup>2</sup>), в диапазоне 30–40 м наибольшую биомассу образовывали приморский гребешок *M. yessoensis* ( $9,7 \pm 6,2$  г/м<sup>2</sup>) и морская

звезда *E. echinosoma* ( $5,1 \pm 1,0$  г/м<sup>2</sup>), а на глубине свыше 50 м преобладал *S. pallidus* ( $18,0 \pm 9,5$  г/м<sup>2</sup>). На самом севере пролива до глубины 30 м абсолютным доминантом была офиура *O. sarsi* ( $13,0 \pm 1,1$  г/м<sup>2</sup>), во всем диапазоне глубин от 10 до 65 м — представители класса Asteroidea с биомассой  $5,0 \pm 2,4$  г/м<sup>2</sup> (табл. 2).

Удельные биомассы большинства видов довольно низки, поскольку рассчитаны при коэффициенте уловистости драги, равном единице. Тем не менее они хорошо соотносятся с траловыми данными, полученными во время съемки 2015 г. в западной части Татарского пролива, где относительные биомассы макрозообентоса составляли от 4,4 до 31,9 г/м<sup>2</sup> [Колпаков и др., 2018]. Решение вопросов об уловистости драги и вычислении адекватных показателей обилия мы видим в получении сравнительных данных, например с помощью подводных систем видеонаблюдения при проведении соответствующих съемок.

Наибольшую площадь дна — 5100 км<sup>2</sup> — севернее зал. Советская Гавань занимали поселения полифага *S. pallidus* (30–60 м). В вершине Татарского пролива на площади 1200 км<sup>2</sup> обитали совместно детритофаг *O. sarsi* (16–52 м) и хищные *Asterias amurensis*, *A. rollestoni*, *Distolasterias nipon* (16–66 м), пищей для которых служит зарывающийся двустворчатый моллюск *Macoma calcarea*. Раковины моллюска обнаружены здесь в большом количестве (8–10 экз./м<sup>2</sup>). На меньшей площади (500 км<sup>2</sup>) были отмечены полифаг *Chionoecetes opilio* (42–70 м) и, наконец, поселения депозитофага *C. japonica* (14–42 м) и полифага *S. intermedius* (14–34 м) занимали по 200 км<sup>2</sup>.

Несмотря на то что для холодноводного вида *S. pallidus* Японское море является южной частью его ареала, где проходит граница его распространения [Бажин, Степанов,

Таблица 2

Батиметрическое распределение биомассы эпибентосных организмов по градусам широты в северо-западной части Татарского пролива, июль-август 2018 г., г/м<sup>2</sup>\*

Table 2

Bathymetric distribution of the epibenthos biomass in the northwestern Tatar Strait in July-August of 2018, g/m<sup>2</sup>, by degrees of latitude

Вид	Диапазон глубин, м						
	48–49° с.ш.		49–50° с.ш.				
	10–20	20–30	10–20	20–30	30–40	40–50	50–60
<i>Neptunea constricta</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. ventricosa</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. intersculpta</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. polycostata</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. bulbacea</i>	–	0,2	0,20 ± 0,06	0,30 ± 0,03	–	–	–
<i>Buccinum verkruzeni</i>	–	–	–	–	0,1	–	–
<i>M. yessoensis</i>	–	0,200 ± 0,007	0,7 ± 0,1	1,7 ± 0,5	–	–	–
<i>Swiftopecten swiftii</i>	–	0,1	0,20 ± 0,08	0,4 ± 0,1	0,20 ± 0,05	0,20 ± 0,05	–
<i>Crenomytilus grayanus</i>	–	2,7	3,4 ± 1,5	1,5 ± 0,5	4,8 ± 0,8	–	–
<i>P. camtschaticus</i>	5,1 ± 3,4	1,0 ± 0,2	1,2 ± 0,4	5,0 ± 1,9	–	–	–
<i>P. platypus</i>	–	–	–	1,3 ± 0,4	0,9 ± 0,4	1,8	–
<i>P. brevipes</i>	1,7	22,2 ± 14,2	1,7 ± 0,3	1,8 ± 0,2	0,3	–	–
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	–	0,7 ± 0,2	–	1,0 ± 0,4	0,3	–	–
<i>Telmessus cheiragonus</i>	–	0,100 ± 0,004	–	0,1	–	–	–
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	–	–	0,2 ± 0,1	–	–	–
<i>C. japonica</i>	2,6	0,9 ± 0,4	13,2 ± 2,8	29,2 ± 3,0	2,3 ± 1,5	–	–
<i>S. intermedius</i>	–	–	0,30 ± 0,05	0,30 ± 0,02	–	–	–
<i>S. pallidus</i>	–	–	–	–	3,0 ± 0,02	4,3 ± 1,1	3,1
<i>Evasterias echinosoma</i>	–	–	1,2 ± 0,8	0,7 ± 0,2	–	–	0,2
<i>Solaster intermedius</i>	–	–	–	0,30 ± 0,04	0,20 ± 0,02	–	–
<i>Patiria pectinifera</i>	–	–	0,10 ± 0,03	0,20 ± 0,03	–	–	–
<i>Ophiura sarsi</i>	–	–	–	–	–	–	–
<b>Суммарная средняя</b>	<b>7,3 ± 3,1</b>	<b>7,2 ± 3,5</b>	<b>16,4 ± 3,0</b>	<b>32,7 ± 3,3</b>	<b>3,5 ± 1,4</b>	<b>1,5 ± 0,5</b>	<b>1,7</b>

