

Федеральное агентство научных организаций
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения Российской академии наук

На правах рукописи

ЛАВРЕНТЬЕВА АННА ВАДИМОВНА

**ФАУНА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЛУБОКОВОДНЫХ КУМОВЫХ РАКОВ
(CRUSTACEA: CUMACEA) В НЕКОТОРЫХ РАЙОНАХ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА**

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Кандидат биологических наук
Малютина Марина Валентиновна

Владивосток – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	12
1.1. Основные сведения по биологии и экологии кумовых раков.....	12
1.2. История изучения фауны кумовых раков северо-западной части Тихого океана.....	15
1.3. Физико-географическая характеристика Японского моря	21
1.4. Физико-географическая характеристика Курило-Камчатского района.....	31
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	37
2.1. Общая характеристика работ в экспедиции SoJaBio.....	37
2.2. Общая характеристика работ в экспедиции KuramBio	41
2.3. Характеристика эпибентосного салазочного трала (С-EBS).....	45
2.4. Отбор проб эпибентосным салазочным тралом.....	48
2.5. Пробы кумовых раков, собранные НИС "Витязь"	49
2.6. Обработка проб в лаборатории.....	50
3. ДОЛЯ КУМОВЫХ РАКОВ В ГЛУБОКОВОДНЫХ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВАХ	54
3.1. Доля кумовых раков в макробентосе батиаля и псевдоабиссали Японского моря (по материалам экспедиции SoJaBio)	55
3.2. Доля кумовых раков в макробентосе Курило-Камчатского желоба и прилегающей океанической абиссали (по материалам экспедиции KuramBio)	62
4. ФАУНА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КУМОВЫХ РАКОВ В БАТИАЛИ И ПСЕВДОАБИССАЛИ ЯПОНСКОГО МОРЯ	69

5. ФАУНА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КУМОВЫХ РАКОВ В АБИССАЛИ КУРИЛО-КАМЧАТСКОГО РАЙОНА	86
6. ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЛУБОКОВОДНЫХ КУМОВЫХ РАКОВ	100
7. СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ КУМОВЫХ РАКОВ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКЕ	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	158
ВЫВОДЫ.....	163
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	165
ПРИЛОЖЕНИЕ	196

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Кумовые раки (Cumacea) – отряд высших раков надотряда Peracarida, который является одним из доминирующих по видовому богатству и численности таксонов макробентоса. В настоящее время известно около 1650 видов кумовых раков (www.marinespecies.org, 2015), они населяют все глубины – от литорали до глубоководных желобов и являются обычным компонентом донной фауны. Однако, в отличие от хорошо изученной шельфовой, глубоководная фауна кумовых северо-западной части Тихого океана исследована очень слабо.

Глубоководная часть Мирового океана (батиаль и абиссаль) – самый протяженный и наименее изученный биотоп на планете. Во многом это объясняется его труднодоступностью и затратностью глубоководных исследований. Большой прорыв в изучении абиссальных глубин Мирового океана произошел в последние 15 лет благодаря международному проекту CeDAMar (Census of Diversity of Abyssal Marine Life – Учет биоразнообразия абиссальной морской жизни): в исследование вовлечено 56 институтов из 17 стран, проведено более 10 экспедиций, описано более 1200 видов (<http://www.cedamar.org>).

Известно, что основное население батии и абиссали – это мелкие подвижные макробентосные организмы длиной от 1 до 10 мм, которые плохо улавливаются традиционными орудиями лова (тралами и дночерпателями). Эпибентосный салазочный трал – современный прибор, сконструированный для сбора эпибентосной макрофауны (Brandt et al., 2013; 2015). В северо-западной Пацифике он был впервые применен в экспедиции SoJaBio (2010), а затем – в KuramBio (2012), и благодаря эффективности сборов количество известных в этих районах глубоководных макробентосных организмов было увеличено в несколько раз (Malyutina, Brandt, 2013; Brand, Malyutina, 2015).

Экспедицией SoJaBio был собран материал из батии и псевдоабиссали Японского моря – глубоководной котловины, связанной с соседними

глубоководными районами мелководными проливами. Во время оледенения в плейстоцене море оказалось полностью изолировано, что стало причиной массового вымирания глубоководной фауны (Oba et al., 1991; Tyler, 2002). В настоящее время котловина Японского моря заполнена обогащенной кислородом холодной и менее соленой, чем в соседних океанических районах, водной массой. (Дерюгин, 1939; Леонов, 1960; Зенкевич, 1963; Tyler, 2002; Лучин, Манько, 2003). Батиаль и псевдоабиссаль Японского моря является естественной моделью глубоководной изолированной экосистемы, находящейся на ранних стадиях заселения.

Открытая океаническая абиссаль, примыкающая к Курило-Камчатскому желобу, населена древней глубоководной фауной. Курило-Камчатский район соединен глубоководными проливами с Охотским и Беринговым морями, благодаря чему возможен взаимный обмен фаунами.

Кумовые раки повсеместно распространены в океане, способны формировать скопления высокой численности – тысячи экземпляров на квадратный метр, а также не имеют пелагической личинки и ведут зарывающийся образ жизни. Это делает их удобным объектом для изучения пространственного распространения, путей расселения глубоководных таксонов, влияния времени и изоляции на формирование глубоководных экосистем.

Степень разработанности выбранной темы. Глубоководные районы Мирового океана исследованы неравномерно. Батиаль и абиссаль Атлантики и Антарктики, южной Пацифики были изучены рядом экспедиций. В северо-западной части Тихого океана глубоководные биологические исследования проводились НИС «Витязь» в прошлом столетии в 1949, 1953–1955, 1957 и 1966 гг. В 2010 г. глубоководная экспедиция SoJaBio впервые в северо-западной Пацифике выполнила бентосную съемку на современном техническом уровне по стандартизированным методам CeDAMar.

Фауна кумовых раков шельфа Японского моря была изучена достаточно полно (Ломакина, 1955, 1958; Gamô, 1958, 1960a, b, c, 1961, 1962a, b, 1963b,

1964a, b, c, d, 1965a, b, 1967a, b, c, d, 1968b, 1969, 1976, 1980, 1986a, b, 1987a; Harada, 1959, 1960, 1962a, 1964, 1967b; Василенко, 1985; Василенко, Царева, 1990; Kang, Lee, 1995a, b; Lee, Lee, 1997, 1998, 1999, 2001, 2003, 2007, 2012; Park et al., 1998; Hong et al., 1998; Hong, Park, 1999; Park, Hong, 1999; Царева, 2001; Lee et al., 2002, 2003, 2008, 2011; Царева и др., 2013), в то время как континентальный склон и глубоководный бассейн моря оставались практически не исследованными. Эта неравномерность изученности является следствием разницы в полноте сбора материала. До экспедиции SoJaBio в Японском море на глубине более 500 м было известно только 15 видов кумовых раков (Ломакина, 1958; Gamô, 1999; Vassilenko, Tzareva, 2004).

В сборах НИС «Витязь» из Курило-Камчатского района обнаружена богатая фауна, описанная во множестве публикаций. Однако кумовые раки этого района практически не были изучены и по литературным данным до экспедиции KuramBio было известно только 2 вида (Ломакина, 1958; Беляев, 1989).

Слабая изученность глубоководной фауны кумовых раков северо-западной части Тихого океана, единичные находки обитающих здесь видов не дают представления о реальном видовом богатстве отряда Cumacea и не позволяют делать биогеографические и филогеографические обобщения.

Целью данной работы является изучение состава и распространения фауны глубоководных кумовых раков в открытых и изолированных районах северо-западной части Тихого океана.

Задачи исследования включали:

1. Определить видовой состав, таксономическую структуру фауны, оценить разнообразие и распределение кумовых раков в двух глубоководных районах северо-западной Пацифики: изолированной котловине Японского моря (по сборам экспедиции SoJaBio (2010 г.) и открытой океанической абиссали, примыкающей к Курило-Камчатскому желобу (KuramBio (2012 г.)).

2. Исследовать распространение надвидовых таксонов отряда Cumacea в северо-западной Пацифике на основе собственных и литературных данных.

3. Изучить влияние абиотических факторов на распределение глубоководных кумовых раков северо-западной части Тихого океана.

4. Выяснить долю кумовых раков среди ракообразных надотряда Peracarida в глубоководных районах Мирового океана.

