

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ

ХабаровскНИРО 75 лет

УДК 594.1–19(265.54)

П.А. Дуленина, А.А. Дуленин*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13аВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФАУНЫ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

Видовое богатство двустворчатых моллюсков уменьшается с глубиной по экспоненте. Выделены фауны сублиторали (0–150 м) и батииали (151–600 м) при уровне сходства видового состава 0,11. В их пределах выделены 5 локальных фаун: I (0–1 м, верхней границы сублиторали), II (2–30 м, верхней сублиторали), III (31–150 м, нижней сублиторали), IV (151–400 м, переходного горизонта от края шельфа в батииаль) и V (401–600 м, верхней батииали) со сходством состава фаун от 0,14 до 0,36. Максимальное видовое богатство (64 вида) характерно для верхней сублиторали. Здесь же сосредоточены промысловые ресурсы двустворчатых моллюсков. Доля умеренно-холодноводных видов увеличивается с глубиной ($\alpha = 9,2 \pm 4,1$, $p = 0,11$), а тепловодных — уменьшается ($\alpha = -9,6 \pm 2,3$, $p = 0,03$). Доли холодноводных видов разных вертикальных зон близки (20–26 %). Доля банальных видов с глубиной растет ($\alpha = 19,6 \pm 3,83$, $p = 0,04$), а специфических — соответственно уменьшается. Доля редких видов с глубиной увеличивается ($\alpha = 9,1 \pm 0,49$, $p = 0,0003$), массовых — снижается ($\alpha = -4,5 \pm 2,5$, $p = 0,01$), а часто встречающиеся виды распределены относительно равномерно (33–57 %). Характер распределения видов по глубине не меняется на разных участках побережья. Число видов и видовой состав в каждом диапазоне глубин на 74 % связаны с экопическим разнообразием, на 22 % — со степенью изученности данного диапазона глубин и на 4 % — с влиянием комплексного фактора «глубина». Наиболее малоизучена фауна больших глубин. Результаты анализа позволяют предполагать, что дальнейшее изучение района может дать увеличение видового списка двустворчатых моллюсков на 1/5 — не менее чем до 120 видов. Выход бореально-арктических видов на малые глубины свидетельствует о том, что фауна двустворчатых моллюсков в северо-западной части Татарского пролива является наиболее холодноводной локальной фауной Японского моря.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, фауна, распределение по глубине, северо-западная часть Татарского пролива, Японское море.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-635-655.

Dulénina P.A., Dulénin A.A. Vertical distribution of bivalves fauna in the northwestern Tatar Strait (Japan Sea) // *Izv. TINRO*. — 2020. — Vol. 200, Iss. 3. — P. 635–655.

General patterns of bivalves distribution by depth in the northwestern Tatar Strait (within Khabarovsk region) are analyzed on the data of 384 trawl, 573 drag, and 1177 diving stations

* Дуленина Полина Александровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: dulénina.polina@mail.ru; Дуленин Александр Алексеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: dulénin@mail.ru.

Dulénina Polina A., Ph.D., senior researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: dulénina.polina@mail.ru; Dulénin Alexander A., Ph.D., leading researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: dulénin@mail.ru.

during research surveys in 2003–2016 where the samples were collected with commonly accepted methods. Depths from 0 to 600 m were surveyed. Besides, scientific publications and archival materials related to this area were taken into account. The species richness (y) decreases with depth (x) exponentially from 51 species at 1–20 m to 3 species at 400–600 m that could be approximated satisfactory by the equation $y = 31.799e^{-0.0502x}$ ($r^2 = 0.89$). Sublittoral and bathial faunas can be separated by cluster analysis of special composition in the depth range 0–150 m and 150–600 m, respectively, with similarity of 0.11 between them. Within these boundaries, 5 local faunas are distinguished: I (< 2 m, the surf zone at the upper boundary of the sublittoral zone), II (2–30 m, the upper sublittoral zone), III (30–150 m, the lower sublittoral zone), IV (150–400 m, the transitional zone) and V (400–600 m, the upper bathyal zone), with similarity between them from 0.14 to 0.36. The upper sublittoral zone has the maximum species richness — 64 species and is the habitat for a «core» of Bivalve fauna with almost $\frac{2}{3}$ of its species, preserving the ratio of the main biogeographic groups typical for the researched area. Commercial fishery of scallop *Mizuhopecten yessoensis* exploited this zone mainly and now is banned to prevent reduction of its stock. Other commercial bivalves, as *Callista brevisiphonata*, *Serripes laperousii*, *Keenocardium californiense*, and *Mercenaria stimpsoni*, which commercial stocks are estimated in order of 10^5 t, are also concentrated in this zone but are not landed currently. Portion of moderately cold-water species (wide-boreal and low-boreal) increases and portion of warm-water species (subtropical-boreal and subtropical-low-boreal) decreases with depth, with the slope coefficients of the regressions $\alpha = 9.2 \pm 4.1$ ($p = 0.11$) and $\alpha = -9.6 \pm 2.3$ ($p = 0.03$), respectively. The cold-water species are absent in the surf and upper bathyal zones but their portion in other zones is 20–26 %. Rather high portion of boreal-arctic species on shallow depths reflects relative severity of the northwestern Tatar Strait that is the most cold-water area of the Japan Sea. The warm-water species are completely absent in the upper bathyal zone, i.e. at the depths > 400 m. On the other hand, portion of banal species increases and portion of specific species decreases with depth, also portion of rare species increases and portion of mass species decreases with depth, with the slope coefficients $\alpha = 9.10 \pm 0.49$ ($p = 0.0003$) and $\alpha = -4.5 \pm 2.5$ ($p = 0.01$), respectively. Vertical distribution of frequent species is rather uniform: 33–57 %. These patterns of the species distribution by zones almost do not change spatially: distribution of different biogeographic groups of species in three coastal areas (47–49° N, 49–51° N, and > 51° N) has no statistically significant differences. Distribution of species richness and composition by depth ranges relates to ecotopic variation (74 % of diversity), to the degree of exploration (22 %), and to the influence of such complex factor as a depth (4 %). Further faunistic studies are recommended in the most diverse areas, as bays, harbours, and capes vicinities with variable grounds and submarine vegetation, in all available depth ranges. Such surveys can provide faunistically representative information on the species wealth. The list of Bivalve mollusk species for the northwestern Tatar Strait can be enlarged possibly in 1/5 if detailed studies of their fauna will be conducted. The fauna on great depths is the most underexplored. The total expected number of bivalve species in this area is at least 120.

Key words: Bivalve fauna, vertical distribution, northwestern Tatar Strait, Japan Sea.

Введение

В северо-западной части Татарского пролива состав фауны двустворчатых моллюсков в настоящее время насчитывает 100 видов [Дуленина, 2017]. Однако закономерности ее распространения в этом районе до сих пор не рассматривались. Распределение биоты в пространстве определяется различными экологическими градиентами [Пузаченко, 2004]. В море таким градиентом, включающим действие многих факторов, оказывается глубина [Жирков, 2010]. Значительные изменения видового состава, числа видов, а также биogeографической структуры фауны с увеличением глубины не раз отмечались для двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей [Ромейко, 1985; Каменев, 1990; Лутаенко, 2003]. В общем закономерности изменения количественного обилия и состава макроэпибентоса с глубиной в сублиторали западной части Татарского пролива были недавно рассмотрены [Дуленина, Колпаков, 2019]. В связи с этим цель настоящей работы — показать закономерности изменения фауны двустворчатых моллюсков северо-западной части Татарского пролива по градиенту глубины.

Материалы и методы

Основной объем материала по двустворчатым моллюскам в северо-западной части Татарского пролива получен во время гидробиологических экспедиций, выполненных сотрудниками ХабаровскНИРО (ранее ХфТИНРО) с 2003 по 2016 г. в районе от мыса Туманного ($47^{\circ}24'$ с.ш.) на юге до мыса Южного ($51^{\circ}40'$ с.ш.) на севере (рис. 1, табл. 1). Выполнено 384 траловых, 573 дражных и 1177 водолазных станций. Обследованы глубины от 1 до 600 м. Данные были дополнены литературными сведениями о распределении двустворчатых моллюсков, касающимися района исследования [Скарлато, 1981; Kamenev, Nadtochy, 1999; Kamenev, 2002; Kamenev, Nekrasov, 2012]. Использованы

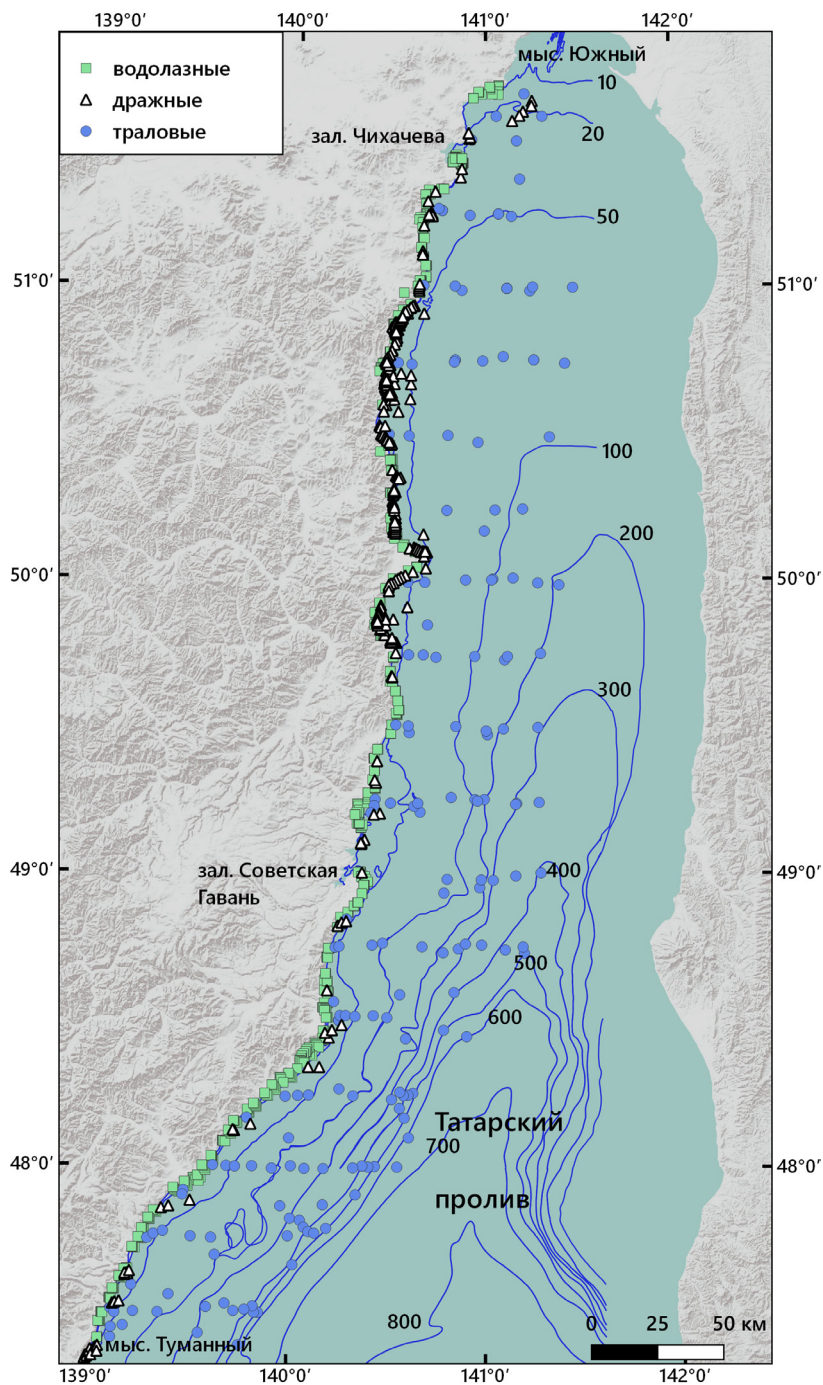


Рис. 1. Расположение станций в северо-западной части Татарского пролива, данные 2003–2016 гг.