Вид	Диапазон глубин, м													
	50–51° с.ш.							выше 51° с.ш.						
	10–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70	10–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70		
<i>Neptunea constricta</i>	–	–	–	–	–	–	–	0,10 ± 0,03	–	–	–	–	–	
<i>N. ventricosa</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,2	–	–	–	–	
<i>N. intersculpta</i>	–	–	–	0,2	–	–	–	–	–	–	0,2	–	–	
<i>N. polycostata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,50 ± 0,05	0,6	–	–	–	
<i>N. bulbacea</i>	–	–	–	–	–	–	–	0,20 ± 0,08	0,20 ± 0,03	0,2	0,4 ± 0,1	–	–	
<i>Buccinum verkruzeni</i>	–	–	–	0,1	–	–	–	–	0,06 ± 0,02	0,10 ± 0,02	–	–	–	
<i>M. yessoensis</i>	–	2,1 ± 0,7	9,7 ± 6,2	–	–	–	–	0,4 ± 0,1	–	–	–	–	–	
<i>Swiftopecten swiftii</i>	0,2	0,80 ± 0,05	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Crenomytilus grayanus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>P. samischaticus</i>	–	1,1	20,2	–	–	–	–	1,4 ± 0,1	–	–	–	–	–	
<i>P. platypus</i>	–	1,2	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>P. brevipes</i>	–	–	0,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	–	–	–	–	–	–	–	0,3	–	–	–	–	–	
<i>Telmessus cheiragonus</i>	–	0,3	–	–	–	–	–	0,5	–	–	–	–	–	
<i>Chionoecetes opilio</i>	–	–	–	–	0,40 ± 0,06	1,4 ± 1,0	–	–	–	0,6	0,30 ± 0,05	0,5	–	
<i>C. japonica</i>	1,0	2,3 ± 1,5	1,9 ± 1,2	0,3	–	–	–	1,3 ± 0,6	1,7 ± 0,4	0,1	–	–	–	
<i>S. intermedius</i>	0,3	14,7 ± 9,5	0,4 ± 0,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>S. pallidus</i>	–	2,2 ± 1,5	1,5 ± 0,8	7,5 ± 4,0	18,0 ± 9,5	12,7 ± 7,2	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Evasterias echinosoma</i>	0,3	6,0	5,1 ± 1,0	0,2	0,06	0,3 ± 0,1	3,4	4,7 ± 1,8	2,4 ± 0,4	4,2 ± 0,5	5,0 ± 2,4	0,2	–	
<i>Solaster intermedius</i>	–	0,30 ± 0,08	0,2	0,2	0,3	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Patiria pectinifera</i>	0,7	0,20 ± 0,04	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Ophiura sarsi</i>	–	–	–	–	–	–	57,2	13,0 ± 1,1	–	–	–	–	–	
<b>Суммарная средняя</b>	<b>0,4 ± 0,1</b>	<b>10,8 ± 4,5</b>	<b>8,2 ± 3,4</b>	<b>8,0 ± 4,1</b>	<b>12,3 ± 6,2</b>	<b>8,0 ± 4,9</b>	<b>30,3</b>	<b>13,1 ± 3,1</b>	<b>6,6 ± 2,0</b>	<b>5,3 ± 0,4</b>	<b>6,1 ± 1,7</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	

\* Для вида, отмеченного в тралении только на одной станции в пределах одного диапазона глубин, стандартная ошибка не указывалась.

2012], обширные площади поселения этого вида в северо-западной части Татарского пролива вполне естественны, так как это наиболее холодноводный участок Японского моря, вдоль побережья которого проходит холодное Приморское течение [Юрасов, Яричин, 1991].

Что касается северной части Татарского пролива, то здесь происходят седиментация взвеси, выносимой из лимана р. Амур, и аккумуляция осадков. Осадки в основном состоят из илито-песчаных и глинисто-песчаных фракций [Дударев и др., 2000], что создает благоприятные условия для образования биоценоза *O. sarsi* + зарывающиеся *Bivalvia* + *Asteroidea*.

В целом для района исследования  $H(n)/H(m)$  равно  $0,73 \pm 0,09$  при 95 %-ном доверительном интервале 0,55–0,91, т.е.  $H(n)/H(m) < 1$ . Это свидетельствует о том, что среди эпибентосных организмов преобладают многочисленные мелкие особи: молодь морских ежей, офиуры и т.п., биомасса которых распределяется по видам равномернее, чем численность. Аналогичная картина выравненности видов по биомассе характерна и для других экологических групп морских организмов [Волвенко, 2008].

**Вертикальное распределение.** В вертикальном распределении эпибентосных гидробионтов наблюдается следующая картина: наибольшее число видов обитает на глубине до 40 м — 23 вида эпифауны. Среди них отмечено 6 массовых видов: *C. japonica*, *M. yessoensis*, *Swiftopecten swiftii*, *P. camtschaticus*, *P. brevipes* и *S. intermedius*. Ниже 40 м число видов резко снижается, достигая на глубине 60 м 12 видов. Диапазон глубин 60–70 м характеризуется самым низким видовым богатством — 7 видов. Таким образом, 55 % видового богатства отмечено на глубинах до 40 м (рис. 3). Увеличение относительной биомассы эпибионтов отмечалось также в диапазоне глубин 20–40 м (рис. 4).