Научная новизна. В основе работы лежит материал уникальных комплексных международных глубоководных экспедиций SoJaBio (2010 г.) и KuramBio (2012 г.), в которых впервые в северо-западной Пацифике применён эпибентосный салазочный трал, сконструированный для сбора макробентоса.

Впервые проведено комплексное изучение батимальной и псевдоабиссальной фауны кумовых раков континентального склона и глубоководного бассейна Японского моря.

Впервые изучен таксономический состав и распределение кумовых раков абиссали, примыкающей к Курило-Камчатскому желобу.

Впервые проанализирован состав и особенности распределения кумовых раков в изучаемых акваториях в зависимости от абиотических условий, установлена роль отряда Cumacea среди ракообразных надотряда Peracarida.

Впервые изучено распределение родов отряда Cumacea в северо-западной части Тихого океана. В исследованном районе впервые зарегистрированы шесть родов кумовых раков: описан новый для науки род *Abyssoleucon* Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015; виды родов *Pseudoleptostyloides* и *Platycuma* впервые обнаружены в Тихом океане; представители родов *Cyclaspoides*, *Bathylamprops* и *Styloptocuma* впервые собраны в северной Пацифике. Описано 8 новых видов глубоководных кумовых раков (Лаврентьева, Царева, 2013; Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015; Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015).

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют известные представления о видовом богатстве и разнообразии фауны кумовых раков северо-западной части Тихого океана. На примере кумовых раков показаны закономерности распространения глубоководной фауны, что может быть спроецировано на другие макробентосные организмы, зарывающиеся в поверхностный слой грунта и не имеющие пелагической личинки. Полученные в работе данные о фауне кумовых раков двух соседних глубоководных бассейнов, обладающих разным геологическим прошлым, важны для понимания путей расселения глубоководных таксонов и влияния изоляции на формирование глубоководных экосистем.

Методология и методы диссертационного исследования. Сбор материала в экспедициях SoJaBio и KuramBio осуществлялся в соответствии с общепринятыми стандартными методиками CeDaMar: для сбора макрофауны использовали эпибентосный салазочный трал, оснащенный фото- и видеокамерами и CTD-сенсорами для замера физико-химических параметров среды.

В данной работе были применены общепринятые в мире методики таксономической обработки материала. Предварительная сортировка по таксонам осуществлялась на ледяных камерах с использованием стереомикроскопов различных моделей. Рисунки кумовых раков выполнены с использованием стереомикроскопов SteREO Discovery.V8 (Carl Zeis), SteREO Discovery.V12 (Carl Zeis) и микроскопов Laboval 4, Olympus CX31, оснащенных рисовальными аппаратами. Карандашные рисунки отсканированы и сохранены в цифровом формате, а окончательные рисунки сделаны с использованием графического планшета Wacom Intuos3 A4. Часть материала была исследована на сканирующем электронном микроскопе Zeiss Evo 40 в Дальневосточном центре электронной микроскопии ИБМ ДВО РАН.

Положения, выносимые на защиту:

1. На примере кумовых раков показано, что первыми колонизаторами изолированной глубоководной котловины Японского моря являются виды эврибатных широкораспространенных таксонов.

2. Фауна кумовых раков абиссали Мирового океана представлена видами из широкораспространенных как глубоководных, так и эврибатных родов.

3. Для абиссальных кумовых раков, как и для других ракообразных надотряда Peracarida (Isopoda, Amphipoda), ультраабиссальные глубины являются биогеографическим препятствием для расселения.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов исследования обеспечена применением современного орудия сбора – эпибентосного салазочного трала, сконструированного для улавливания мелкой и подвижной бентосной макрофауны; объемом проанализированного нового материала (105 проб, 5762 экземпляра) и использованием литературных данных (309 литературных источников).

Таксономическая обработка материала проводилась по общепринятым в мире методикам. Определение видовой принадлежности выполнено с использованием отечественных и зарубежных определителей и статей. При возникновении спорных вопросов проводилось сравнение изучаемого материала с коллекциями музеев Института биологии моря ДВО РАН, Зоологического института РАН и Зоологического музея Университета Гамбурга. Качество идентификации подтвердили ведущие специалисты по группе кумовых раков Уте Мюленхардт-Зигель (Dr. Ute Mühlenhardt-Siegel) и Л.А. Царева.

Описание новых видов проводилось с подготовкой подробных рисунков и фотографий при помощи светооптического и сканирующего электронного микроскопов, в соответствии с современными стандартами, следуя общепринятым для группы методам.

Для проведения анализа данных результаты исследования были скомпонованы в виде графиков и таблиц.

Личный вклад автора заключается в сборе, фиксации и обработке материала в ходе экспедиции KuramBio (2012 г.); таксономической работе: идентификации материала, описании новых видов и рода; выполнении статистической и графической обработки полученных данных, их анализа, обобщения и сопоставления с имеющимися литературными данными, а также в подготовке публикаций.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на Российско-Германском рабочем совещании «Взгляд в будущее II» – глубоководные исследования северо-западной Пацифики (Russian-German Workshop “Future Vision II” – Deep-Sea Investigations in the Northwestern Pacific) (Владивосток, 2013); на собрании стипендиатов Лаборатории Отто-Шмидт (Otto-Schmidt-Laboratory Fellowship meeting) (Санкт-Петербург, 2013, январь 2014, декабрь 2014); Российско-Китайском билатеральном симпозиуме по изучению влияния глобальных изменений на состояние морских экосистем в северо-западной части Тихого океана (Marine Ecosystems under the Global Change in the Northwestern Pacific) (Владивосток, 2012); региональной научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых учёных по естественным наукам (Владивосток, 2014); I межрегиональной молодежной школе-конференции «Актуальные проблемы биологических наук» (Владивосток, 2013); на семинаре в Зоологическом институте и музее Университета Гамбурга (Zoologisches Institut und Zoologisches Museum Universität Hamburg, 2013); на ежегодных научных конференциях ИБМ ДВО РАН (Владивосток, 2013, 2014, 2015).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ. Из них 5 печатных статей в журналах, входящих в международную реферативную базу данных и систему цитирования Web of Science и 5 тезисов.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы, а также приложения. Объём диссертации составляет 209 страниц. Работа проиллюстрирована 37 рисунками и 12 таблицами. Список литературы состоит

из 309 наименований, из них 228 на иностранных языках. Приложение на 14 страницах представлено таблицей.

Благодарности. Сердечно благодарю своего научного руководителя к.б.н. М.В. Малютину за помощь и ценные советы на всех этапах исследования. Отдельную благодарность выражаю Л.А. Царевой за обучение основам таксономии кумовых раков. Особую признательность выражаю д.б.н. А.В. Чернышеву за помощь в осмыслении и оформлении диссертационной работы. Я хочу выразить благодарность д.б.н., проф. В.Г. Чавтуру за ценные замечания и конструктивную критику. Выражаю огромную признательность к.б.н. Г.М. Каменеву, оказавшему помощь в использовании статистического пакета PRIMER. Большое спасибо сотрудникам лаборатории морских исследований ЗИН РАН и особенно к.б.н. В.В. Петряшеву за помощь и содействие на практическом этапе выполнения работы. Особую благодарность выражаю руководителю с немецкой стороны экспедиций SoJaBio, KuramBio и SokhoBio проф. Ангелике Брандт (Prof. Dr. Angelika Brandt) и великолепному специалисту по группе кумовых раков Уте Мюленхардт-Зигель (Dr. Ute Mühlenhardt-Siegel) за ценные советы и рекомендации. Выражаю огромную благодарность всем сотрудникам лаборатории хорологии ИБМ ДВО РАН за помощь и поддержку, оказанную в ходе подготовки и проведения работы. Хочется поблагодарить всех сотрудников ИБМ ДВО РАН, кто тем или иным образом содействовал выполнению работы.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы «Биоразнообразие Мирового океана: состав и распределение биоты» (№ госрегистрации 115081110047); а также при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-01431); Российского научного фонда (грант № 14-14-00232; грант № 14-50-00034); Программы фундаментальных исследований ДВО РАН «Дальний Восток» (проект № 15-П-6-089).