Fig. 1. Scheme of sampling stations location in the north-western Tatar Strait in 2003–2016

Характеристика и объем обработанного материала, собранного в экспедициях ХфТИНРО в северо-западной части Татарского пролива Японского моря

Description of the materials collected in expeditions conducted by Khabarovsk branch of TINRO in the northwestern Tatar Strait (Japan Sea)

| Месяц, год | Экспедиция | Район работ, координаты с.ш. | Орудие или метод | Кол-во станций | Глубина, м |
|--------------|----------------------|------------------------------|------------------|----------------|--------------|
| 4–5.2003 | НИС «Дмитрий Песков» | 48°28'–51°22' | Трал | 35 | 20–500 |
| 9–12.2003 | МРТРК «Алаушас» | 47°25'–51°37' | Драга | 396 | 11–60 |
| 11–12.2004 | МРТРК «Алаушас» | 50°58'–49°47' | Драга | 151 | 12–50 |
| 4–5.2007 | НИС «Дмитрий Песков» | 47°25'–51°19' | Трал | 70 | 19–600 |
| 10.2007 | МРТРК «Алаушас» | 47°25'–48°49' | Драга | 26 | 15–50 |
| 4–6.2009 | НИС «Бухоро» | 47°25'–51°41' | Трал | 136 | 17–400 |
| 5, 8.2009 | Катер «Yamaha Fish» | 49°0' | Водолазный | 20 | 2–11 |
| 8–9.2009 | Катер «Yamaha Fish» | 48°20'–50°05' | Водолазный | 110 | 1–20 |
| 7–8.2010 | НИС «Потанино» | 47°25'–51°37' | Водолазный | 711 | 1,5–22,0 |
| 4–6.2010 | НИС «Бухоро» | 47°25'–51°37' | Трал | 143 | 15–600 |
| 7.2011 | Т/х «Атмосфера» | 51°20' | Водолазный | 88 | 1–25 |
| 7.2012 | Катер «Yamaha Fish» | 49°0' | Водолазный | 120 | 1,5–27,0 |
| 7.2013 | Катер «Yamaha Fish» | 49°05' | Водолазный | 28 | 1–17 |
| 7.2014 | Катер «Yamaha Fish» | 49°0'–49°54' | Водолазный | 30 | 1–17 |
| 7.2015 | Катер «Yamaha Fish» | 48°20'–49°47' | Водолазный | 40 | 1–17 |
| 7–8.2016 | Катер «Yamaha Fish» | 49°0'–49°47' | Водолазный | 30 | 1–17 |
| Всего | | 47°25'–51°41' | | 2134 | 1–600 |

также материалы, собранные сотрудниками ННЦМБ ДВО РАН в шести экспедициях с 1974 по 1980 г., охвативших северо-западную часть Татарского пролива, а также в отдельных гидробиологических съемках 1989 и 1996 гг. (НИС «Атна», «Берилл», «Витязь», «Борей», «Луговое», «Профессор Кагановский», Североприморский литоральный отряд). Всего во время этих экспедиций в районе исследования выполнено 109 водолазных и 30 траловых станций. Обследованы глубины от литорали до 400 м. Дополнительно использованы архивные материалы, хранящиеся в ЗИН РАН, полученные во время экспедиций с 1899 по 1949 г. на судах «Сторож», «Охотск», «Лейтенант Дыдымов», «Россинанте», «Финвал» на глубинах от 1 до 600 м.

Методика водолазных сборов. Съемки выполняли по общепринятым методикам [Блинова и др., 2003]. Делали гидробиологические разрезы, ориентированные перпендикулярно береговой черте, со средним расстоянием между ними 2 мили. На каждом разрезе располагали от 2 до 6 станций на расстоянии от 10 до 500 м в зависимости от рельефа дна. Отбор проб выполняли с учетных площадок по 0,25 и 1,0 м² и при помощи рычажного водолазного дночерпателя [Аверинцев и др., 1982] площадью 0,05 м² в одной либо в трех повторностях.

Методика траловых съемок. Учетные траления во время съемок на НИС «Бухоро» осуществлялись донным тралом ДТ/ТВ 27,1/24,4 с ячеей во вставку кутца 10 × 10 мм, с горизонтальным раскрытием 16 м. Кроме того, использовали донные тралы с горизонтальным раскрытием 3 м. Траления выполняли на глубинах от 15 до 600 м со скоростью 2–3 уз в течение 10–30 мин при протяженности от 0,3 до 1,5 мили. Работали по сетке станций, относительно равномерно покрывающих исследуемый район. Среднее расстояние между станциями и разрезами составляло около 10 миль.

Методика дразжных съемок. Дразжные работы проводили с применением специализированной зубчатой гребешковой драги шириной 4 м на глубинах от 11 до 60 м со средней скоростью 4,5 уз. В режиме научно-исследовательской съемки перпендику-

лярно берегу выполняли разрезы из 2–5 тралений через каждые 10 миль. В промышленном режиме работали на скоплениях приморского гребешка, делая разрезы из 5–7 тралений через 1 милю.

Анализ материалов. При проведении анализа состава фауны виды ранжировали по частоте встречаемости (ЧВ), оцениваемой как доля проб, в которых был отмечен вид, от общего числа собранных проб в типичных для вида местообитаниях. Выделяли массовые (ЧВ > 30 %), часто встречающиеся (ЧВ 5–30 %) и редкие (ЧВ < 5 %). ЧВ указана только для 46 видов, о распространенности которых в районе исследования накоплено достаточно сведений.

Для анализа видового состава выделяли локальные фауны [Кафанов, 1991]. Для удобства здесь этот термин применяли к фаунистическим общностям отдельных диапазонов глубин. Локальные фауны анализировали по степени оригинальности. Для этого выделяли специфичные виды, т.е. обнаруженные только в пределах определенного диапазона глубин, и банальные виды, встречающиеся во всех диапазонах глубин [Андреев, 1980]. При выделении батиметрических зон глубины 0–1 м для удобства обсуждения условно названы верхней границей сублиторали.

Сравнительный анализ вертикального распределения числа видов и биогеографической структуры фауны двустворчатых моллюсков на различных участках всего района исследования (от 47 до 51° с.ш. включительно) был проведен в диапазоне глубин от 0 до 60 м. Ограничение диапазона глубин изоботой 60 м связано с тем, что на севере Татарского пролива (севернее 51° с.ш.) максимальные глубины составляют 55–60 м. Для анализа использовано 70 видов двустворчатых моллюсков, для которых известна северная граница их распространения в районе исследования.

Зонально-биогеографические характеристики видов даны по ранее выполненным работам [Lutaenko, Noseworthy, 2012; Kamenev, 2013]. Использована схема биогеографического районирования, по которой виды района относятся к 4 основным группам: субтропическо-бореальные (включающие субтропическо-низкобореальные), низкобореальные, широко распространенные бореальные и бореально-арктические [Lutaenko, Noseworthy, 2012]. По степени термотропности выделены холодноводные виды (бореально-арктические), умеренно-холодноводные (широко- и низкобореальные) и тепловодные виды (субтропическо-бореальные, субтропическо-низкобореальные). Для анализа сходства видового состава виды пронумерованы в порядке расположения в систематическом списке. Названия видов приведены по World Register of Marine Species [www.marinespecies.org].

Для количественной оценки связи видового богатства с уровнем разнообразия условий обитания двустворчатых моллюсков в Татарском проливе выполнен подсчет числа возможных экологических комбинаций (ЭК) (табл. 2) с использованием общих принципов, применявшихся О.А. Скарлато [1981]. Это сделано в виде произведения числа субстратов обитания моллюсков, числа бионимических типов (БТ) по уровню гидродинамической нагрузки [Блинова и др., 2003; Дуленин, 2008] и числа температурных режимов. Авторы сознают, что предложенная схема оценки топического богатства груба и условна. Тем не менее она позволяет выявить объективную закономерность снижения разнообразия условий обитания с глубиной.

Картографические данные обработаны и визуализированы при помощи свободно распространяемого пакета QGIS 1.6.0. [www.qgis.org]. Статистическую обработку материала выполняли с использованием свободно распространяемого статистического пакета PAST v3.11*. Сравнение видовых списков батиметрических зон осуществлялось при помощи кластеризации методом парных групп [Пузаченко, 2004] с использованием коэффициента сходства Брея-Кертиса [Bray, Curtis, 1957]: $I_{BC} = (2\sum \min(y_{ij}, y_{ik})) / (\sum (y_{ij} + y_{ik})) \cdot 100 \%$, где y_{ij} — присутствие вида i в районе или

* Hammer Ø. PAST: Paleontological statistics. Version 3.11. Reference manual. Oslo: Natural History Museum. University of Oslo, 2015. 228 p.