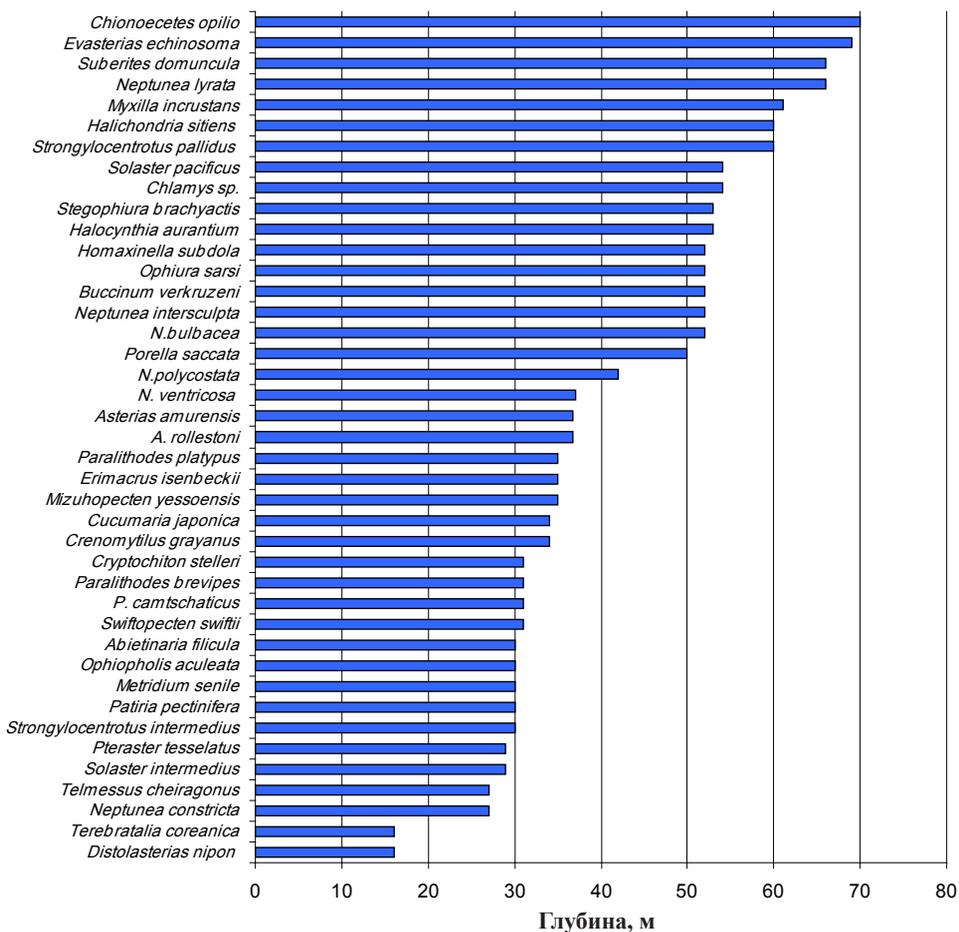


Рис. 3. Максимальные глубины распространения эпибентосных животных в северо-западной части Татарского пролива, июль-август 2018 г.

Fig. 3. Maximum depth of epibenthic animals distribution in the northwestern Tatar Strait in July-August, 2018