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Основные сведения по биологии и экологии кумовых раков

Практически все известные кумовые раки – обитатели морей и океанов, но также известно 24 солоноватоводных и пресноводных вида, 19 из которых – эндемы Понто-Каспийского бассейна (Царева и др., 2013). Кумовые раки встречаются главным образом на илистых и песчаных, а также изредка, гравийных грунтах. Некоторые виды обитают в фитоценозах, например в Японском море – *Dimorphostylis sculptureensis* (Царева и др., 2013). Многие виды специализированного тепловодного семейства Nannastacidae связаны с губками, мшанками, кораллами и другими эпибентосными организмами. Все кумовые – свободноживущие, паразитов среди них нет (Царева и др., 2013).

Образ жизни. Большую часть жизни кумовые проводят, зарывшись в поверхностный слой грунта. Опускаясь на дно, кумовый рак загибает вверх брюшко и передний конец тела и начинает разгребать грунт переоподами 3–5, помогая себе зарываться изгибающимся в разные стороны брюшком. Все тело погружается в грунт, а на уровне поверхности грунта остаются конец псевдорострума с сифональной трубкой и передняя пара переоподов. У некоторых видов над грунтом торчат и концы уроподов (Ломакина, 1958). Многие виды кумовых раков совершают суточные вертикальные миграции. Самки гребут наружными ветвями переоподов, а самцы, кроме того, плеоподами. Плаванию помогает также изгибание и распрямление брюшка. Благодаря более мощному двигательному аппарату самцы передвигаются вдвое быстрее самок. При температуре воды 12 °С самец *Pseudocuma longirostris* длиной 3 мм всплывает вверх со скоростью 1 м в 45 с. Большая быстрота движений самцов и их длинные богатые чувствительными органами задние антенны служат приспособлениями, позволяющими им активно отыскивать самок (Царева и др., 2013). Кроме того, глаза и наружные ветви грудных ног у самцов часто бывают развиты сильнее, чем у самок.

Питание. Кумовые раки питаются главным образом детритом и одноклеточными организмами, находящимися в иле и песке (Царева и др.,

2013). Виды, живущие в песчаном грунте, переоподами 1 и максиллипедами 3 подгребают к ротовому отверстию отдельные песчинки (Ломакина, 1958). Мандибулы и максиллы счищают с песчинок налет из водорослей и бактерий, служащих пищей рачкам. Некоторые кумовые могут использовать таким образом частицы грунта, не уступающие по размерам их карапаксу. "Обработанные" частицы отбрасываются назад через голову (Ломакина, 1958). Виды, живущие на мягком илистом грунте, непрерывно фильтруют ил при помощи многочисленных щетинок на ротовых частях и переоподах. Бактерии и находящиеся в грунте разные органические частицы поедаются, а минеральные частицы направляются вперед между основаниями передних антенн. На примере антарктических кумовых было показано, что значительную часть рациона у них составляют диатомовые водоросли – бентосные у мелководных форм и планктонные у глубоководных (Blazewicz-Paszkowycz, Ligowski, 2002). Жирнокислотный анализ губоководных кумовых также выявил, что основу их рациона составляет фитодетрит (Würzberg et al., 2011). У кумовых раков рода *Campylaspis* мандибулы преобразованы в особые сверлящие органы, также в их кишечнике обнаружены остатки фораминифер, полихет и мелких ракообразных (Würzberg et al., 2011). Известно 2 вида рода *Gynodiastylis*, живущие в слизистых трубках, инкрустированных частичками грунта (Gerken, 2001).

Размножение и развитие. Кумовые раки, как и все перакариды – животные с прямым развитием, вынашивающие яйца в выводковой камере (Ломакина, 1958). Для кумовых характерен выраженный половой диморфизм, связанный с большей подвижностью самцов (Царева и др., 2013). Карапакс у самцов обычно вооружен слабее, чем у самок, а глаза развиты сильнее. Переоподы самцов несут многочисленные перистые щетинки и большее, чем у самок, количество наружных ветвей (Царева и др., 2013). Кроме того, у многих видов кумовых раков самцы имеют плеоподы, которые у самок отсутствуют. Самки вынашивают оплодотворенные яйца в выводковой сумке (марзупиуме). У некоторых видов рода *Ginodiastylis* половой диморфизм выражен очень слабо, самки и самцы внешне мало различимы (Царева и др., 2013).

В период размножения самцы активно плавают в поисках самок, особенно в сумеречное и ночное время, часто формируя большие скопления в поверхностных слоях воды. Кумовые раки, обитающие на мелководье в умеренных широтах, обычно размножаются 2–3 раза в году, а общая продолжительность их жизни, как правило, не превышает года. Виды, живущие на глубинах и в арктических широтах, обычно живут дольше и размножаются раз в году (Царева и др., 2013).

Перед копуляцией самец укрепляется на спинке самки, удерживая ее за панцирь максиллипедами и переоподами 1, часто несущими специальные приспособления (коготки, щетинки). В лабораторных условиях было установлено, что самцы могут оставаться прикрепленными к самке до 4 месяцев, при этом самка сохраняет обычное поведение и продолжает питаться (Царева и др., 2013). Перед копуляцией происходит линька самки, во время которой самцы помогают самкам освободиться от старого хитинового покрова. После линьки выводковая камера достигает своего полного развития, а замкнутые до этого яйцеводы открываются наружу выходным отверстием у основания переоподов 3, делая возможным оплодотворение и откладку яиц (Ломакина, 1958). У самцов нет копулятивных органов и сперма выходит наружу через две поры на вентральной стороне переонита 5. Исключение составляют виды родов *Phalloseucon*, *Pseudeudorella*, *Campylaspenis*, *Archaeocuma* и *Afroleucon*, у самцов которых на переоне имеется пара пениальных придатков (Царева и др., 2013). Самцы после окончания брачного периода погибают. Самки же, после вынашивания потомства, могут размножаться повторно (Царева и др., 2013).

Оплодотворенные яйца развиваются в течение 1–3 месяцев в выводковой камере. Количество вынашиваемых самкой яиц варьирует от 3–5 до 200–240 у некоторых видов рода *Diastylis*. Все развитие зародыша проходит в выводковой камере (Царева и др., 2013).

Выходящая из яиц молодь (*manca larva*) сходна со взрослыми особями, отличаясь от них меньшим размером, более слабо развитой скульптурой

карапакса и отсутствием переоподов 5. Выделяют до 9 стадий развития: 1-я и 2-я стадии «манса larva», 5 ювенильных стадий; у самцов 8-я стадия завершающая, а у самок еще одна линька предшествует откладке яиц и может повторяться при цикле размножения (Царева и др., 2013). На примере *Nippoleucon hinumensis* было показано, что число ювенильных стадий может варьировать в пределах одного вида (Akiyama, Yamamoto, 2004a, b). От вылупления до полового созревания кумового рака может пройти до года (Царева и др., 2013).

Ввиду массовости кумовые занимают значимое место в рационе многих бентосоядных рыб, являясь важным звеном морской пищевой цепи, составляя до 100% содержимого желудка, что особенно важно для молоди, неспособной употреблять в пищу более крупные организмы (Ломакина, 1958). *Lamprops korroensis*, единственный пресноводный вид на Дальнем Востоке, является одним из основных объектов питания молоди тихоокеанских лососей (Ломакина, 1958). Кумовые раки составляют до 100% рациона сеголеток тихоокеанского палтуса (Holladay, Norcross, 1995). На кумовых раков приходится существенная доля от биомассы кормового бентоса рациона некоторых бентосоядных китообразных (например, в районе нагула охотско-корейской популяции серого кита кумовые образуют скопления более 92000 экз/м²) (Фадеев, 2002). Ими также питаются некоторые глубоководные декаподы и прибрежные птицы (например, *Calidris mauri*) (Царева и др., 2013). Учитывая важное для рыб кормовое значение кумовых, их акклиматизируют в некоторых водохранилищах. Так, *Pseudocuma cercaroides* была перевезена в Днепровское водохранилище, где прижилась и размножилась (Ломакина, 1958).

1.2. История изучения фауны кумовых раков северо-западной части Тихого океана

Впервые кумовые раки упомянуты в работе «Biblia Naturae» (1737, цит. по: Holthuis, 1964) голландского натуралиста Яна Сваммердама (Jan Swammerdam). Отряд кумовых ракообразных известен с 1780 г., когда русский

натуралист Иван Иванович Лепехин описал вид «*Oniscus scorpioides*» (сейчас *Diastylis scorpioides*) (Lepechin, 1780, цит. по: Ломакина, 1958). До этого момента многие ученые считали кумовых одной из личиночных стадий декапод. В середине XIX в. кумовые были описаны как отдельный отряд ракообразных датским ученым Хенриком Крёйером (Krøyer, 1846). Название Cumasea происходит от греческого слова «κύμα» – зародыш.