Таблица 2

Экотопические комбинации, характеризующие разнообразие условий обитания двустворчатых моллюсков северо-западной части Татарского пролива на разных глубинах
Table 2

Ecotopic combinations for bivalves habitats in the northwestern Tatar Strait, by depths

| Глубина, м | Число ЭК | Состав ЭК |
|------------|----------|---|
| 0–1 | 34 | 5 типов естественных субстратов (ил, песок, твердые подвижные, твердые неподвижные, растительность) × 2 температурных режима (зимний и летний) × 3 БТ (слабая, умеренная, сильная гидродинамическая нагрузка) + 2 типа антропогенных субстратов (бетон, металл) + древесина + опреснение в условиях 1 биотопа |
| 2–10 | 32 | 5 типов естественных субстратов × 2 температурных режима × 3 БТ + 2 типа антропогенных субстрата (бетон, металл) |
| 11–20 | 20 | 5 типов естественных субстратов × 2 температурных режима × 2 биотомических типа (слабая и умеренная гидродинамическая нагрузка) |
| 21–30 | 8 | 4 типа естественных субстратов (ил, песок, твердые подвижные и твердые неподвижные грунты) × 2 температурных режима |
| 41–150 | 4 | 4 типа естественных субстратов |
| 151–400 | 3 | 3 типа естественных субстратов (ил, песок, твердые подвижные грунты) |
| 401–600 | 1 | 1 тип естественных субстратов (ил) |

диапазоне j ; y_{ik} — присутствие вида i в районе или диапазоне k . Для выявления степени влияния отдельных факторов на видовое богатство применяли метод главных компонент. Выборки сравнивали при помощи непараметрических критериев Манна-Уитни и Колмогорова-Смирнова. Выбор критериев обусловлен их пригодностью для анализа малых выборок с произвольным характером распределения. Для анализа изменений градиентного характера использовали процедуры регрессионного анализа. Угловый коэффициент линейной регрессии α обозначал среднюю величину изменения доли анализируемой группы видов с каждым батиметрическим диапазоном.

Результаты и их обсуждение

Условия обитания. Прежде чем переходить к анализу результатов, рассмотрим основные изменения условий обитания двустворчатых моллюсков в районе исследования. На мелководьях до глубины 10 м меняются БТ с преобладанием первого — открытых побережий с сильной гидродинамической нагрузкой. Условия II и III наблюдаются в бухтах и заливах. С глубиной меняется характер грунтов. Вдоль побережья западной части Татарского пролива у открытых участков на глубинах до 10–15 м грунты преимущественно скальные, валунные, местами глыбовые. С увеличением глубины они замещаются песками, перемежающимися с участками галечно-гравийных грунтов, местами до 20–40 м. На больших глубинах они сменяются илистыми либо заиленными грунтами. На севере района твердые грунты простираются на глубину 6–12 м, глубже преобладают обширные сильно заиленные равнины. Помимо этого, с глубиной меняется годовой ход температуры (табл. 3).

Максимумы температуры и их годовая амплитуда закономерно уменьшаются с глубиной. Зимой наблюдается отрицательная гомотермия с температурами до $-1,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Степанов, 1961]. На поверхности воды температуры (с учетом зимней гомотермии) меняются от $-1,7$ зимой до $16,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ летом, их амплитуда достигает $18,7\text{ }^{\circ}\text{C}$. В кутовых мелководных частях бухт температура летом может достигать $21\text{ }^{\circ}\text{C}$. При этом на глубине 50 м максимумы и амплитуды температуры не превышают $5,7\text{ }^{\circ}\text{C}$. На глубинах более 100 м температуры почти не меняются, составляя $2\text{--}3\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Жирков, 2010]. Таким образом, представители морской биоты, и в частности двустворчатые моллюски района исследований, обитают на мелководьях в условиях значительного разнообразия температурных условий — от почти субтропических температур воды летом до близких

Таблица 3

Среднелетние температуры водных масс северо-западной части Татарского пролива
[по: Пищальник, Бобков, 2000], °C

Table 3

Average summer temperature in the northwestern Tatar Strait, °C, by depths
[from: Пищальник, Бобков, 2000]

| Широта, ° | Поверхность | 20 м | 50 м |
|-----------|-------------|------|------|
| 47 | 17,0 | 10,0 | 3,0 |
| 48 | 16,0 | 11,0 | 1,8 |
| 49 | 15,5 | 12,0 | 1,0 |
| 50 | 15,5 | 11,5 | 0,5 |
| 51 | 16,0 | 13,0 | – |
| Среднее | 16,0 | 11,5 | 1,6 |

к арктическим температурам зимой. С увеличением глубины в различные сезоны года температура воды становится более однородной.

Изменение числа видов с глубиной. Согласно общепринятой схеме вертикальной зональности океана в России для бентали (помимо литорали) выделяют следующие границы вертикальных зон: сублитораль с верхним (0–70 м) и нижним (70–200 м) горизонтами и переходным горизонтом кромки шельфа (200–400 м); батияль, подразделяющуюся также на верхнюю (400–1300 м) и нижнюю (1300–2500 м); батиабиссальный переходный горизонт (2500–3500 м); абиссаль (3500–6000 м) и ультраабиссаль (от 6000 м и ниже) [Кафанов, Кудряшов, 2000]. Распределение видового богатства моллюсков в районе исследования по глубинам неравномерное. Большая часть видов обитает в сублиторали (92 % видового состава), остальные (8 %) отмечены в батиили с ее верхней переходной зоной. В верхних горизонтах сублиторали наблюдаются наиболее резкие изменения видового состава (рис. 2). Так, в диапазоне глубин 0–1 м обнаружено 9 видов. Малое число видов здесь, вероятно, связано с избыточной гидродинамической нагрузкой. Кроме того, в зимний период в верхней части сублиторали формируется ледовый

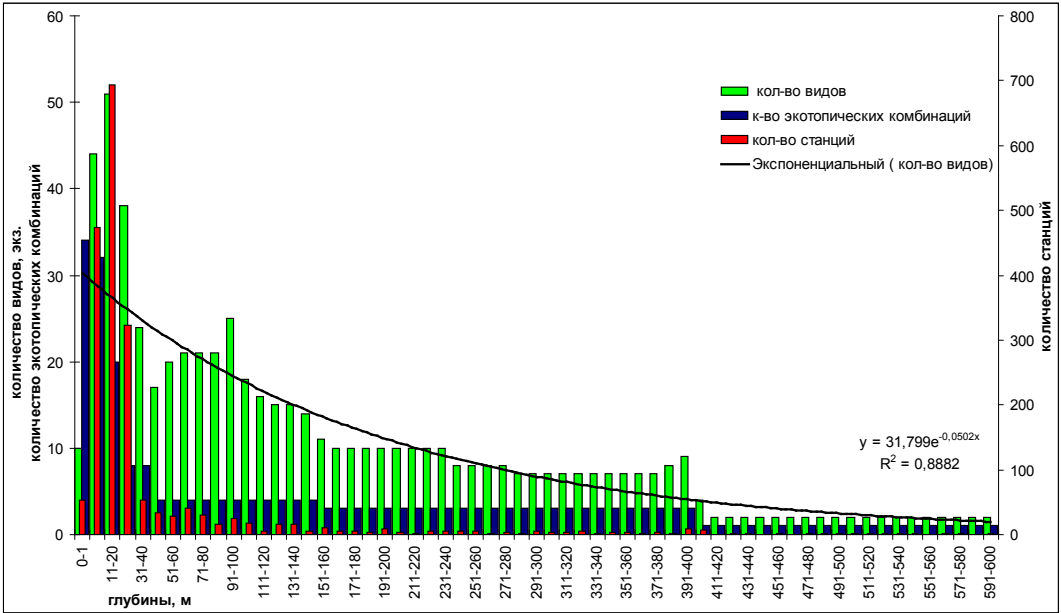


Рис. 2. Изменение с глубиной числа видов двустворчатых моллюсков, станций и экотопических комбинаций в северо-западной части Татарского пролива

Fig. 2. Number of sample stations, number of ecotopic combinations, and number of Bivalve species in the northwestern Tatar Strait, by depth

припай, вследствие чего промерзает верхний слой грунта. Помимо этого, движущиеся льды оказывают истирающее воздействие, уничтожая эпибентосные организмы. Все это создает экстремальные условия для существования двустворчатых моллюсков. Однако на глубинах от 2 до 30 м число видов увеличивается в 4–5 раз. Максимальное число видов (51) обнаружено в диапазоне 10–20 м. Увеличение числа видов на этих глубинах обусловлено высоким топическим разнообразием в верхней сублиторали. Увеличение числа видов на сходных глубинах отмечали и другие исследователи. Так, наибольшее число видов двустворок, обитающих в дальневосточных морях, известно для диапазона глубин 10–25 м [Скарлато, 1981]. А.И. Кафанов [1991] отмечал увеличение видового богатства на глубине 25 м для всей северной Пацифики.

Ниже 30 м число видов быстро уменьшается: в горизонтах глубин от 41 до 150 м число видов меняется от 25 до 14–17. В нижних горизонтах сублиторали убывание числа видов с увеличением глубины происходит плавно. На глубине 160–230 м зарегистрировано 10 видов, а в переходном горизонте кромки шельфа (240–400 м) их число уменьшается в среднем до 7. Верхняя батияль характеризуется самым низким видовым богатством. Здесь во всех диапазонах глубин от 411 до 600 м отмечено лишь по 2 вида.

Видовое богатство (SR) с глубиной (D) уменьшается по экспоненте и наиболее удовлетворительно аппроксимируется уравнением $SR = 31,799e^{-0,0502D}$ при $R^2 = 0,89$ (рис. 2). Очевидно, что его изменение хорошо соотносится как с уровнем экотопического разнообразия, так и со степенью изученности фауны. Целесообразно более подробно обсудить, насколько имеющиеся сведения об изменении видового богатства с глубиной обусловлены объективными экологическими градиентами, а насколько — неравномерностью в изученности разных глубинных диапазонов.

Оценка степени изученности фауны. Сопоставление числа выполненных станций и числа обнаруженных видов в каждом диапазоне глубин хорошо отражает степень изученности малакофауны на разных глубинах. Анализ степени изученности позволяет определить возможности дальнейших малакологических исследований. Так, в верхней границе сублиторали на 54 выполненных станции приходится 9 обнаруженных видов, т.е. отношение усилия к результату равно 6. Уже в диапазоне 11–20 м на 694 станции приходится 51 обнаруженный вид, т.е. указанное соотношение возрастает до 13,6. Иными словами, в наиболее богатом видами диапазоне глубин на обнаружение каждого вида приходится тратить в два раза больше усилий, чем у верхней границы сублиторали. Это свидетельствует о том, что диапазон действительно хорошо исследован и в будущем здесь, вероятно, не следует ожидать обнаружения большого числа новых видов.

На глубинах 41–50 м, по сравнению с максимально исследованным диапазоном глубин, число выполненных станций уменьшается в 20 раз — до 34, тогда как число обнаруженных видов уменьшается всего лишь в 3 раза — до 17. Здесь отношение усилие/результат равно 2. Далее с увеличением глубины это отношение постепенно снижается. В диапазоне глубин от 91 до 140 м оно примерно равно 1, а на глубине от 240 до 600 м везде составляет 0,5. Таким образом, большие глубины объективно недоизучены. При проведении дальнейших исследований на этих глубинах с наибольшей вероятностью можно ожидать обнаружения новых видов. Например, известно, что видовое богатство глубоководной фауны двустворчатых моллюсков может достигать нескольких десятков видов [Kamenev, 2018]. Вполне очевидно, что уменьшение числа станций на больших глубинах связано с тем, что здесь отбор проб многократно усложняется, в связи с чем мелководная зона обследована на 2 порядка более детально.