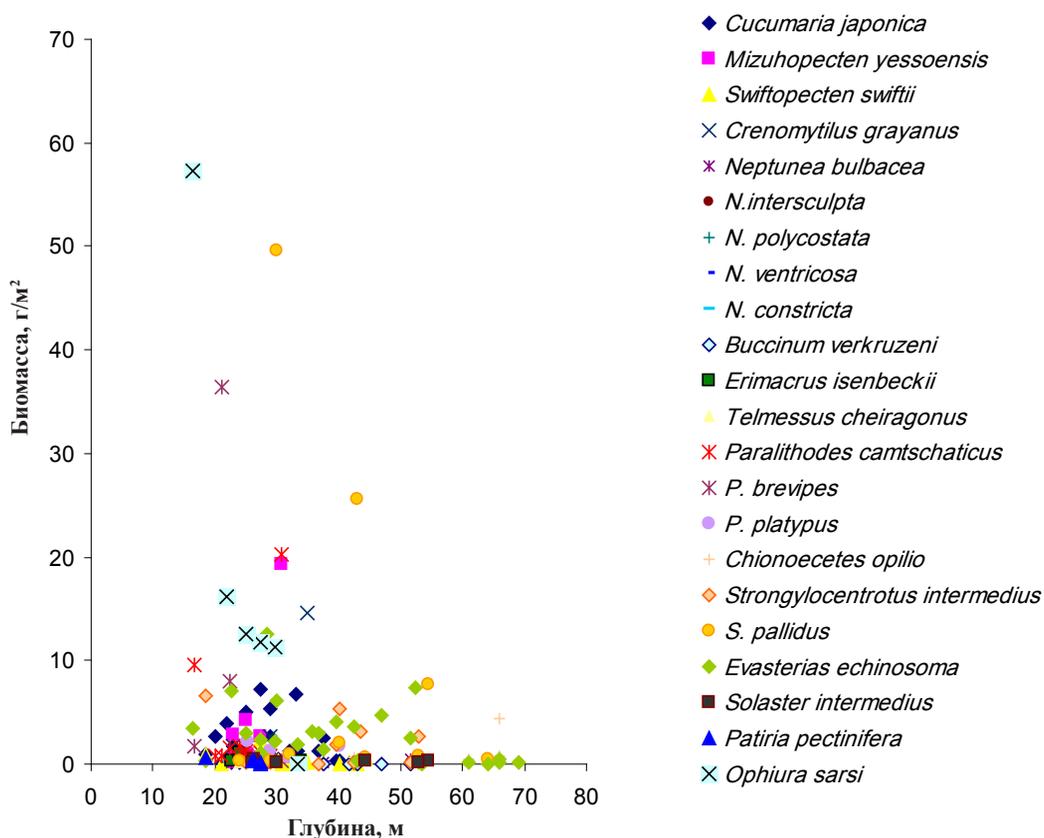


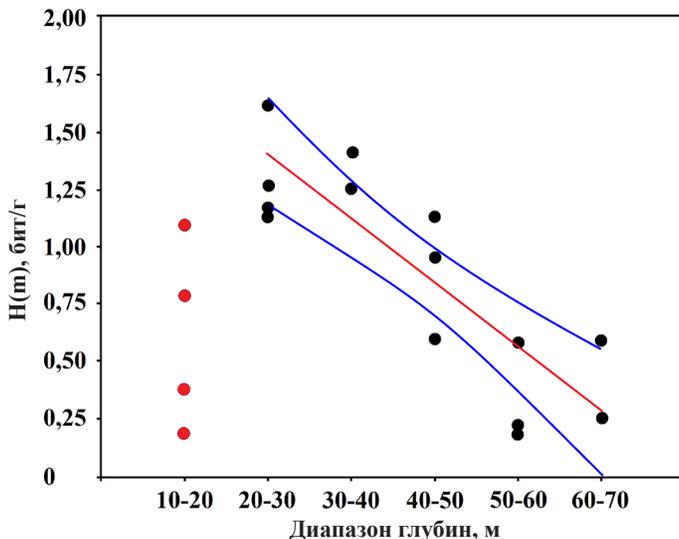
Рис. 4. Распределение относительной биомассы видов эпибентоса в зависимости от глубины в северо-западной части Татарского пролива, июль-август 2018 г.

Fig. 4. Relative biomass of epibenthic species in the northwestern Tatar Strait in July-August of 2018, by depth ranges

Видовое разнообразие эпибентоса статистически значимо уменьшается с увеличением глубины ( $\alpha = -0,030 \pm 0,005$ ;  $p = 0,00006$ ). Коэффициент детерминации  $r^2 = 0,72$  означает, что изменчивость разнообразия в исследуемом районе на 72 % определяется глубиной. Однако  $H(m)$  в диапазоне глубин 10–20 м имел небольшие значения (0,2–1,1 бит/г), что не отражает реальной картины и определяется небольшим количеством собранных здесь проб (рис. 5).

Рис. 5. Зависимость видового разнообразия эпибентоса (бит/г) от глубины (м) в северо-западной части Татарского пролива, июль-август 2018 г. Красные точки — значения  $H(m)$ , рассчитанные по единично взятым пробам на глубине менее 20 м

Fig. 5. Dependence of epibenthic species diversity (bit/g) on depth (m) in the northwestern Tatar Strait, July-August 2018. Red dots are the values of epibenthic species diversity calculated from single samples taken at the depth < 20 m



Распределение разнообразия по вертикали в районе связано с особенностями прибрежной зоны, где наибольшим прогревом вод [Пищальник, Бобков, 2000] и наибольшим богатством топических условий отличается ее мелководная часть. Биотопы здесь характеризуются разными типами грунтов, различной степенью гидродинамической нагрузки, наличием искусственных субстратов, участками распреснения и т.п. На глубинах до 20–22 м располагается пояс растительности [Дуленин, 2019], который служит средой обитания для многих гидробионтов. Исходя из этого, фактически разнообразие биомассы на глубинах 0–20 м должно достигать максимальных значений. Наблюдаемое снижение  $H(m)$  с глубиной закономерно и связано со снижением придонных температур воды и топического разнообразия.

Сравнимые результаты были получены ранее по траловому макрозообентосу в Японском море, где наибольшая биомасса бентоса была зарегистрирована в диапазоне глубин 10–50 м [Колпаков и др., 2018]. Такая же картина характерна для зообентоса Каспийского моря [Гусейнова, 2014]. Увеличение плотности скоплений, а также наибольшее видовое богатство отмечено в прибрежной зоне (до глубины 30 м) и для рыб континентального побережья Японского моря [Измятинский и др., 2002; Колпаков, 2004] и других дальневосточных морей [Токранов, Полутов, 1984; Борец, 1985].

Таким образом, наблюдается стандартная картина вертикального распределения биоты в прибрежной зоне, где за счет прогрева воды до дна и топического разнообразия наибольшие видовое богатство и обилие биоты приходится на верхнюю сублитораль [Жирков, 2010; Дроздов, 2011].

Анализ дендрограмм сходства видовой структуры эпибентоса в разных диапазонах глубин позволил на значимом уровне сходства выделить как в каждом из широтных районов (49–50°, 50–51° и севернее 51° с.ш.)\*, так и для всей северо-западной части Татарского пролива прибрежную батиметрическую группировку эпибентоса. В первом районе на глубинах 10–30 м в видовой структуре эпибентоса преобладала кукумария *C. japonica* (80,5–82,5 %) (рис. 6, а). Во втором районе в диапазоне глубин 20–40 м выделена группировка с доминированием кукумарии (15,6–19,2 %), приморского гребешка (11,3–31,9 %), палевого морского ежа (7,5–10,0 %) и морской звезды *E. echinosoma* (6,4–6,8 %) (рис. 6, б). Второй кластер включает глубины 40–70 м, на которых в составе эпибентоса преобладал палевый морской еж (79,4–96,8 %). К северу от 51° с.ш. в диапазоне глубин 10–30 м обитает группировка офиуры *O. sarsi* (52,6–94,3 %) (рис. 6, в). В целом для всего района исследований на дендрограмме на значимом уровне сходства выделяется два кластера (батиметрических группировки) — 10–30 и 40–70 м (рис. 6, г). Диапазон 30–40 м не вошел ни в один из выделенных кластеров, т.е. эту зону можно охарактеризовать как переходную от прибрежной группировки (10–30 м) к более глубоководной (40–70 м).