Отряд Cumasea всегда был достаточно слабо изученной группой ракообразных. В начале XIX в., как упомянуто выше, основной причиной этого являлось мнение, что они являются личиночной стадией других групп ракообразных. С момента полного признания кумовых раков как отдельного отряда получение знаний об этой группе шло очень медленно. Основной вклад в их изучение, составление описаний основных семейств и родов кумовых ракообразных внесли норвежский морской биолог и зоолог беспозвоночных Георг-Оссиан Сарс (Georg Ossian Sars) и шотландский карцинолог Уильям-Томас Кальман (William Thomas Calman) (в конце XIX в.), а также британский зоолог Томас Роско Редд Стеббинг (Thomas Roscoe Rede Stebbing) и немецкий зоолог Карл Вильгельм Эрих Циммер (Carl Wilhelm Erich Zimmer) (в начале XX в.) (Ломакина, 1958). Таким образом, спустя пятьдесят лет после выделения отряда Cumasea было описано около 100 видов. К сожалению, на сегодняшний день в мире насчитывается менее 10 активно публикующихся специалистов по данной группе ракообразных, однако знания о фауне кумовых раков растут, ежегодно выходят описания более 20 видов и сейчас науке известно более 1650 описанных видов кумовых раков (рис. 1).

Российских исследователей, изучавших отряд кумовых раков, было немного, но их вклад в развитие мировой карцинологии, несомненно, очень значим. Яков Авадьевич Бирштейн (совместно с Н.Н. Романовой) исследовал фауну кумовых раков Каспийского моря (Бирштейн, Романова, 1968). Александр Николаевич Державин обработал сборы кумовых раков камчатской экспедиции, описал несколько видов и подвидов Cumasea, в том числе *Lamprops korroensis* – единственный вид семейства Lampropidae, обитающий в

пресных и солоноватых водоемах, а также описал ряд кумовых из дельты Волги (Державин 1923, 1925, 1926, 1930, 1951). Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской (совместно с Н.Н. Романовой) описал новый вид и род кумовых раков из Каспийского моря (Мордухай-Болтовской, Романова, 1973). В 50-х годах прошлого века Наталией Борисовной Ломакиной были осуществлены целенаправленные исследования фауны кумовых раков морей Дальнего Востока, результаты которых изложены в монографии из серии «Определители по фауне СССР» (1958). Вид *Makrokyllindrus vitiasi* Lomakina, 1958 описан ей из Курило-Камчатской впадины с глубины 2840 м (Ломакина, 1958).

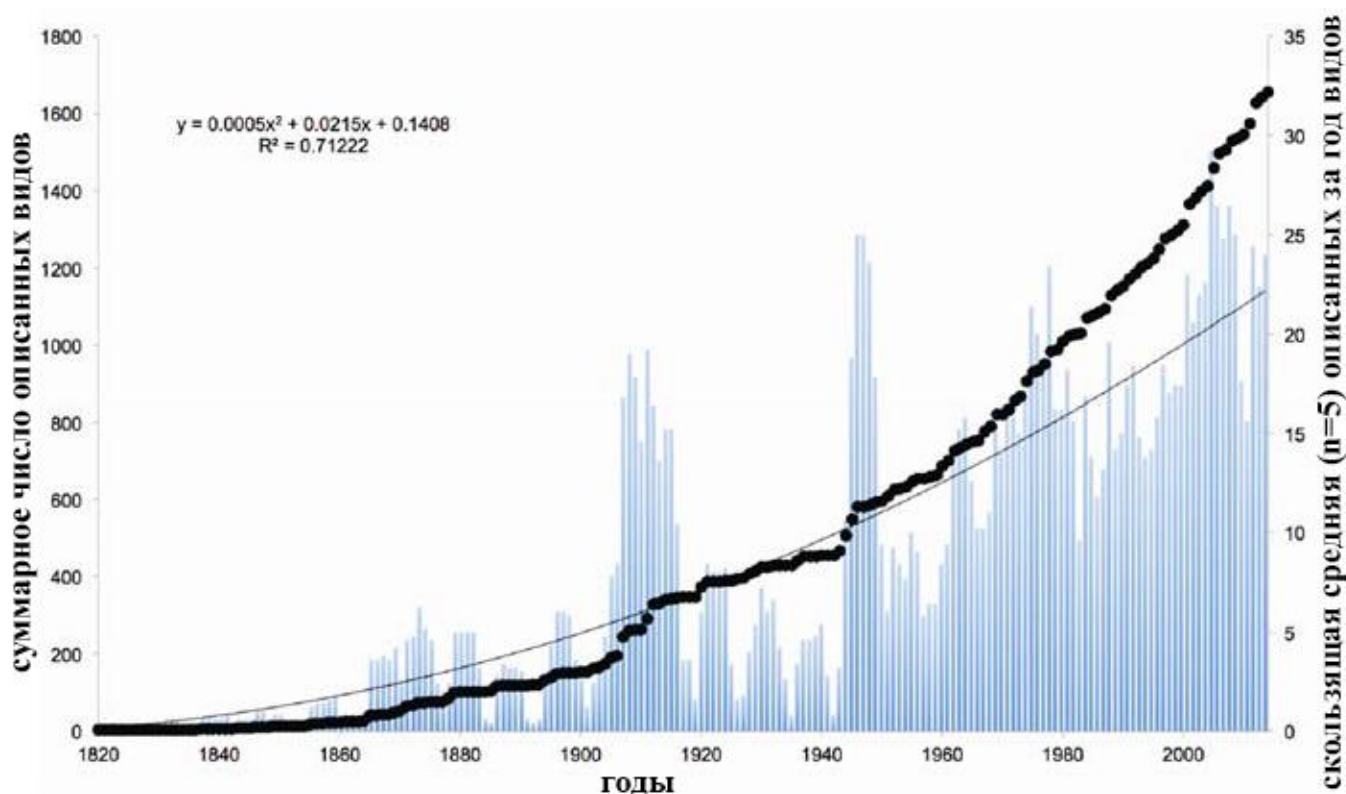


Рисунок 1 – Тенденции накопления знаний о мировой фауне кумовых раков. Черная толстая линия показывает суммарное число описанных видов. Синие гистограммы показывают скользящую среднюю (за 5 лет) числа описанных за год видов, тонкая черная линия – линия тренда этой скользящей средней (по: Corbera, 2015)

Стэлла Владимировна Василенко исследовала фауну кумовых раков северных морей, Северного Ледовитого океана и дальневосточных морей (Vassilenko, 1989; Василенко, 1990, 2002, 2004; Vassilenko, Brandt, 1996).

Людмила Александровна Царева изучала фауну кумовых раков российских вод Японского моря, особенно тщательно исследовав залив Петра Великого (Царева, 1999, 2001, 2004). Всего С.В. Василенко и Л.А. Царева описали 9 видов из залива Петра Великого, а также выявили 4 новых вида в материалах, собранных в батиалях Японского моря: *Diastylis moskalevi*, *Paraleptostylis vityazi*, *Eudorella bathyalis*, *Campylaspis pisum* (Tzareva, Vassilenko, 1993, 2006; Vassilenko, Tzareva, 2004, 2009). Идея обобщить все имеющиеся данные по кумовым ракам российских вод Японского моря принадлежала С.В. Василенко, и в 2004 г. началась обработка материалов из северной части Японского моря. После нескольких лет кропотливой работы, в 2013 г., был опубликован десятый том определителя «Биота российских вод Японского моря», посвященный отряду Cumacea (Царева и др., 2013). В определителе приводятся данные по 69 видам и подвидам кумовых раков, населяющим российские воды Японского моря. В нем расширен вертикальный диапазон для некоторых видов с учетом новых данных экспедиции SoJaBio и для глубины более 450 м указано 29 видов.

В 2013 г. опубликован список видов кумовых раков дальневосточных морей России, включающий 79 видов (Petryashov et al., 2013).