Общий характер зависимости числа обнаруженных видов от числа станций (рис. 3) показывает, что небольшие исследования (до 50 станций) обеспечивали обнаружение порядка четверти видового состава (25 видов). Обнаружение половины видового состава (50 видов) потребовало уже около 700 станций, а $\frac{2}{3}$ (65 видов, отмеченных непосредственно в сборах автора) — уже около 2 тыс. станций. Таким образом, трудозатраты на обнаружение новых видов возрастают по мере роста изученности фауны: степенной характер кривой показывает, что при настоящем уровне изученности обнару-

жение каждых новых 10 видов (при условии работы в наиболее доступных и наиболее изученных диапазонах глубин) будет требовать в среднем около 1000 станций. Однако причины объективного, независимого от числа наблюдений снижения числа видов с глубиной требуют отдельного рассмотрения.

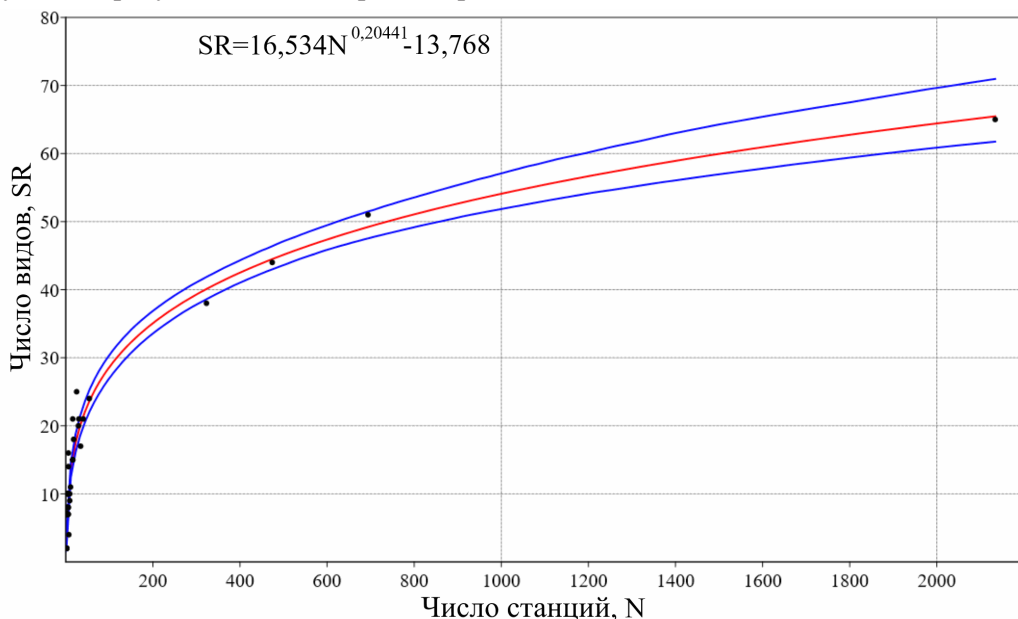


Рис. 3. Зависимость числа обнаруженных видов от числа выполненных гидробиологических станций. Показаны 95 %-ные доверительные границы

Fig. 3. Number of detected species dependence on the number of samples (95% confidence limits are shown)

Оценка влияния экотопического разнообразия на видовое богатство. Немаловажную роль в подобном распределении двустворчатых моллюсков играет разнообразие экотопических условий на мелководье. Биотопы здесь характеризуются разными типами грунтов, различной степенью гидродинамической нагрузки, наличием искусственных субстратов, пояса растительности, участками распреснения и т.п. Кроме того, экотопические условия мелководья характеризуются изменяющимися температурными условиями.

Наличие разнообразных подходящих субстратов — важнейшее условие распространения различных экологических групп двустворчатых моллюсков. Действительно, на каменистых грунтах обитают такие моллюски, как *Crenomytilus grayanus*, *Swiftopecten swiftii*, *Crassostrea gigas*, *Adula schmidtii*. На гравийных (либо ракушечных) грунтах встречаются *Callista brevisiphonata*, *Zemysina semiasperoides*, *Cadella lubrica*. На смешанных песчано-галечных грунтах селятся *Mizuhopecten yessoensis*, *Keenocardium californiense*, *Serripes laperousii*, *Kellia japonica*, *Hiatella arctica*. Мягкие грунты (песчаные, алевроитовые, алевроито-песчаные, песчано-илистые) часто наблюдаются как в бухтах, так и вдоль открытого побережья (особенно на севере исследуемого района), их населяют моллюски родов *Yoldia*, *Macoma*, виды *Nucula* (*Ennucula*) *tenuis*, *Megayoldia thraciaeformis*, *Astarte montagui*, *Axinopsida subquadrata*, *Miodontiscus annakensis*, *Felaniella usta*, *Liocyma fluctuosa*, *Raeta pulchella* и др. К тому же именно этот диапазон глубин характеризуется наличием выраженного растительного покрова [Дуленин, 2019], который формирует среду обитания для таких видов, как *Vilasina pillula*, *Arvella japonica*. Для мелководной зоны характерны также моллюски-обрастатели и сверлильщики. Так, *Mitylus trossulus* встречен в обрастаниях искусственных сооружений на глубине 2–8 м, а вид *Bankia setacea* отмечен в древесине. На опресненных участках зал. Советская Гавань обнаружена *Nuttallia obscurata*.

С увеличением глубины биотопы становятся все более однообразными. Исчезают водорослевый пояс, искусственные субстраты, влияние опреснения, колебания температуры воды становятся меньше, снижается гидродинамическая нагрузка. На больших глубинах в основном встречаются мягкие грунты, иногда с примесью ракуши, гальки и т.п. Все это определяет и видовой состав двустворок. Так, на глубине 60 м часто встречаются моллюски, обитающие на смешанных илисто-песчаных грунтах с примесью гравия, гальки, камней: *Musculus laevigatus*, *M. niger*, *Parvamussium alaskensis*, *H. arctica*, *Ciliatocardium ciliatum*. Здесь также отмечены представители эпифауны, такие как *Chlamys behringiana*, *Pododesmus macrochisma*. С увеличением глубины до 400–600 м на мягких илистых и алевроитовых грунтах встречаются в основном инфузорные виды, такие как *Nuculana robai*, *Megayoldia lischkei* и *Parvithracia lukini*, и, как исключение, отмечен один эпифаунный вид *Delectopecten vancouverensis*. Подобные закономерности в вертикальном распределении видов двустворчатых моллюсков описаны и для Амурского залива в южном Приморье [Лутаенко, 2003].

Проанализируем, в какой мере число найденных видов в каждом диапазоне глубин обусловлено топическим разнообразием района исследований, а в какой — степенью его изученности. Анализ главных компонент показывает, что в целом число обнаруженных видов на 3/4 зависит от топического разнообразия и на 1/5 — от числа выполненных станций (рис. 4).

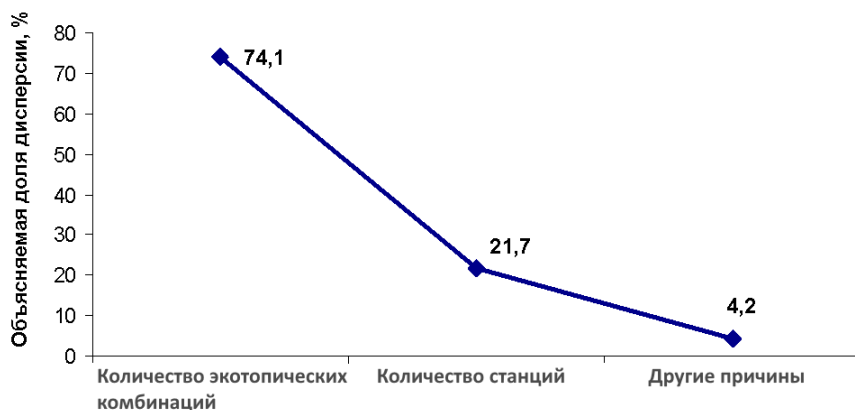


Рис. 4. Результаты анализа главных компонент, объясняющие изменение числа видов двустворчатых моллюсков с глубиной в северо-западной части Татарского пролива

Fig. 4. Results of the main components analysis describing changes of the number of Bivalve species with depth in the northwestern Tatar Strait

Только 4 % дисперсии числа видов объясняется влиянием неучтенных причин (например, давления, относительной изолированности больших глубин от поверхностных течений, переносящих планктонные личинки, и т.п.). Это позволяет заключить, что любые фаунистические исследования вообще следует планировать на наиболее топически разнообразных участках (заливы, бухты, мысы, с разнообразными грунтами, покровом водорослей и т.п.) с охватом, по возможности, всех доступных глубин. Обследование таких участков может дать фаунистически репрезентативные сведения, обеспечив получение до 3/4 данных о видовом богатстве. Топически однообразные участки (кроме недоизученных больших глубин) следует исключать на стадии организации работ или планировать там выполнение минимального числа станций. Результаты анализа позволяют предполагать, что дальнейшее изучение района может дать увеличение видового списка двустворчатых моллюсков на 1/5. Исходя из этого следует рассчитывать, что истинное число видов в районе исследования составляет не менее 120. С известной осторожностью можно предполагать, что обнаружение такого числа видов будет свидетельствовать о приближении к пределу изученности фауны двустворчатых моллюсков района.

Выделение локальных фаун батиметрических зон. На основании результатов кластерного анализа видового состава двустворчатых моллюсков девятнадцати условных диапазонов глубин прежде всего выделяются фауны двух зон: сублиторали (0–150 м) и батии (151–600 м) с их верхними границами при уровне сходства фаун 0,11. Однако более показательны и удобны для анализа локальные фауны, выделяемые на следующем уровне, со сходством состава фаун от 0,14 до 0,36. Таких локальных фаун, приуроченных к определенным глубинам, пять: I) 0–1 м; II) 2–30 м; III) 31–150 м; IV) 151–400 м и V) 401–600 м (рис. 5).