Таким образом, в северо-западной части Татарского пролива выделена прибрежная группировка эпибентоса на глубинах до 30(40) м, которая согласно правилу приоритета называется циркумлитеральной [Голиков, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000]. Ранее подобная батиметрическая группировка в северо-западной части Японского моря, включая Татарский пролив, была выделена для рыб [Колпаков, 2004]. С практической точки зрения именно до этих глубин следует сосредоточивать ресурсные, экосистемные и прикладные экологические исследования бентоса прибрежной зоны.

**Широтное распределение.** Несмотря на имеющиеся изменения видового состава по мере продвижения с юга на север, видовое богатство эпибентосных организмов остается относительно неизменным. Разнообразие по широте в районе исследования также распределяется равномерно (рис. 7). Различия между числом видов,  $H(m)$  по широте статистически незначимы (соответственно  $\alpha = -0,80 \pm 1,30$ ;  $r^2 = 0,030$ ;  $p = 0,5$  и  $\alpha = -0,02 \pm 0,10$ ;  $r^2 = 0,002$ ;  $p = 0,8$ ).

В районе отмечены широтные изменения условий обитания, такие как снижение средних придонных температур с 4,0 до 0,5 °С на глубине 50 м, уменьшение соле-

---

\* Район 48–49° с.ш. отдельно не рассматривали ввиду малого числа выполненных в нем станций (12).

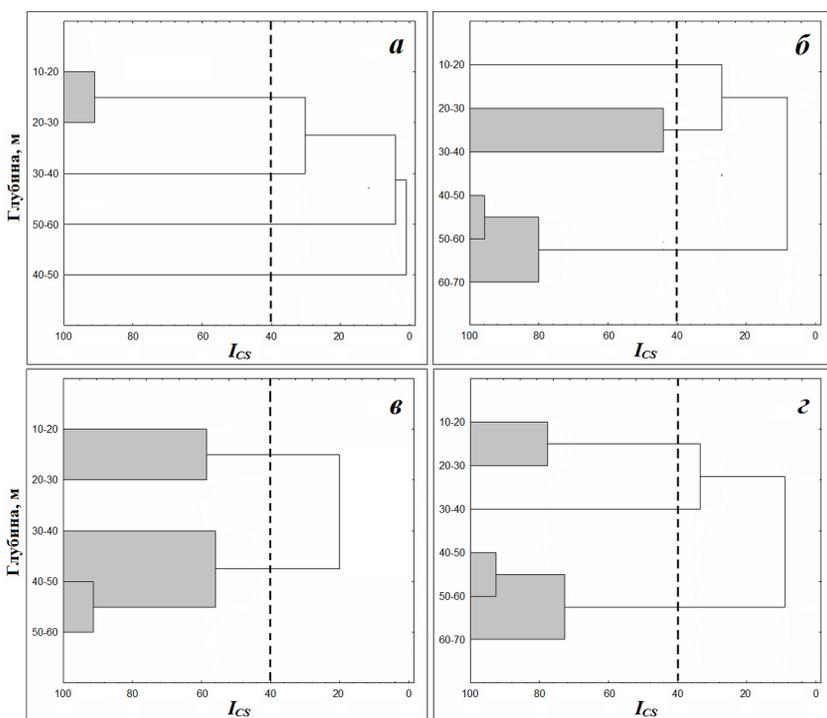


Рис. 6. Дендрограммы сходства ( $I_{CS}$ , %) видовой структуры эпибентоса в различных диапазонах глубин в северо-западной части Татарского пролива: **а** — 49–50° с.ш.; **б** — 50–51° с.ш.; **в** — севернее 51° с.ш.; **г** — в целом для района (48°07'–51°40' с.ш.). Пунктир — уровень значимого сходства

Fig. 6. Similarity dendrograms for epibenthic communities at the certain depth ranges, by areas of the northwestern Tatar Strait: **a** — 49–50° N; **б** — 50–51° N; **в** — > 51° N; **г** — entire surveyed area (48°07'–51°40' N). Dotted line — level of significant similarity

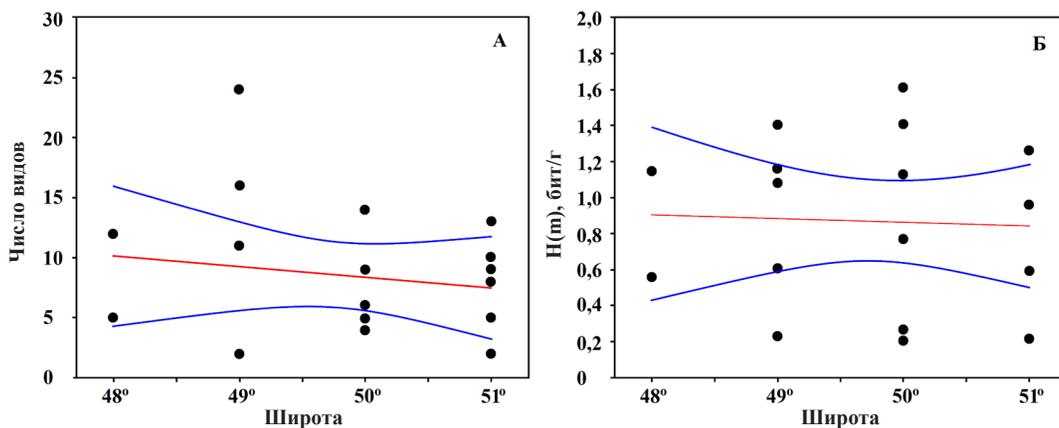


Рис. 7. Распределение видового богатства (А) и разнообразия (Б) эпибентоса по широте в северо-западной части Татарского пролива. Линия тренда показывает общее изменение видового богатства и разнообразия по широте

Fig. 7. Latitudinal distribution of species richness (А) and biomass diversity (Б) for epibenthos in the northwestern Tatar Strait. Linear trends are shown

ности осенью и зимой на севере района [Пищальник, Бобков, 2000], сужение пояса твердых грунтов [Дуленин, Гусарова, 2016], однако, как видно, они не оказывают существенного влияния на обилие, видовое богатство и разнообразие эпифауны района исследований.