Макробентос дальневосточных морей исследовали в многочисленных экспедициях сотрудники Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (ТИНРО-Центра), однако основное внимание они уделяли промысловым беспозвоночным, в связи с чем опубликованные данные по кумовым ракам весьма скудны и включают лишь распределения плотности и биомассы (Надточий и др., 2004, 2005, 2008).

Первая находка кумовых раков в японских водах была сделана в 1879 году – *Heterocuma sarsi* Miers, 1879 и *Heterocuma sarsi* var. *granulata* Miers, 1879 (Gamô, 1976). Дальнейшие исследования кумовых раков Японии и прилегающих вод проводили Кальман (Calman, 1907, 1910, 1911, 1912), Циммер (Zimmer, 1921, 1943), Державин (1923, 1926), Марукава (Marukawa, 1927), Уэно (Uéno, 1933) и Фаге (Fage, 1945).

Во второй половине XX в. кумовых раков северо-западной части Тихого океана активно исследовали японские и корейские ученые. С 1959 по 1967 г. японский ученый Харада опубликовал ряд работ, посвященных отряду Cumacea, из них пять статей с описанием фауны кумовых раков Японских вод (Harada, 1959, 1960, 1962a, 1964, 1967b), работа по изучению жизненного цикла кумовых (Harada, 1967a) и статья по материалам японской глубоководной экспедиции (Harada, 1962b). На глубине 2350 м в прилегающей к Японии батииали Японского моря было обнаружено два вида кумовых раков: *Makrokyllindrus jedsi* Harada, 1962 и *Diastylis dalli* Calman, 1912 (Harada, 1962b).

Огромный вклад в изучение фауны кумовых раков внес японский исследователь Гамо. Он опубликовал около 50 работ, из которых большая часть посвящена описанию новых видов с литорали и сублиторали Японских островов (Gamô, 1958, 1960a, b, c, 1961, 1962a, b, 1963b, 1964a, b, c, d, 1965a, b, 1968a, b, 1969, 1976, 1980, 1986a, b, 1987a). Первые свои работы Гамо обобщил в цикле из трех статей "Studies on the Cumacea (Crustacea, Malacostraca) of Japan" (Gamô, 1967c, d, 1968b).

Ряд статей Гамо посвятил описаниям новых видов из Японского желоба. Было обнаружено 15 новых видов из 10 родов: *Paralamprops* (1 вид), *Makrokyllindrus* (3 вида), *Leptosylis* (1 вид), *Leptostyloides* (1 вид), *Paraleucon* (1 вид), *Leucon* (1 вид), *Bathycuma* (3 вида), *Vemakylindrus* (2 вида), *Hemilamprops* (1 вид), *Campylaspis* (1 вид) (Gamô, 1971, 1984, 1985b, 1987b, 1988a, b, 1989b, 1990). Также он опубликовал несколько работ с описаниями батииальных кумовых раков, собранных к востоку от Японских островов (Gamô, 1967a, 1974, 1975, 1977, 1985a, 1987a, 1997, 1998, 1999, 2001) и четыре новых вида кумовых из жёлоба Окинава (Gamô, 1989a, 1992).

Еще один японский специалист, Тадаши Акияма, опубликовал ряд работ по биологии кумовых раков, подробно исследовал жизненный цикл мелководного вида *Nippoleucon hinumensis* (Gamô, 1967), обитающего у побережья Японии (Akiyama, Yamamoto, 2004a, b). Он изучал влияние приливов и циркадных ритмов на плавательную активность вида *Dimorphostylis*

asiatica Zimmer, 1908 (Akiyama, Yoshida, 1990; Akiyama, 1995, 2004), а также синхронизацию биологических ритмов с приливно-отливными явлениями и изменение плавательной активности ракообразных в течение суток (Akiyama, 1991, 1997).

Акияма и Гамо детально исследовали таксономически сложный род *Eudorella* и описали несколько видов, обитающих в водах вокруг Японских островов (Akiyama, Gamô, 2005, 2006, 2012).

Акияма опубликовал ряд работ по кумовым ракам, населяющим глубоководные районы Тихого океана: описал новый род *Pseudopicrocuma* из желоба Окинава и 2 новых вида из рода *Atlantocuma* из батииали к югу от Хонсю (Akiyama, 2012), 3 новых для науки вида из рода *Dimorphostylis*, обитающие в нижней сублиторали – верхней батииали к югу от Хонсю и в Восточно-Китайском море (Akiyama, 2011). Совместно с Сарой Геркен описал 7 новых видов рода *Petalosarsia* из батииали разных районов Тихого океана (Akiyama, Gerken, 2012). Им была изучена коллекция глубоководных кумовых раков из батииали и абиссали Тихого океана к северу от Хонсю. На глубинах 249–5367 м Акияма обнаружил 27 видов из семейств Bodotriidae, Leuconidae, Nannastacidae и Diastylidae: более половины видов идентифицированы до видового уровня, описан новый вид *Platycuma japonicum* Akiyama, 2009, 7 видов определены до рода и, вероятно, также являются новыми для науки, видовая принадлежность еще 2 видов вызывает у автора сомнения (Akiyama, 2009). В материалах экспедиции рейса КТ-11-9 на НИС «Tansei-maru» в прилегающей к Японии батииали Японского моря было обнаружено 26 видов из 11 родов и 5 семейств. В статье дано описание 2 новых видов (*Campylaspis brevirostris* Akiyama, 2014 и *Cumella tanseiae* Akiyama, 2014), 7 видов определены до видового уровня, 4 вида определены, но имеются некоторые отличия от типичных представителей, что вызвало у автора некоторые сомнения, и 13 видов определены только до родового уровня и, вероятно, являются новыми для науки (Akiyama, 2014).

Корейские ученые проводили систематические исследования мелководной фауны отряда Cumacea: описания 6 новых видов из Желтого моря

и из Корейского пролива (Kang, Lee, 1996; Hong, Park, 1999; Park, Hong, 1999; Lee, Lee, 2002, 2006, 2012) и переописания 37 видов с побережья Корейского полуострова (Kang, Lee, 1995a, b; Lee, Lee, 1997, 1998, 1999, 2001, 2003, 2007, 2012; Park et al., 1998; Hong et al., 1998; Hong, Park 1999; Park, Hong, 1999; Lee et al., 2002, 2003, 2008, 2011).

1.3. Физико-географическая характеристика Японского моря

Японское море – это относительно молодой в географическом отношении, глубоководный бассейн, отделенный от океана и Охотского моря Сахалино-Японской островной дугой (Шунтов, 2001).

В плейстоцене, во время оледенения (от 85–27 до 10–8 тыс. лет назад) Японское море было полностью изолировано от Тихого океана по причине понижения уровня моря, и его глубоководная часть была бескислородной и находилась в состоянии стагнации, что привело к вымиранию глубоководной фауны (Oba et al., 1991; Tyler, 2002). В голоцене циркуляция вод в море восстановилась, и в настоящее время глубоководная котловина Японского моря занята обогащённой кислородом, холодной (0,03–0,4 °С) и менее соленой (34,04–34,13‰) водой, чем в прилегающем Охотском море и океаническом районе (Дерюгин, 1939; Леонов, 1960; Зенкевич, 1963; Tyler, 2002; Лучин, Манько, 2003; Зуенко, 2008; Юрасов, 2014).

Размерные и морфометрические параметры. Площадь Японского моря оценивается от 1008 до 1062 тыс. км², объем вод – от 1360 до 1700 тыс. км³, максимальная глубина – от 3669 до 3695 м (Ларина, 1968; Хидака, 1974; Васильковский, Деркачев, 1978; Nishimura, 1983; по: Шунтов, 2001). Японское море вытянуто в меридиональном направлении и располагается между 34° 26' с.ш. и 51° 45' с.ш., благодаря чему значительно простирается как в умеренную, так и в субтропическую зоны. При сравнении по разным параметрам северной и южной частей Японского моря границу между ними обычно проводят по 40° с.ш., при этом у берегов Японии граница смещается до 42° с.ш. (Шунтов, 2001).