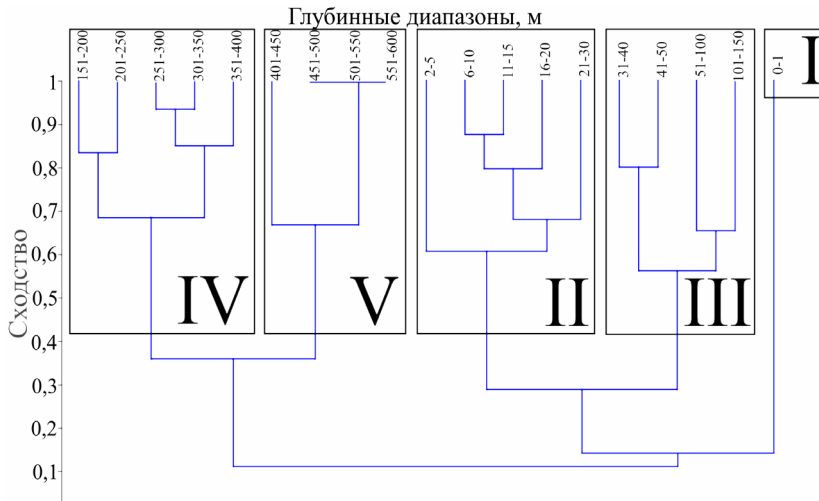


Рис. 5. Дендрограмма сходства видового состава двустворчатых моллюсков разных диапазонов глубин в северо-западной части Татарского пролива (по индексу Брея-Кертиса): I–V — выделенные кластеры (батиметрические зоны)

Fig. 5. Dendrogram of similarity (Bray-Curtis indices) for Bivalve species composition in certain depth ranges in the northwestern Tatar Strait: I–V — bathymetric zones

Полученная картина совпадает и с графиком изменения числа видов с глубиной (см. рис. 2). Это свидетельствует о том, что предложенная схема вертикальной зональности отражает объективную картину распределения видового богатства двустворчатых моллюсков по глубине, которая обусловлена изменением условий их обитания. Такое вертикальное деление отражает специфику распределения биоты района исследований и несколько отличается от схемы А.И. Кафанова [1991], который выделил верхний (от нуля до 50–70 м глубины) и нижний горизонты сублиторали (от 50–70 до 150–200 м) с переходным горизонтом кромки шельфа в батимальную зону (от 150–200 до 350–400 м).

Рассмотрим подробнее, как меняется биогеографический состав локальных фаунистических комплексов двустворчатых моллюсков в выделенных пяти батиметрических зонах (табл. 4).

I зона (0–1 м), верхняя граница сублиторали. Здесь отмечено 10 видов: *A. japonica*, *Modiolus kurilensis*, *C. gigas*, *Turtonia minuta*, *Macoma balthica*, *M. incongrua*, *P. adamsi*, *Leukoma euglypta*, *Ruditapes philippinarum* и *B. setacea*. Более чем одним видом представлены семейства Veneridae (3 вида), Tellinidae (2 вида) и Mytilidae (2 вида). В этой зоне обитают в одинаковом соотношении (по 5 видов, по 50 %) представители умеренно-холодноводного и тепловодного комплексов. Число широко- и низкореальных видов близко. Тепловодный комплекс представлен в основном субтропическо-низкореальными видами и одним субтропическо-бореальным видом (табл. 4). Характерная особенность зоны — полное отсутствие холодноводных видов. Ее специфичные виды — субтропическо-бореальный *M. kurilensis*, субтропическо-низкореальный *M. incongrua* и низкореальный *B. setacea*. Большая часть видов (4 из 7 с известной частотой встречаемости) — часто встречающиеся.

Биогеографический состав двустворчатых моллюсков в выделенных батиметрических зонах северо-западной части Татарского пролива. Указано число видов

Biogeographic composition of bivalves in allotted bathymetric zones in the northwestern Tatar Strait. Number of species is indicated

| Тип ареала | I | II | III | IV | V |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|
| Бореально-арктический | 0 | 13 | 11 | 5 | 0 |
| Широкобореальный | 2 | 19 | 20 | 11 | 4 |
| Низкобореальный | 3 | 18 | 7 | 2 | 0 |
| Субтропическо-бореальный | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Субтропическо-низкобореальный | 4 | 13 | 5 | 3 | 0 |
| Всего | 10 | 63 | 43 | 21 | 4 |

Относительно небольшое число видов с преобладанием банальных и часто встречающихся связано с резкими колебаниями условий обитания (сезонные перепады температуры, истирание льдами, гидродинамическая нагрузка и т.п.). Благодаря этому соотношения биогеографических групп не соответствуют закономерностям, общим для других батиметрических зон.

Из потенциально промысловых видов к зоне приурочена только устрица *C. gigas*. Однако объем ее ресурсов в районе исследования (не более 30 т) не позволяет говорить об организации промысла: в районе возможна только любительская добыча объекта для нужд личного потребления.

II зона (2–30 м), верхняя сублитораль. Здесь обнаружено наибольшее число видов — 63. В связи с этим охарактеризуем ее состав более подробно. Семейства Tellinidae и Mytilidae представлены наибольшим числом видов (соответственно 10 и 7 видов). Кроме того, представители семейств Mactridae, Solenidae, Pharidae и Ungulinidae найдены только во II зоне, так как это преимущественно мелководные виды, обитающие на глубинах менее 20 м. Основу локальной фауны зоны составляют широко- (30 %) и низкобореальные (28 %) виды. Появляются холодноводные бореально-арктические виды (20 %). Кроме того, число субтропическо-низкобореальных видов по сравнению с I зоной увеличивается в 3 раза (табл. 4). Соотношение термотропных групп в пределах зоны приблизительно соответствует таковому для всей фауны двустворчатых моллюсков района исследования (по 1/5 тепловодных и холодноводных и 3/5 умеренно-холодноводных видов). Большая часть видов этой зоны (36, т.е. 57 %) являются специфичными (табл. 5).

Для специфических видов также сохраняются указанные для всей фауны соотношения термотропных групп: 22 % тепловодных, 19 % холодноводных и 59 % умеренно-холодноводных видов (соответственно 8, 7 и 22 вида). Таким образом, биогеографический состав специфичных видов батиметрической зоны 2–30 м также не обнаруживает черт оригинальности в сравнении с таковым всей фауны двустворчатых моллюсков этой зоны и района исследования в целом.

В этой зоне встречены все 13 массовых видов района, почти все (21 из 24) часто встречающиеся и только половина (24 из 45) редких. Фаунистически она наиболее репрезентативна: формирует «ядро» фауны района и содержит почти $\frac{2}{3}$ ее состава. Она сохраняет типичные для района соотношения основных биогеографических групп как для банальных, так и для специфичных видов. О «типичности» фауны этой зоны свидетельствует и обитание здесь всех массовых видов.

В этой зоне осуществлялся промысел *M. yessoensis*, в настоящее время закрытый из-за подрыва его запасов. Здесь же сосредоточены промысловые ресурсы прочих двустворчатых моллюсков (*C. brevisiphonata*, *S. laperousii*, *K. californiense*, *M. stimpsoni*) с предполагаемым промысловым запасом в несколько десятков тысяч тонн. Однако в настоящее время эти виды не добываются.

Список специфичных видов двустворчатых моллюсков II батиметрической зоны (2–30 м)
в северо-западной части Татарского пролива

List of specific Bivalve species for the bathymetric zone II (depth 2–30 m)
in the northwestern Tatar Strait

| Семейство | Специфичные виды |
|---------------|--|
| Yoldiidae | <i>Yoldia toporoki</i> Scarlato, 1981 |
| Mytilidae | <i>Adula schmidtii</i> (Schrenck, 1867) |
| | <i>Musculus glacialis</i> (Leche, 1883) |
| | <i>Mytilus trossulus</i> A.A. Gould, 1850 |
| | <i>Vilasina pillula</i> Bartsch in Scarlato, 1960 |
| Lyonsiidae | <i>Lyonsia arenosa</i> (Moller, 1842) |
| | <i>Lyonsia nuculaniformis</i> Scarlato in Volova et Scarlato, 1980 |
| Pandoridae | <i>Pandora pulchella</i> Yokoyama, 1926 |
| Thraciidae | <i>Thracia myopsis</i> Moller, 1842 |
| Thyasiridae | <i>Axinopsida subquadrata</i> (A. Adams, 1862) |
| Carditidae | <i>Miodontiscus annakensis</i> (Oinomikado, 1938) |
| Cardiidae | <i>Keenocardium californiense</i> (Deshayes, 1839) |
| | <i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr, 1796) |
| | <i>Serripes laperousii</i> (Deshayes, 1839) |
| Ungulinidae | <i>Felaniella usta</i> (Gould, 1861) |
| | <i>Zemysina (Diplodonta) semiasperoides</i> (Nomura, 1932) |
| Tellinidae | <i>Macoma loveni</i> (Jensen, 1905) |
| | <i>Macoma coani</i> Kafanov et Lutaenko, 1999 |
| | <i>Macoma golikovi</i> Scarlato et Kafanov, 1988 |
| | <i>Macoma lama</i> Bartsch, 1929 |
| | <i>Megangulus luteus</i> (Wood, 1828) |
| | <i>Megangulus venulosus</i> (Schrenck, 1861) |
| | <i>Megangulus zyonoensis</i> (Hatai et Nisiyama, 1939) |
| Psammobiidae | <i>Nuttallia ezonis</i> Kuroda et Habe in Habe, 1955 |
| | <i>Nuttallia obscurata</i> (Reeve, 1857) |
| | <i>Nuttallia petri</i> (Bartsch, 1929) |
| Veneridae | <i>Callista brevisiphonata</i> (Carpenter, 1864) |
| | <i>Mercenaria stimpsoni</i> (Gould, 1861) |
| Solenidae | <i>Solen krusensteri</i> Schrenck, 1867 |
| Pharidae | <i>Siliqua alta</i> (Broderip et Sowerby, 1829) |
| Mactridae | <i>Mactra chinensis</i> Philippi, 1846 |
| | <i>Mactromeris polynyma</i> (Stimpson, 1860) |
| | <i>Spisula sachalinensis</i> (Schrenck, 1861) |
| Anatinellidae | <i>Raeta pulchella</i> (Adams et Reeve, 1850) |
| Myidae | <i>Mya cf. truncata</i> Linnaeus, 1758 |
| Pholadidae | <i>Penitella gabbii</i> (Tryon, 1863) |

III зона (31–100 м), нижняя сублитораль. Здесь число видов уменьшается до 43. Наибольшее число видов принадлежит к семействам Yoldiidae (9 видов), Mytilidae (5 видов) и Pectinidae (5 видов). Для III зоны характерно преобладание широкобореальных видов (46 %). Высока доля бореально-арктических видов — 26 %. Резко уменьшается число низкобореальных и субтропическо-низкобореальных видов (соответственно 7 и 5 видов) (см. табл. 4).