## Выводы

В северо-западной части Татарского пролива (севернее 48° с.ш.) в дражных уловах летом 2018 г. зарегистрировано 76 видов, относящихся к 14 таксонам разного ранга беспозвоночных. Среди эпибентосных организмов отмечено 42 вида, из которых 20 видов встречались единично.

Доминирующими видами в районе исследования были *O. sarsi*, *E. echinosoma*, *S. pallidus*, *P. brevipes*, *C. japonica*, *P. camtschaticus*, *M. yessoensis* и *S. intermedius*.

В целом по району средняя удельная биомасса эпибентосных организмов составила  $21,5 \pm 2,0$  г/м<sup>2</sup>. Было обнаружено единственное скопление *C. japonica* в районе мыса Аукан со средней относительной биомассой  $26,5 \pm 2,3$  г/м<sup>2</sup>. Вне скопления кукумариин средняя удельная биомасса эпибионтов вдоль побережья составила  $8,5 \pm 0,6$  г/м<sup>2</sup>.

Наибольшее видовое богатство и локальные максимумы обилия эпибентоса наблюдались на глубинах до 40 м, что соответствует стандартной картине вертикального распределения биоты в прибрежной зоне. Выделена циркумлитеральная батиметрическая группировка эпибентоса, приуроченная к глубинам до 30(40) м.

Условия среды не оказывают значимого влияния на широтное распределение обилия, богатства и разнообразия эпифауны района исследований.

## Благодарности

Авторы глубоко признательны за помощь в статистической обработке материала к.б.н. А.А. Дуленину (ХабаровскНИРО).

## Финансирование работы

Работы выполнены на основании договора № 18/н-18.

## Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## Информация о вкладе авторов

Сбор биологического материала, его анализ и написание первой версии статьи — П.А. Дуленина, выполнение кластерного анализа и обсуждение его результатов, редактирование и подготовка окончательного варианта рукописи — Н.В. Колпаков.

## Список литературы

**Бажин А.Г., Степанов В.Г.** Морские ежи семейства Strongylocentrotidae морей России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — 196 с.

**Борец Л.А.** Состав и современное состояние сообщества донных рыб Карагинского залива // Изв. ТИНРО. — 1985. — Т. 110. — С. 20–28.

**Броцкая В.А., Зенкевич Л.А.** Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. — 1939. — Т. 4. — С. 5–126.

**Виноградов Л.Г.** О географическом распространении камчатского краба // Изв. ТИНРО. — 1947. — Т. 22. — С. 195–232.

**Волвенко И.В.** Видовое разнообразие биомассы макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 27–48.

**Волвенко И.В.** Видовое разнообразие макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 21–63.

**Голиков А.Н.** О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. — М. : Наука, 1982. — С. 94–99.

**Гусейнова С.А.** Состояние зообентоса Среднего Каспия. Особенности бентосных сообществ Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. — 2014. — № 1. — С. 129–132.

**Дроздов В.В.** Общая экология : учеб. пособие. — СПб. : РГГМУ, 2011. — 412 с.

- Дударев О.В., Боцул А.И., Аникиев В.В. и др.** Современное осадконакопление в эстуарии р. Амур // Тихоокеанская геология. — 2000. — Т. 19, № 3. — С. 30–43.
- Дуленин А.А.** Распределение видов-доминантов макрофитов по глубине в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 2. — С. 97–107. DOI: 10.1134/S0134347519020037.
- Дуленин А.А.** Сообщества макробентоса залива Чихачева (Татарский пролив) // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : тез. докл. 4-й междунар. науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2011. — С. 30–31.
- Дуленин А.А., Гусарова И.С.** Широкие изменения состава и структуры растительности в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. — 2016. — Т. 42, № 4. — С. 260–267.
- Дуленин А.А., Дуленина П.А., Рижийс Е.А.** Результаты гидробиологического водолозного обследования залива Советская Гавань // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 6-й всерос. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2015. — Ч. 1. — С. 55–59.
- Дуленина П.А., Дуленин А.А.** Распределение, размерный, возрастной состав и рост приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Bivalvia: Pectinidae) в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. — 2012. — Т. 38, № 4. — С. 290–297.
- Жирков А.И.** Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — 453 с.
- Закс И.Г.** Биология и промысел краба (*Paralithodes*) в Приморье // Вестн. ДВФАН СССР. — 1936. — № 18. — С. 49–80.
- Измятинский Д.В., Вдовин А.Н., Басюк Е.О., Рачков В.И.** Пространственная изменчивость состава рыб в придонных слоях воды Амурского залива // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 141–155.
- Кафанов Л.И., Кудряшов В.А.** Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.
- Кобякова З.И.** Бентос северной части Татарского пролива и его значение для питания рыб // Изв. ТИНРО. — 1959. — Т. 47. — С. 50–61.
- Колпаков Н.В.** Ихтиоцен прибрежных вод северного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость. I. Видовой состав // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 3–40.
- Колпаков Н.В., Корнейчук И.А., Надточий В.А.** Современные данные по составу и распределению тралового макрозообентоса в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 33–49. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-33-49.
- Новомодный Г.В.** Пространственное распределение, динамика уловов и промысел крабов (*Lithodidae*, *Majidae*) в западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 666–684.
- Овсянников В.П., Сидяков Ю.В.** Брюхоногие моллюски прибрежных вод северо-западной части Татарского пролива // Мат-лы Дальневост. конф. «Сохранение морской биоты». — Владивосток : Дальнаука, 2005а. — С. 15–16.
- Овсянников В.П., Сидяков Ю.В.** Краткие сведения по запасам промыслового макробентоса на основании дражной съемки в северо-западной части Татарского пролива // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : мат-лы 2-й междунар. конф. — М. : ВНИРО, 2005б. — С. 74–73.
- Овсянников В.П., Сидяков Ю.В.** Видовой состав и количественное распределение брюхоногих моллюсков в прибрежье Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 198–204.
- Одум Ю.** Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : моногр. — М. : Наука, 1982. — 287 с.
- Пищальник В.М., Бобков А.О.** Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2000. — Ч. 1. — 173 с.
- Поляков А.В.** КартМастер 4.1. Построение и анализ карт распределения запаса. — М. : ВНИРО, 2008. — 183 с.
- Ромейко Л.В.** Фауна и экология двустворчатых моллюсков северо-западной части Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — 23 с.
- Селин Н.И., Дуленина П.А.** Рост и продолжительность жизни мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia: Mytilidae) в Татарском проливе Японского моря в связи с особенностями обитания у северной границы ареала // Биол. моря. — 2012. — Т. 38, № 4. — С. 298–304.