Изолированность Японского моря от океана связана с мелководностью проливов. На севере и северо-востоке Японское море соединяется с Охотским морем прол. Невельского (максимальная глубина в пределах 5–10 м) и прол. Лаперуза (глубина 50–53 м), на востоке Сангарский (Цугару) прол. соединяет море с Тихим океаном (максимальная глубина 130–200 м), на юге Японское море соединяется с Восточно-Китайским морем через Корейский (Цусимский) пролив, имеющий два прохода: восточный (проход Крузенштерна (глубина 115 м) и западный (проход Броутона (глубина 204 м), с Внутренним Японским морем водообмен происходит через прол. Симоносеки (2–11 м) (Шунтов, 2001; Зуенко, 2008).

Помимо типичного для морей вертикального деления на супралитораль, литораль, сублитораль и батияль в Японском море выделяют псевдоабиссаль – обширное пространство с глубиной абиссального типа (более 3000 м), отделенное более или менее глубокими порогами не только от океанического ложа (абиссали), но и от нижней батииали (Кафанов, Кудряшов, 2000).

Рельеф дна. Глубоководность моря и узкий шельф, на долю которого приходится всего около 24% площади, являются главной характеристикой рельефа дна Японского моря. Это оказывает значительное влияние на гидрологический режим моря и, следовательно, и на экологию и распространение гидробионтов (Ларина, 1968).

Глубины 200–1000 м занимают около 16% площади моря, 1000–2000 м ~ 19% площади, 2000–3000 м ~ 18%, на долю псевдоабиссали с глубиной более 3000 м приходится ~ 23% (Ларина, 1968). Глубоководная котловина Японского моря с глубинами более 3000 м располагается преимущественно севернее 40° с.ш. Однако площади других батиметрических зон в северной и южной частях моря различаются незначительно. Подводные возвышенности (банки) и подводные хребты наиболее многочисленны в южной и восточной частях Японского моря, самыми значительными являются возвышенности и хребты Ямато (северные и южные) в южноцентральной части моря, банка Мусаси

западнее Хоккайдо, Восточно-Корейская возвышенность у Корейского полуострова, хребты Оки, Вакаса и Садо западнее Хонсю (рис. 2).

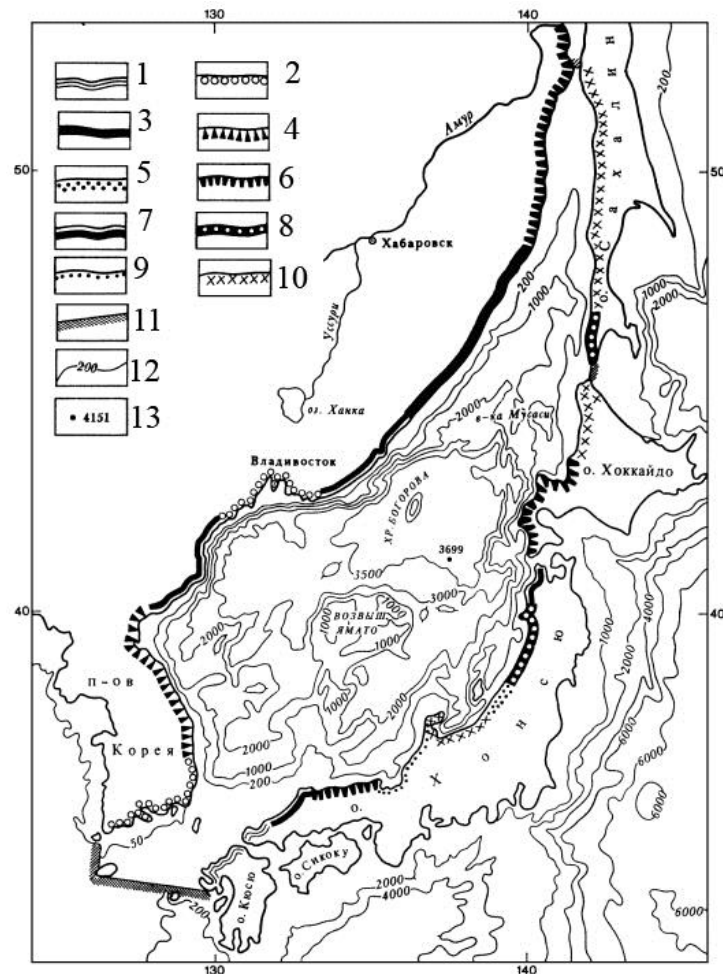


Рисунок 2 – Типы берегов и рельеф дна Японского моря. Берега, сформированные субаэральными и тектоническими процессами и мало измененные морем; первично расчлененные берега: 1 – бухтовые, 2 – риасовые; первично ровные берега: 3 – складчатые ровные, 4 – сбросовые ровные. Берега, формирующиеся преимущественно под действием неволновых факторов; потамогенные берега: 5 – берега аллювиальных равнин. Берега, формирующиеся преимущественно волновыми процессами; выравнивающиеся берега: 6 – абразионно-бухтовые, 7 – абразионно-аккумулятивные бухтовые. выровненные берега: 8 – выровненные абразионно-аккумулятивные, 9 – выровненные аккумулятивные, 10 – выровненные аккумулятивные с современной морской террасой. 11 – границы морей, 12 – изобаты, 13 – наибольшая глубина, м (по: Добровольский, Залогин, 1982)

Донные отложения. Японское море характеризуется слабой изрезанностью береговой линии, гористыми берегами, малым количеством заливов и бухт и небольшим количеством островов (Шунтов, 2001).

Условия осадконакопления в Японском море связаны с особенностями берегов и рельефа дна. Особенностью Японского моря является ограниченный речной сток, составляющий 0,4% водного баланса моря. Здесь самое низкое среди дальневосточных морей отношение площади водосбора к площади моря (0,35), что приводит к сходству процессов осадконакопления в Японском море и Тихом океане (Скорнякова, 1961).

Характерным для Японского моря является обилие скальных выходов (на материковом склоне Приморья, шельфе Сахалина, на шельфе и свале глубин Японии, на банках Ямато и Мусаси и островных отмелях), что связано с большой крутизной склона, динамикой вод и частично с сейсмической активностью. В зоне волнового воздействия мелководных районов широко представлены песчаные грунты (рис. 3А). Они встречаются на шельфе до глубины 50–70 м, на некоторых акваториях – до 100–200 м.

Нижнюю часть шельфа (с глубин 50–100 м) и верхнюю часть свала (до глубин 400–500 м) занимают крупноалевритовые осадки (рис. 3А). Этот тип грунта, как и зона песков, узкой полосой окаймляют Японское море, расширяясь в Татарском и Корейском проливах (рис. 2). Более широкий пояс мелкоалевритовых илов опускается от верхней части свала до подножья материкового склона и даже глубже (рис. 3А). Мелкие алевриты преобладают также на подводных хребтах и возвышенностях, а на участках со слабой динамикой вод (например, в бухтах и заливах) занимают существенные акватории и на шельфе. Глубоководную котловину Японского моря занимают алевритово-глинистые и глинистые илы (рис. 3А).

Климато-океанологические параметры. Японское море находится в двух климатических зонах: субтропической и умеренной, что определяет контрастность гидрометеорологических условий между северной и южной

частями моря. Расположение Японского моря в зоне муссонного климата также оказывает существенное влияние на его гидрологический режим (Леонов, 1960).

Граница между северной и южной частями моря проходит через центральную часть моря, примерно по 40° с.ш., смещаясь у берегов Японии ~ до 42° с.ш., где располагается субарктический фронт (рис. 3Б). Это аналог северного полярного фронта северной Пацифики, который является южной границей субарктической части Тихого океана.