Число специфичных видов III зоны (13) и их доля (30 %) значительно снижаются по сравнению со II зоной. Кроме того, среди них изменяются соотношения термотропных групп: 7 % тепловодных, 38 % холодноводных и 54 % умеренно-холодноводных

видов (1, 5 и 7 видов). Здесь отмечен единственный тепловодный субтропическо-низкобореальный вид — *Yoldia notabilis*, холодноводные бореально-арктические — *Crenella decussata*, *Chlamys albida*, *Astarte borealis*, *C. ciliatum*, *Macoma crassula*. Умеренно-холодноводные виды представлены шестью широкобореальными (*Yoldiella derjugini*, *Y. orbicularis*, *Solamen columbianum*, *Conchocele bisecta*, *Mysella ventricosa*, *Macoma moesta*) и одним низкобореальным — *Yoldia johanni*. Половина видов зоны (17 из 35 с известной встречаемостью) — редкие.

IV зона (101–400 м), переходный горизонт края шельфа в батимальную зону.

Здесь наблюдается дальнейшее обеднение видового состава (21 вид). Наиболее представлены семейства Yoldiidae (3 вида), Pectinidae (3 вида), Nuculanidae (2 вида) и Astartidae (2 вида). Большая часть видов бореальные. Широкобореальные виды составляют более половины (53 %) их состава. Доля холодноводных бореально-арктических видов снижается до 24 % (5 видов), а доля низкобореальных — до 9 % (2 вида). Продолжают встречаться тепловодные субтропическо-низкобореальные виды, их доля достаточно высока и составляет 14 % (3 вида) (табл. 4). Специфичный вид всего один — субтропическо-низкобореальный *Pandora wardiana*. Большая часть видов зоны (10 из 18 с известной частотой встречаемости) — редкие.

V зона (401–600 м), верхняя батималь

— самая бедная по числу видов. Здесь найдено лишь 4 вида: *N. robai*, *M. lischkei*, *D. vancouverensis* и *P. lukini*. Фауна представлена исключительно широкобореальными (умеренно-холодноводными) видами. Отсутствие холодноводных видов, вероятно, случайно и объясняется как низким видовым богатством, так и недоизученностью зоны. Специфичные виды не обнаружены. Из 3 видов с известной частотой встречаемости 2 вида относятся к категории редких.

Изменение долей групп видов с глубиной. В изменении состава термотропных групп фаунистических комплексов двустворчатых моллюсков выделенных батиметрических зон наблюдается ряд закономерностей (табл. 6). Так, доля умеренно-холодноводных видов в выделенных диапазонах глубин увеличивается по мере роста глубины (рис. 6), а угол наклона линии регрессии для этой группы близок к статистически значимому (табл. 6). Число тепловодных видов, напротив, статистически значимо уменьшается с глубиной. Подобные закономерности отмечены и для других групп

Таблица 6

Параметры линейной регрессии изменения долей различных групп двустворчатых моллюсков в батиметрических зонах северо-западной части Татарского пролива

Table 6

Parameters of linear regressions for the percentage of certain species groups of bivalves dependence on depth in the northwestern Tatar Strait

| Группа видов | Угловой коэф. регрессии α | Стандартная ошибка SE | Кoeff. детерминации r^2 | Вероятность ошибочного отклонения 0-гипотезы p |
|--------------------------|----------------------------------|-----------------------|---------------------------|--|
| По термотропности | | | | |
| Умеренно-холодноводные | 9,2 | 4,01 | 0,64 | 0,11 |
| Тепловодные | –9,6 | 2,30 | 0,85 | 0,03 |
| Холодноводные | 0,4 | 4,73 | 0,00 | 0,94 |
| По оригинальности | | | | |
| Банальные* | 19,9 | 3,83 | 0,93 | 0,04 |
| Специфичные* | –19,9 | 3,83 | 0,93 | 0,04 |
| По ЧВ | | | | |
| Редкие | 9,1 | 0,49 | 0,99 | 0,0003 |
| Частые | –4,5 | 2,51 | 0,52 | 0,17 |
| Массовые* | –8,1 | 0,93 | 0,97 | 0,01 |

Примечание. Курсивом указаны группы, для которых регрессия статистически значима.

* Верхняя граница сублиторали с заведомо отличающимся соотношением видов исключена из анализа.

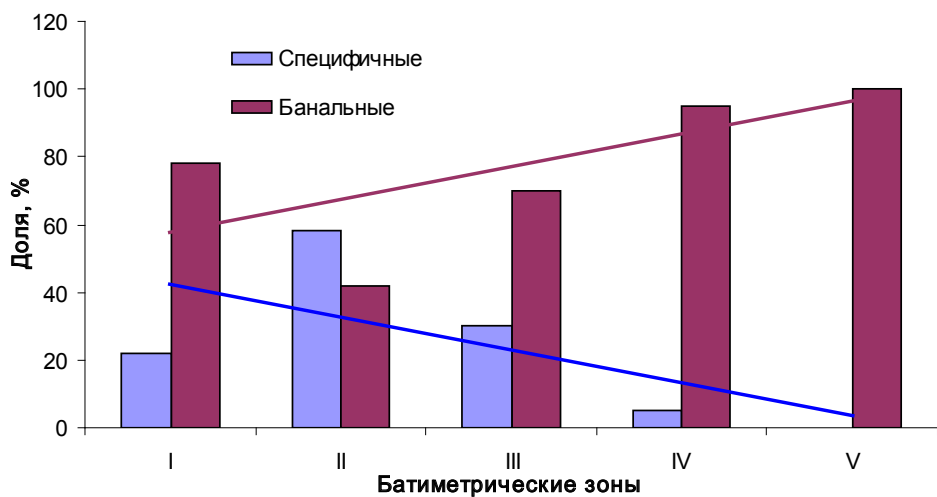
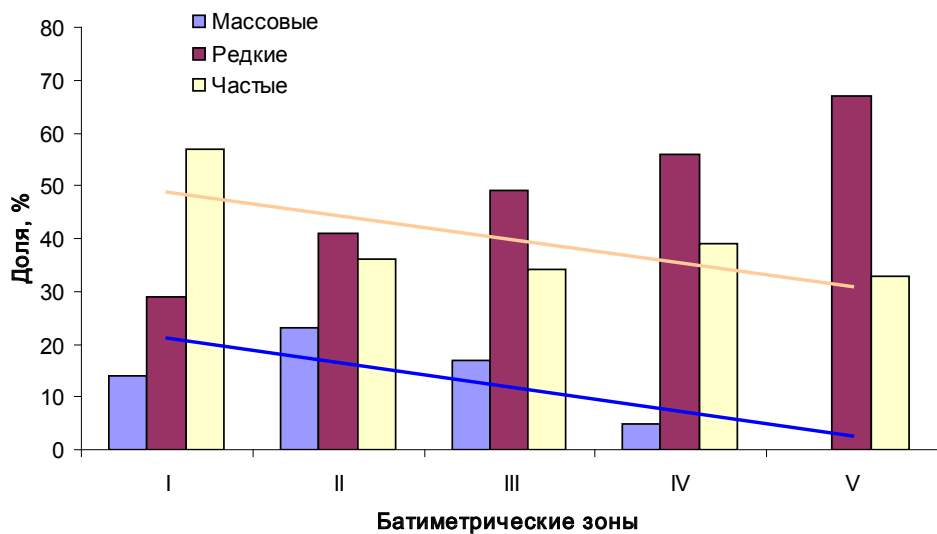
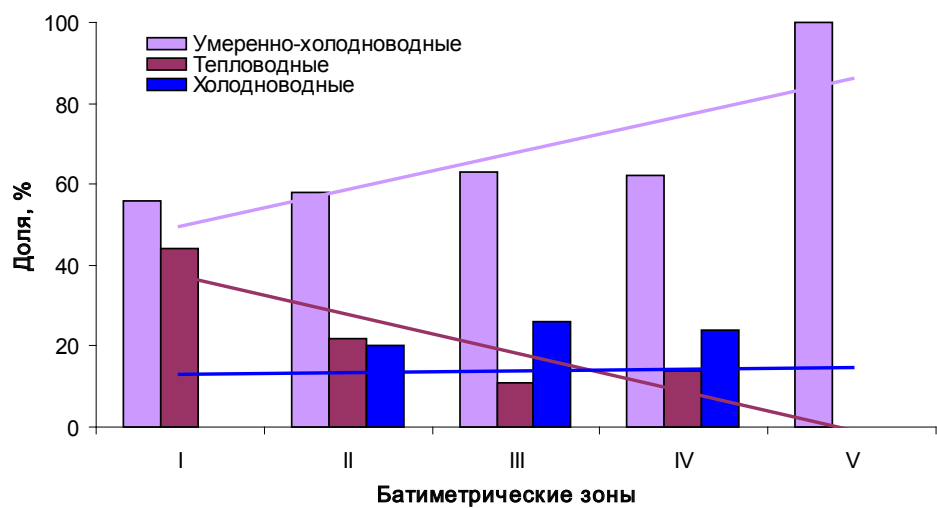


Рис. 6. Доли различных групп двустворчатых моллюсков в батиметрических зонах северо-западной части Татарского пролива

Fig. 6. Portions of certain species groups of bivalves in the northwestern Tatar Strait, by depths

организмов [Некрасова, 2008; Чавтур, Маздыган, 2015; и др.]. Тепловодные виды полностью отсутствуют в верхней батии (V зона), т.е. на глубинах более 400 м. Холодноводные виды обитают только в трех средних зонах и полностью отсутствуют у верхней границы сублиторали и в верхней батии (соответственно I и V зоны). Их доли в разных вертикальных зонах близки.

Далее, доля банальных видов с глубиной статистически значимо увеличивается, а специфических — уменьшается (рис. 6, табл. 6). Сходная картина наблюдается и по ЧВ (рис. 6, табл. 6): доля редких видов статистически значимо увеличивается с глубиной, а доля массовых, наоборот, снижается. Доля часто встречающихся видов приблизительно равна во всех вертикальных зонах.

Показанные закономерности легко объяснимы. Снижение максимальных температур с 16 °C в I зоне до 2–3 °C в V зоне приводит к уменьшению доли тепловодных видов и росту доли умеренно-холодноводных, что соответствует закономерностям, показанным для донной биоты в целом [Жирков, 2010]. Сокращение топического разнообразия с глубиной ведет к увеличению доли банальных видов при уменьшении долей специфических видов. Увеличение доли редких видов с глубиной, вероятно, следует объяснять слабой изученностью нижних батиметрических зон.

Итак, в целом влияние комплексного градиента глубины на состав фаунистических комплексов двустворчатых моллюсков выделенных батиметрических зон для большей части показателей оказалось статистически значимым (табл. 6).