**Сиренко Б.И., Бужинская Г.Н., Гонтарь В.И., Потин В.В.** К фауне залива Чихачева (Японское море) // Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. — Владивосток, 1988. — С. 31–48.

**Слизкин А.Г.** Распределение крабов-стригунов рода *Chionoecetes* и условия их обитания в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 26–33.

**Токранов А.М., Полутов В.И.** Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. — 1984. — Т. 63, № 9. — С. 1363–1373.

**Шорыгин А.А.** Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей) : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1952. — 268 с.

**Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России. Т. 1 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 580 с.

**Юрасов Г.И., Яричин В.Г.** Течения Японского моря : моногр. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 172 с.

**MacArthur R.H.** On the relative abundance of bird species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1957. — Vol. 43, № 3. — P. 293–295. DOI: 10.1073/pnas.43.3.293.

**Margalef R.** Information theory in ecology // Gen. Syst. — 1958. — Vol. 3. — P. 36–71.

**Ross S.T.** Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies // Copeia. — 1986. — Vol. 2. — P. 352–388. DOI: 10.2307/1444996.

**Schoener T.W.** Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // Ecology. — 1970. — Vol. 51, № 3. — P. 408–418. DOI: 10.2307/1935376.

## References

**Bazhin, A.G. and Stepanov, V.G.,** *Morskiye yezhi semeistva Strongylocentrotidae morei Rossii* (Sea Urchins of the Family Strongylocentrotidae in the Russian Seas), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2012.

**Borets, L.A.,** Composition and present condition of bottom fish communities of the Karagin Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1985, vol. 110, pp. 20–28.

**Brotskaya, V.A. and Zenkevich, L.A.,** Quantitative survey of the bottom fauna in the Barents Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1939, vol. 4, pp. 5–126.

**Vinogradov, L.G.,** The Geographical Distribution of the Kamchatka Crab, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1947, vol. 22, pp. 195–232.

**Volvenko, I.V.,** Species diversity of macrofauna biomass in the pelagic North-West Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 153, pp. 27–48.

**Volvenko, I.V.,** Species diversity of the North-West Pacific pelagic macrofauna, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 149, pp. 21–63.

**Golikov, A.N.,** On the principles of regionalization and unification of terms in marine biogeography, *Morskaya biogeografiya. Predmet, metody, printsipy rayonirovaniya* (Marine Biogeography. The subject, methods, principles of zoning), Moscow: Nauka, 1982, pp. 94–99.

**Guseinova, S.A.,** Zoobenthos of the middle Caspian. Benthos communities of the Caspian Sea, *Yug Rossii: ekologiya, razvitie* (South of Russia: ecology, development), 2014, no. 1, pp. 129–132.

**Drozdov, V.V.,** *Obshchaya ekologiya* (General Ecology), St. Petersburg: RSHU Publishers, 2011.

**Dudarev, O.V., Botsul, A.I., Anikeev, V.V., Yakunin, L.P., and Kolesov, G.M.,** Modern sedimentation in the estuary of the Amur River, *Russian Journal of Pacific Geology*, 2000, vol. 19, no. 3, pp. 30–43.

**Dulenin, A.A.,** Depth Distribution of Dominant Species of Macrophytes in the Northwestern Part of the Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 2, pp. 97–107. doi 10.1134/S0134347519020037

**Dulenin, A.A.,** Macro-benthos communities of Chikhachev Bay (Tatar Strait), in *Marine coastal ecosystems. Seaweeds, invertebrates and products of their processing*: Abstracts of Fourth International Conference, Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2011, pp. 30–31.

**Dulenin, A.A. and Gusarova, I.S.,** Latitudinal variations in the composition and structure of vegetation in the northwestern Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 4, pp. 299–307.

**Dulenin, A.A., Dulenina, P.A., and Rizhiys E.A.,** Results of hydrobiological diving survey in the Sovetskaya Gavan gulf, in *Mater. 6 Vseross. Nauchno-Pract. Conf. "Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie"* (Proc. 6<sup>th</sup> All-Russ. Sci. Pract. Conf. "Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2015, part 1, pp. 55–59.

**Dulenina, P.A. and Dulenin, A.A.**, The distribution, size and age compositions, and growth of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Bivalvia: Pectinidae) in the northwestern Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2012, vol. 38, no. 4, pp. 310–317.