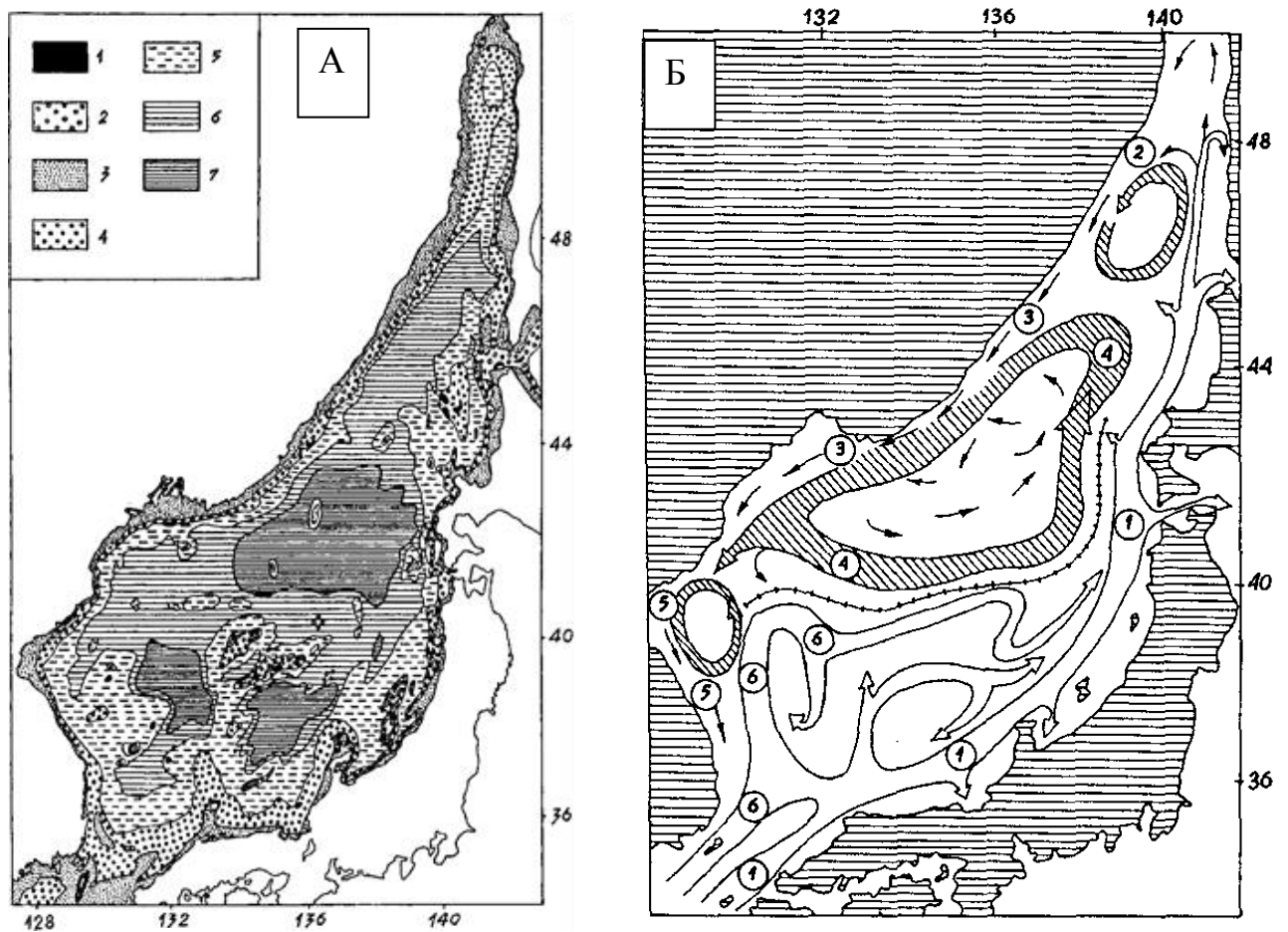


Рисунок 3 А – распределение донных отложений в Японском море (Скорнякова, 1961, по: Шунтов, 2001): 1 – выходы скалистых пород, 2 – гравийно-галечные осадки, 3 – пески, 4 – крупные алевриты, 5 – мелкоалевритовые илы, 6 – алевритово-глинистые илы, 7 – глинистые илы.

Б – генерализованная схема горизонтальной циркуляции (по Яричину, 1980, с дополнениями В.И. Чернявского из: Шунтов, 2001). Светлые стрелки – теплые течения, стрелки со штриховкой – холодные течения. Линия с точками – полярный фронт. Цифры в кружках – течения: 1 – Цусимское, 2 – Шренка, 3 – Приморское, 4 – Южно-Приморское, 5 – Северо-Корейское, 6 – Восточно-Корейское

Для Японского моря, как и для других дальневосточных морей, характерен отрицательный тепловой баланс. Основным источником поступления тепла в море является теплое Цусимское течение, проходящее по южной части моря.

Течения. В северной части Японского моря наблюдается циклоническое движение вод, а в южной части, где проходят Цусимское и Восточно-Корейское теплые течения, преобладают северные и северо-восточные потоки вод (Юрасов, Яричин, 1991).

В связи с положением моря в двух климатических зонах и сложным рельефом дна, имеющим множество поднятий и подводных хребтов, циркуляция вод Японского моря из всех дальневосточных морей наиболее сложная.

В южной части моря основным элементом горизонтальной циркуляции вод является Цусимское течение – ветвь Куроисио (рис. 3Б). В Корейском проливе оно разделяется на собственно Цусимское течение, которое вдоль Японских островов доходит до Татарского пролива, и Восточно-Корейское, которое огибает возвышенность Ямато и сливается с Цусимским течением западнее северной части Хонсю, следуя вдоль субарктического фронта. Выделяют также третью ветвь Цусимского течения в районе возвышенности Ямато.

Северную часть Японского моря характеризуют три циклонических круговорота. Их границу, прилегающую к материку, образуют три холодных течения – Северо-Корейское, Приморское и Шренка (рис. 3Б). Приморское течение следует по кромке шельфа и над свалом глубин. Примерно на 41° с.ш. часть вод Приморского течения отклоняется на юг и образует Южно-Приморское течение, замыкающее с юга основной циклонический круговорот северной части Японского моря. Субарктический (полярный) фронт, являющийся зоной раздела северной и южной частей моря, образуется при контакте холодного Южно-Приморского течения с теплым Восточно-Корейским течением (рис. 3Б).

Через Корейский пролив поступают субтропические воды Цусимского и Восточно-Корейского течений, составляющих ~ 97% годового поступления вод в море. Сток вод из моря происходит через Сангарский пролив (~ 65%) и через прол. Лаперуза (~ 35%) (Сизова, 1961; Яричин, 1980).

В юго-восточной части моря скорость течений выше (25–50 см/с, иногда до 77 см/с), чем в северной (15–25 см/с). Однако, с глубиной скорость течений уменьшается и на глубине 200–1000 м составляет 5–10 см/с (иногда до 15 см/с).

Глубинная циркуляция вод значительно отличается от поверхностной, поскольку в значительной степени определяется рельефом дна. На глубинах более 1500 м в каждом из глубоководных бассейнов наблюдается собственная циклоническая циркуляция, причем у азиатского побережья течения резко усиливаются зимой. Даже у дна глубоководных котловин отмечены сильные (>5 см/с) течения, параллельные изобатам (Зуенко, 2008)

Температурный режим. Горизонтальная и вертикальная циркуляция вод определяет другие гидрофизические характеристики Японского моря. В северной и южной частях моря, которые разделены субарктическим фронтом, наблюдается контрастность температурных значений, а изотермы направлены параллельно потокам основных течений: с юго-запада на северо-восток.

Зимой приматериковая часть моря выхолаживается и частично покрывается льдами. В ледовитые зимы ледовый покров занимает до 10% площади моря, а в теплые зимы около 5%.

В северной части моря сезонные колебания температуры воды выражены наиболее резко (от +20 °С до -1,5 °С), а в южной части моря отличаются только в два раза (от +25–27 °С до +10–14 °С). Причина этого в том, что в южной части основным фактором, влияющим на температурный режим моря, является поступление субтропических вод через Корейский пролив, а в северной части – обмен теплом между морем и атмосферой (Панфилова, 1961). Существенные вертикальные изменения температуры характерны для поверхностной зоны, а в глубинных слоях температура практически не меняется.

Батиаль и псевдоабиссаль Японского моря изолированы островами и мелководными проливами от Тихого океана, в связи с чем отсутствует прямое отепляющее действие океана. Глубинные воды образованы трансформированными поверхностными водами северной части моря, в связи с чем они хорошо насыщены кислородом. Однако, несмотря на то что Японское море является самым южным из всех дальневосточных морей, его глубоководная часть имеет температуру ниже, чем в Беринговом и Охотском морях (Мокиевская, 1961).

Водные массы. В настоящее время отсутствует единая схема выделения водных масс в Японском море, и даже существуют разногласия по поводу их количества. Структура вод Японского моря образована следующими слоями: поверхностными, подповерхностными (Зуенко, 2008), промежуточными, глубинными и донными (Зуенко, 2008; Юрасов, 2014). При этом поверхностный, подповерхностный и промежуточный слои включают по несколько водных масс (как минимум – две), различающихся районами формирования (Зуенко, 2008).