Описанные для всего района исследования закономерности в распределении видов по глубине, как и биогеографическая структура фауны различных вертикальных диапазонов, в целом характерны и для различных участков северо-западной части Татарского пролива. Аналогичное исследование вертикального распределения двустворчатых моллюсков в южной (47–48° с.ш.), центральной (49–50° с.ш.) и северной (51° с.ш.) частях района показало сходную картину вертикального распределения видового богатства двустворчатых моллюсков в наиболее хорошо изученном диапазоне глубин от 0 до 60 м (рис. 7).

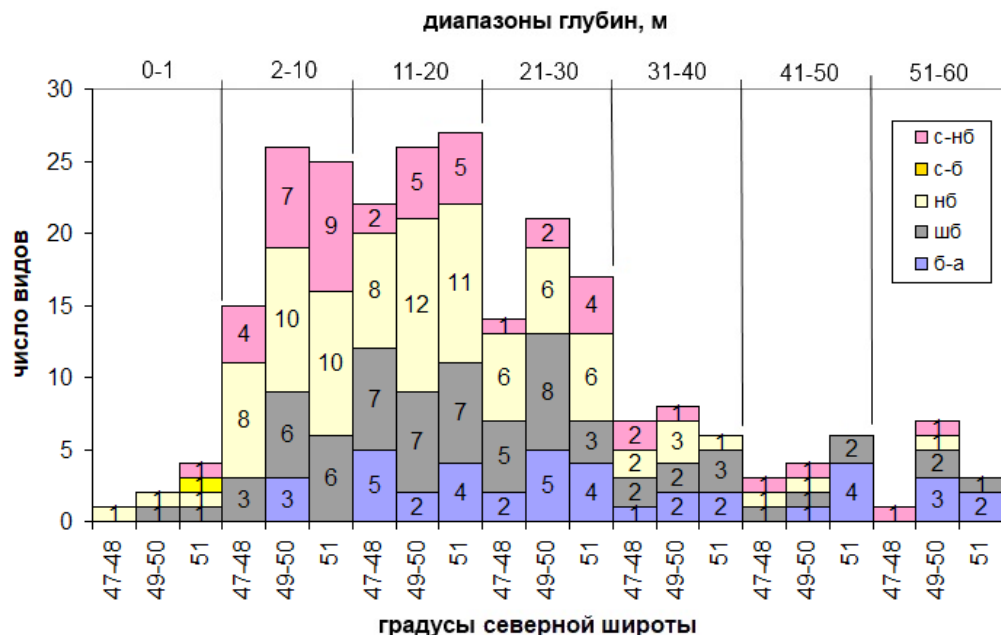


Рис. 7. Вертикальное распределение числа видов и биогеографических групп в южной (47–48° с.ш.), центральной (49–50° с.ш.) и северной (51° с.ш.) частях района исследования

Fig. 7. Vertical distribution of Bivalve species number and their biogeographic groups in the northwestern Tatar Strait, by latitudinal zones 47–49°, 49–51°, and > 51° N

Попарное сравнение распределения числа видов по глубине на ранее выделенных трех участках побережья не показало статистически значимых различий (для 47–48 и 49–50° с.ш. в тестах Манна-Уитни и Колмогорова-Смирнова $p = 0,52$ и $0,88$; для 47–48 и 51° с.ш. — соответственно $0,44$ и $0,88$; для 49–50 и 51° с.ш. — 1 и 1).

По А.И. Кафанову [1991] зонально-биогеографический анализ позволяет в первом приближении выявить степень термотропности локальных фаун, которая определяется на основе анализа верхних границ распространения холодноводных видов. Проанализируем вертикальное распределение холодноводных видов района исследования в соответствии с предложенным им подходом. Для большинства холодноводных видов верхняя граница распространения находится на глубине 10–30 м (табл. 7). Такие бореально-арктические виды, как *S. groenlandicus* и *M. calcarea*, являющиеся надежными индикаторами субарктических условий [Лутаенко, 2003], обитают как вдоль открытого побережья начиная с глубины 10 м, так и в бухтах.

Таблица 7

Верхние батиметрические границы нахождения бореально-арктических видов, отмеченных в северо-западной части Татарского пролива

Table 7

Upper bathymetric boundaries for boreal-arctic species of bivalves in the northwestern Tatar Strait

| Вид | Глубина, м |
|--|------------|
| <i>Yoldia hyperborea</i> (Gould, 1841) | 30 |
| <i>Crenella decussata</i> (Montagu, 1808) | 55 |
| <i>Musculus discors</i> (Linnaeus, 1767) | — |
| <i>Musculus glacialis</i> (Leche, 1883) | 23 |
| <i>Chlamys albida</i> (Arnold, 1906) | — |
| <i>Lyonsia arenosa</i> (Moller, 1842) | 29 |
| <i>Thracia myopsis</i> Moller, 1842 | 20 |
| <i>Astarte elliptica</i> (T. Brown, 1827) | 20 |
| <i>Astarte borealis</i> (Schumacher, 1817) | 100 |
| <i>Astarte montagui</i> (Dilwyn, 1817) | 15 |
| <i>Axinopsida subquadrata</i> (A. Adams, 1862) | 15 |
| <i>Clinocardium ciliatum</i> (Fabricius, 1780) | 30 |
| <i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr, 1786) | 10 |
| <i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1791) | 10 |
| <i>Macoma loveni</i> (A.S. Jensen, 1905) | 10 |
| <i>Macoma crassula</i> (Deshayes, 1855) | 65 |
| <i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould, 1841) | 10 |
| <i>Mya</i> cf. <i>truncata</i> L., 1758 | — |
| <i>Hiatella arctica</i> (L., 1767) | 2 |
| <i>Panomya norvegica</i> (Spengler, 1793) | — |

Среди бореально-арктических видов исключение составляет *H. arctica*, которая обитает в верхней сублиторали начиная с 2 м. В южном Приморье этот вид выходит даже на литораль, на основании чего он в будущем может быть разделен на подвиды: южный более тепловодный и северный более холодноводный [Лутаенко, 2003]. В теплых частях Японского моря для бореально-арктических видов характерно явление субмергенции [Кафанов, Кудряшов, 2000]. Так, в южном Приморье (зал. Петра Великого) *S. groenlandicus* и *M. calcarea* встречаются не выше 30-метровой изобаты [Явнов, Соколенко, 2011], а вдоль япономорского побережья о. Хонсю, омываемого теплым Цусимским течением, опускаются соответственно на 148 и 129 м [Ito et al., 1986; Ito, 1989; Lutaenko, 1999].

Выход бореально-арктических видов в районе исследования на относительно небольшие глубины свидетельствует о том, что фауна двустворчатых моллюсков в се-

веро-западной части Татарского пролива является наиболее холодноводной локальной фауной Японского моря.

Выводы

В результате сравнительного анализа видового состава двустворчатых моллюсков, обитающих в северо-западной части Татарского пролива, выделены малакофауны двух зон: сублиторали (0–150 м) и батии (151–600 м) с их верхними границами при уровне сходства видового состава 0,11. В их пределах выделено 5 локальных фаун: I (0–1 м, верхней границы сублиторали), II (2–30 м, верхней сублиторали), III (31–150 м, нижней сублиторали), IV (151–400 м, переходного горизонта от края шельфа в батии) и V (401–600 м, верхней батии) со сходством состава фаун от 0,14 до 0,36. Максимальное видовое богатство (64 вида) характерно для диапазона глубин 2–30 м.

Фаунистически наиболее репрезентативна II батиметрическая зона. В ней формируется «ядро» фауны района и содержится почти $\frac{2}{3}$ ее состава, а также сохраняются типичные для района соотношения основных биогеографических групп. К этой зоне приурочены запасы перспективных для промысла видов.

Число видов и видовой состав в каждом диапазоне глубин на 74 % связаны с топическим разнообразием, на 22 % — со степенью изученности данного диапазона глубин и на 4 % — с влиянием комплексного фактора «глубина».

Фаунистические исследования вообще следует планировать на наиболее топически разнообразных участках (заливы, бухты, мысы с разными грунтами, покровом водорослей и т.п.) по возможности с охватом всех доступных глубин. Обследование таких участков может дать фаунистически репрезентативные сведения, обеспечив получение до $\frac{3}{4}$ данных о видовом богатстве. Топически однообразные участки (кроме недоизученных больших глубин) следует исключать на стадии организации работ или планировать там выполнение минимального числа станций.

Результаты анализа позволяют предполагать, что дальнейшее изучение района может дать увеличение видового списка двустворчатых моллюсков на $\frac{1}{5}$. Исходя из этого следует рассчитывать, что истинное число видов в районе исследования составляет не менее 120.

Выход бореально-арктических видов в районе исследования на малые глубины свидетельствует о том, что фауна двустворчатых моллюсков в северо-западной части Татарского пролива является наиболее холодноводной локальной фауной Японского моря.

Благодарности

Авторы благодарят коллег из ХабаровскНИРО М.В. Дергачева, Ю.В. Сидякова, А.В. Харитонову за участие в сборе материала и к.б.н. В.В. Свиридова за помощь в визуализации картографических данных.

Финансирование работы

Работа выполнена по госзаданию в соответствии с календарным планом ХабаровскНИРО на 2020 г.

Соблюдение этических стандартов

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены.

Список литературы

Аверинцев В.К., Голиков А.Н., Сиренко Б.И., Шереметевский А.М. Количественный водолазный метод при проведении гидробиологических исследований // Подводные гидробиологические исследования. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 48–58.

Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике : моногр. — М. : Наука, 1980. — 142 с.

Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М., Пронина О.А. Методические рекомендации по учету запасов промысловых гидробионтов в прибрежной зоне. — М. : ВНИРО, 2003. — 80 с.

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. Распределение макрофитобентоса в условиях сублиторали северо-западной части Татарского пролива : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2008. — 20 с.

Дуленина П.А. Биогеографическая структура фауны двустворчатых моллюсков и смешение северных границ ареала некоторых тепловодных видов в северо-западной части Татарского пролива, Японского моря // Актуальные вопросы современной малакологии : сб. науч. тр. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 100-летию юбилею И.М. Лихарева и П.В. Матекина. — Белгород : ИД «Белгород» НИУ «БелГУ», 2017. — С. 25–29.

Дуленина П.А., Колпаков Н.В. Состав и распределение макроэпибентоса в прибрежной зоне северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 199. — С. 3–18. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-3-18.

Жирков А.И. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — 453 с.

Каменев Г.М. Биогеографическая характеристика и распределение двустворчатых моллюсков на шельфе Командорских островов // Биология морских беспозвоночных. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. — С. 44–52.

Кафанов А.И. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики: аннотированный указатель. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 200 с.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография : учеб. пособ. — М. : Наука, 2000. — 176 с.