**Zhirkov, A.I.**, *Biogeografiya i bioekologiya bentosa* (Life at the bottom. Benthos biogeography and bioecology), Moscow: KMK, 2010.

**Zaks, I.G.**, The Biology and the Catching of the Crab (Paralithodes) in the Maritime Province, *Vestn. Dal'nevost. Fil. Akad. Nauk SSSR*, 1936, no. 18, pp. 49–80.

**Izmyatinsky, D.V., Vdovin, A.N., Basuyk, E.O., and Rachkov, V.I.**, Spatial variation of fish composition in the bottom layer of Amursky Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 131, pp. 141–155.

**Kafanov, L.I. and Kudryashov, V.A.**, *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.

**Kobyakova, Z.I.**, Benthos of the northern part of the Tatar Strait and its importance for fish nutrition, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1959, vol. 47, pp. 50–61.

**Kolpakov, N.V.**, Fish community of coastal waters of northern Primorye: species composition, structure, spatio-temporal patterns. I. Species composition, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 136, pp. 3–40.

**Kolpakov, N.V., Korneichuk, I.A., and Nadtochy, V.A.**, Current data on composition and distribution of trawl macrozoobenthos in the Russian waters of the Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 33–49. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-33-49

**Novomodnyy, G.V.**, Spatial distribution, catch dynamic and harvest of crabs (Lithodidae, Majidae) in the western part of the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 666–684.

**Ovsyannikov, V.P. and Sidiyakov, Yu.V.**, Gastropod mollusks in the coastal waters of the northwestern part of the Tatar Strait, in *Mater. Dal'nevost. konf. "Sokhraneniye morskoy bioty"* (Proc. Far Eastern Conf. "Conservation of marine biota"), Vladivostok: Dal'nauka, 2005a, pp. 15–16.

**Ovsyannikov, V.P. and Sidiyakov, Yu.V.**, Brief information on stocks of commercial macrobenthos based on pelleted surveys in the northwestern part of the Tatar Strait, in *Mater. 2 mezhdunar. konf. "Morskie pribrezhnye ekosistemy: Vodorosli, bespozvonochnye i produkty ikh pererabotki"* (Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Conf. "Marine Coastal Ecosystems: Algae, Invertebrates and Products of Their Processing), Moscow: VNIRO, 2005b, pp. 74–73.

**Ovsyannikov, V.P. and Sidiyakov, Yu.V.**, Species composition of gastropods in coastal waters of the northwestern Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 146, pp. 198–204.

**Odum, E.P.**, *Ecology*, New York: Holt, Rinehart and Winston, 1963.

**Pesenko, Yu.A.**, *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies), Moscow: Nauka, 1982.

**Pischalnik, V.M. and Bobkov, A.O.**, *Okeanograficheskiy atlas shel'fovoy zony ostrova Sakhalin* (Oceanographic atlas of the offshore zone of Sakhalin Island), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2000, part 1.

**Polyakov, A.V.**, *KartMaster 4.1. Postroyeniye i analiz kart raspredeleniya zapasa* (CartMaster 4.1. Construction and analysis of stock distribution maps), Moscow: VNIRO, 2008.

**Romeiko, L.V.**, Fauna and ecology of bivalves in the northwestern part of the Sea of Japan, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1985.

**Selin, N.I. and Dulenina, P.A.**, The growth and lifespan of the mussel *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia: Mytilidae) in the Tatar Strait (Sea of Japan) in connection with the conditions of life at the northern border of the species range, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2012, vol. 38, no. 4, pp. 318–324.

**Sirenko, B.I., Buzhinskaya, G.N., Gontar, V.I., and Potin, V.V.**, To the fauna of Chikhachev Bay (Sea of Japan), in *Biota i soobshchestva dal'nevostochnykh morey: laguny i zalivy Kamchatki i Sakhalina* (Biota and communities of the Far Eastern seas: lagoons and bays of Kamchatka and Sakhalin), Vladivostok, 1988, pp. 31–48.

**Slizkin, A.G.**, Distribution of snow crab (*Chionoecetes* gen.) and their habitat conditions in the North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1982, vol. 106, pp. 26–33.

**Tokranov, A.M. and Polutov, V.I.**, Distribution of fish in the Kronotsky Gulf and factors determining it, *Zool. Zh.*, 1984, vol. 63, no. 9, pp. 1363–1373.

**Shorygin, A.A.**, *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya ryb Kaspiiskogo morya (osetrovykh, karpovykh, bychkovykh, okunevykh i khishchnykh sel'dei)* (Feeding and Dietary Interactions of Fishes in the Caspian Sea (Sturgeon, Carp, Goby, Perch, and Predatory Herring)), Moscow: Pishchepromizdat, 1952.

**Shuntov, V.P.**, *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001, vol. 1.

**Yurasov, G.I. and Yarichin, V.G.**, *Techeniya Yaponskogo morya* (Currents of the Sea of Japan), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1991.

**MacArthur, R.H.**, On the relative abundance of bird species, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1957, vol. 43, no. 3, pp. 293–295. doi 10.1073/pnas.43.3.293

**Margalef, R.**, Information theory in ecology, *Gen. Syst.*, 1958, vol. 3, pp. 36–71.

**Ross, S.T.**, Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies, *Copeia*, 1986, vol. 2, pp. 352–388. doi 10.2307/1444996

**Schoener, T.W.**, Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats, *Ecology*, 1970, vol. 51, no. 3, pp. 408–418. doi 10.2307/1935376

*Поступила в редакцию 8.07.2019 г.*

*После доработки 6.09.2019 г.*

*Принята к публикации 29.10.2019 г.*