Лутаенко К.А. Фауна двустворчатых моллюсков Амурского залива (Японское море) и прилегающих районов. Часть 2. Семейства Trapezidae — Periplomatidae. Эколого-биогеографическая характеристика // Бюл. Дальневост. малаколог. о-ва. — 2003. — Вып. 7. — С. 5–84.

Некрасова М.И. Видовой состав, распределение и сезонная динамика многощетинковых червей (Polychaeta) залива Восток (Японское море) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2008. — 22 с.

Пищальник В.М., Бобков А.О. Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2000. — Ч. 1. — 173 с.

Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях : моногр. — М. : Издат. центр «Академия», 2004. — 416 с.

Ромейко Р.В. Фауна и экология двустворчатых моллюсков северо-западной части Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1985. — 23 с.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана : моногр. — Л. : Наука, 1981. — 480 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, вып. 126.)

Степанов В.Н. Основные черты геологии и гидрологии Японского моря : моногр. — М. : АН СССР, 1961. — 190 с.

Чавтур В.Г., Маздыган Е.Р. Вертикальное распределение пелагических остракод (Myodocora) в субантарктической и антарктической зонах австрало-новозеландского сектора Южного океана // Океанол. — 2015. — Т. 55, № 2. — С. 231–240. DOI: 10.7868/S0030157415020033.

Явнов С.В., Соколенко Д.А. Распределение и особенности биологии серрипеса grenландского в заливе Петра Великого Японского моря // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : тез. докл. 4-й междунар. науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск, 2011. — С. 122–123.

Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. — 1957. — Vol. 27, Iss. 4. — P. 325–349. DOI: 10.2307/1942268.

Ito K. Distribution of molluscan shells in the costal areas of Chuetsu, Kaetsu and Sado Island, Niigata Prefecture, Japan // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. — 1989. — № 39. — P. 37–133.

Ito K., Matano Y., Yamada Y., Igarashi S. Shell species caught [by] S/S Rokko-Marui off the coast [of] Ishikawa Prefecture // Bull. Ishikawa Prefect. Fish. Exp. Stn. — 1986. — № 4. — P. 1–179.

Kamenev G.M. Bivalve molluscs of the abyssal zone of the Sea of Okhotsk: Species composition, taxonomic remarks, and comparison with the abyssal fauna of the Pacific Ocean // *Deep-Sea Res. II.* — 2018. — Vol. 154. — P. 230–248. DOI: 10.1016/j.dsr2.2017.10.006.

Kamenev G.M. Genus *Parvithracia* (Bivalvia: Thraciidae) with descriptions of a new subgenus and two new species from the northwestern Pacific // *Malacologia.* — 2002. — Vol. 44, № 1. — P. 107–134.

Kamenev G.M. Species composition and distribution of bivalves in bathyal and abyssal depths of the Sea of Japan // *Deep-Sea Res. II.* — 2013. — Vol. 86–87. — P. 124–139. DOI: 10.1016/j.dsr2.2012.08.004.

Kamenev G.M., Nadtochy V.A. Species of *Macoma* (Bivalvia: Tellinidae) from the Pacific coast of Russia, previously described as *Abrina* (Bivalvia: Semelidae) // *Malacologia.* — 1999. — Vol. 41, № 1. — P. 209–230.

Kamenev G.M., Nekrasov D.A. Bivalve fauna and distribution in the Amur River estuary — a warm-water ecosystem in the cold-water Pacific region // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 2012. — Vol. 455. — P. 195–210.

Lutaenko K.A. Additional data on the fauna of bivalve mollusks of Russian Continental Coast of the Sea of Japan: Middle Primorye and Nakhodka Bay // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* — 1999. — Vol. 38, № 5/6. — P. 255–286.

Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea). — Vladivostok : Dalnauka, 2012. — 247 p.

References

Averintsev, V.G., Golikov, A.N., Sirenko, B.I., and Sheremetevsky, A.M., Quantitative diving method of hydrobiological research, in *Podvodnyye gidrobiologicheskiye issledovaniya* (Underwater hydrobiological research), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1982, pp. 48–58.

Andreev, V.L., *Klassifikatsionnyye postroyeniya v ekologii i sistematike* (Classification constructions in ecology and taxonomy), Moscow: Nauka, 1980.

Blinova, E.I., Vilkova, O.Yu., Milyutin, D.M., and Pronina, O.A., *Metodicheskie rekomendatsii po uchetu zapasov promyslovykh gidrobiontov v pribrezhnoi zone* (Methodological Recommendations for the Inventory of Stocks of Commercial Aquatic Species in the Coastal Zone), Moscow: VNIRO, 2003.

Dulenin, A.A., The 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. 96–105. doi 10.1134/S1063074019020032

Dulenin, A.A., Distribution of macrophytobenthos in the sublittoral zone of the northwestern part of the Tatar Strait, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2008.

Dulenina, P.A., Biogeographic structure of the fauna of bivalve mollusks and the displacement of the northern boundaries of the range of some warm-water species in the northwestern part of the Tatar Strait, Sea of Japan, in *Aktual'nyye voprosy sovremennoy malakologii* (Actual problems of modern malacology: collection of articles. scientific. tr. Vseros. scientific. conf. with international participation, dedicated to the 100th anniversary of I.M. Li-kharev and P.V. Matekina), Belgorod: ID “Belgorod” NIU “BelGU”, 2017, pp. 25–29.

Dulenina, P.A. and Kolpakov, N.V., Species composition and distribution of macroepibenthos in the coastal zone of the northwestern Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 199, pp. 3–18. doi: 10.26428/1606-9919-2019-199-3-18

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

Kamenev, G.M., Biogeographic characteristics and distribution of bivalve molluscs on the shelf of the Commander Islands, in *Biologiya morskikh bespozvonochnykh* (Biology of marine invertebrates), Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1990, pp. 44–52.

Kafanov, A.I., *Dvustvorchatyye mollyuski shel'fov i kontinental'nogo sklona severnoy Patsifiki: annotirovannyi ukazatel'* (Bivalve mollusks on the shelf and continental slope of the North Pacific: annotated index), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1991.

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

Lutaenko, K.A., Fauna of bivalve mollusks of the Amur Bay (Sea of Japan) and adjacent areas. Part 2. Families Trapezidae — Periplomatidae. Ecological and biogeographic characteristics, *Byull. Dal'nevost. Malakologicheskogo O-va.*, 2003, vol. 7, pp. 5–84.

Nekrasova, M.I., Species composition, distribution, and seasonal dynamics of polychaete worms (Polychaeta) in Vostok Bay (Sea of Japan), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2008.

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.

Puzachenko, Yu.G., *Matematicheskiye metody v ekologicheskikh i geograficheskikh issledovaniyakh* (Mathematical Methods in Environmental and Geographic Research), Moscow: Izdatel'skiy tsentr «Akademiya», 2004.

Romeyko, R.V., Fauna and ecology of bivalve molluscs in the northwestern part of the Sea of Japan, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1985.

Skarlato, O.A., *Dvustvorchatye mollyuski umerennykh vod severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Bivalve Mollusks in Temperate Waters of the Northwestern Pacific Ocean), Leningrad: Nauka, 1981. [*Opredeliteli po faune SSSR* (Keys to the USSR fauna), Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, vol. 126]

Stepanov, V.N., *Osnovnyye cherty geologii i gidrologii Yaponskogo moraya* (Main features of the geology and hydrology of the Sea of Japan), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1961.

Chavtur, V.G. and Mazdygan, E.R., Vertical Distribution of Pelagic Ostracods (Myodocopa) in the Subantarctic and Antarctic Zones of the Australian–New Zealand Sector in the Southern Ocean, *Oceanology*, 2015 vol. 55, no. 2, pp. 231–240. doi 10.7868/S0030157415020033

Yavnov, S.V. and Sokolenko, D.A., Distribution and biology features of Grenland's serripes in Peter the Great Bay, Sea of Japan, in *Tezisy dokl. 4 mezhdunar. konf. "Morskie pribrezhnye ekosistemy: Vodorosli, bespozvonochnye i produkty ikh pererabotki"* (Proc. 4th Int. Conf. "Marine Coastal Ecosystems: Algae, Invertebrates and Products of Their Processing), Yuzhno-Sakhalinsk, 2011, pp. 122–123.

Bray, J.R. and Curtis, J.T., An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin, *Ecol. Monogr.*, 1957, vol. 27, no. 4, pp. 325–349. doi 10.2307/1942268

Ito, K., Distribution of molluscan shells in the costal areas of Chuetsu, Kaetsu and Sado Island, Niigata Prefecture, Japan, *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, 1989, no. 39, pp. 37–133.

Ito, K., Matano, Y., Yamada, Y., and Igarashi, S., Shell species caught [by] S/S Rokko-Marui off the coast [of] Ishikawa Prefecture, *Bull. Ishikawa Prefect. Fish. Exp. Stn.*, 1986, no. 4, pp. 1–179.

Kamenev, G.M., Bivalve molluscs of the abyssal zone of the Sea of Okhotsk: Species composition, taxonomic remarks, and comparison with the abyssal fauna of the Pacific Ocean, *Deep-Sea Res., Part II*, 2018, vol. 154, pp. 230–248. doi 10.1016/j.dsr2.2017.10.006

Kamenev, G.M., Genus *Parvithracia* (Bivalvia: Thraciidae) with descriptions of a new subgenus and two new species from the northwestern Pacific, *Malacologia*, 2002, vol. 44, no. 1, pp. 107–134.

Kamenev, G.M., Species composition and distribution of bivalves in bathyal and abyssal depths of the Sea of Japan, *Deep-Sea Res., Part II*, 2013, vol. 86–87, pp. 124–139. doi 10.1016/j.dsr2.2012.08.004

Kamenev G.M. and Nadtochy, V.A., Species of *Macoma* (Bivalvia: Tellinidae) from the Pacific coast of Russia, previously described as *Abrina* (Bivalvia: Semelidae), *Malacologia*, 1999, vol. 41, no. 1, pp. 209–230.

Kamenev, G.M. and Nekrasov, D.A., Bivalve fauna and distribution in the Amur River estuary — a warm-water ecosystem in the cold-water Pacific region, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2012, vol. 455, pp. 195–210.

Lutaenko, K.A., Additional data on the fauna of bivalve mollusks of Russian Continental Coast of the Sea of Japan: Middle Primorye and Nakhodka Bay, *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 1999, vol. 38, no. 5/6, pp. 255–286.

Lutaenko, K.A. and Noseworthy, R.G., *Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea)*, Vladivostok: Dalnauka, 2012.

Hammer, Ø., *PAST: Paleontological statistics. Version 3.11. Reference manual*, Oslo: Natural History Museum. University of Oslo, 2015.

Поступила в редакцию 27.05.2020 г.

После доработки 17.08.2020 г.

Принята к публикации 20.08.2020 г.