Формирование водных масс в Японском море главным образом обусловлено сезонными изменениями солнечной радиации, усиленными муссонными явлениям (Зуенко, 2008). Поверхностный слой прогревается и распресняется летом, особенно на юго-востоке моря и сильно охлаждается и осолоняется зимой, особенно на северо-западе. Летом это приводит к развитию резкого сезонного пикноклина, зимой же в юго-восточной части моря пикноклин сильно ослабевает, а в северо-западной части – разрушается конвективным перемешиванием. Такие различия между северо-западной и юго-восточной частями моря обуславливают формирование двух разных типов поверхностных водных масс: субарктической и субтропической, которые разделены субарктическим фронтом (Зуенко, 2008).

1. Поверхностная водная масса залегает от 0 м до нижней границы сезонного термоклина. Температура летом 4–25 °С, зимой 0,4–14 °С, соленость 32,8–34,3‰ (Зуенко, 2008; Юрасов, 2014). Выделяют следующие водные массы:

а) поверхностную субарктическую (её толщина изменяется летом от 0 до 60 м, зимой от 0 до 200 и даже до 500 м; основные особенности – пониженные соленость и температура, высокие концентрации биогенов весной); б) поверхностную субтропическую (толщина летом от 0 до 80 м, зимой от 0 до 200 м; основная особенность – повышенная температура, низкие концентрации биогенов). Зуенко (Зуенко, 2008) выделяет также: в) поверхностную прибрежную (0–20 м; высокая температура, низкая соленость, высокие концентрации биогенов); г) поверхностную шельфовую (Приморского течения) (0–20 м; низкая температура, низкая соленость, высокие концентрации биогенов); д) поверхностную субтропическую трансформированную (0–50 м; повышенная температура).

2. Промежуточная водная масса – от нижней границы сезонного термоклина до нижней границы деятельного слоя. Температура летом 0,4–20 °С, зимой 0,4–4 °С, соленость 33,8–34,4‰ (Юрасов, 2014). Выделяют следующие водные массы: а) промежуточная субарктическая водная масса (глубина залегания летом от 40 до 500 м, зимой от 120 до 500 м; основные особенности – пониженные соленость и температура); б) промежуточная субтропическая водная масса (глубина залегания летом от 200 до 500 м, зимой от 150 до 500 м; повышенные соленость и температура). Юрасов (Юрасов, 2014) выделяет также в южной части моря: в) промежуточную водную массу пониженной солености (летом отсутствует, зимой залегает на глубинах от 100 до 400 м) и г) промежуточную водную массу повышенной солености (глубина залегания летом от 40 до 300 м, зимой от 80 до 100 м).

Зуенко (Зуенко, 2008) выделяет всего одну промежуточную водную массу (низкая температура, минимум солености (в южной части моря), высокое содержание кислорода, глубина залегания 100–1000 м), однако между поверхностной и промежуточной он выделяет 4 подповерхностные водные массы: а) подповерхностная субарктическая (глубины от 20 до 100 м; пониженные соленость и температура); б) подповерхностная субтропическая (глубины 30–200 м; высокая температура, максимум солености);

в) подповерхностная субтропическая трансформированная (глубина залегания 30–200 м; высокая соленость); г) подповерхностная шельфовая (глубина залегания 20–100 м, на шельфе распространяется до дна; основные особенности – высокая температура, низкая соленость, высокое содержание кислорода).

Подповерхностные и промежуточная водные массы, описанные Зуенко (2008) в целом соответствуют промежуточным водным массам, выделяемым Юрасовым (2014), и основным отличием является их нижняя граница (а соответственно и верхняя граница глубинной водной массы), определенная Юрасовым (2014) на глубине около 500 м, а Зуенко (2008) – на 700–1000 м.

3. Глубинная водная масса залегает от 500–1000 м до 2000–2500 м. Характеризуется незначительной изменчивостью температуры (0,14–0,8 °С) и солености (34,04–34,07‰), а также пониженным содержанием кислорода (Зуенко, 2008; Юрасов, 2014).

4. Донная водная масса залегает глубже 2000–2500 м. Наблюдаются постоянные температура (0,14–0,28 °С) и соленость (34,06–34,07‰). Отмечено повышенное содержание кислорода. (Зуенко, 2008; Юрасов, 2014).

Биогенные элементы. По причине отсутствия поступления тихоокеанских глубинных вод в Японское море в нем наблюдается относительно низкий запас биогенных элементов. Их концентрации в Японском море почти в два раза ниже, чем в других дальневосточных морях. При этом в бухтах и заливах их содержание гораздо выше, чем в открытых водах (Мокиевская, 1961).

Содержание биогенов в Японском море изменяется по сезонам. Главным образом эти колебания захватывают поверхностные водные массы, где количество биогенных элементов определяется интенсивностью их поступления из нижних слоев и потреблением фитопланктоном. Максимальная концентрация биогенов наблюдается зимой, и в это время в северной части моря их содержание примерно в два раза выше, чем в южной части. Глубинные воды по содержанию биогенных элементов в северной и южной частях моря различаются незначительно, однако в северной части концентрация биогенов немного выше (Мокиевская, 1961).

1.4. Физико-географическая характеристика Курило-Камчатского района

Курило-Камчатский район – это окраина Северо-Западной котловины Тихого океана, обрамленная на северо-западе геосинклинальными складчатыми горными сооружениями Курило-Камчатской островной дуги и сопряженным с ними одноименным глубоководным желобом (Удинцев, 1955).

Морфометрия и рельеф дна. Курильские острова простираются с юго-запада на северо-восток примерно на 1200 км. Острова образуют две параллельные гряды: Большую Курильскую и Малую Курильскую. В Курильском архипелаге 30 больших и множество мелких островов со 100 вулканами, из которых 38 действующих. Со стороны Охотского моря Курильские острова поднимаются над дном на 3400–5700 м, а с океанической стороны над Курило-Камчатским желобом – более чем на 11 км (рис. 4) (Шунтов, 2001).

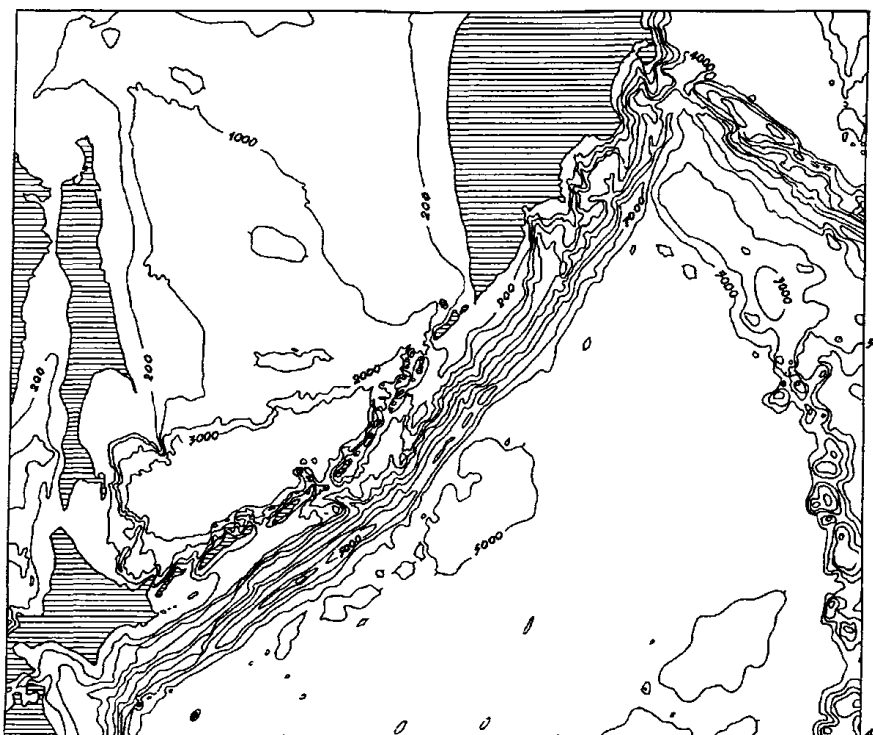


Рисунок 4 – Батиметрическая карта северо-западной части Тихого океана (Буданова, 1961 по: Шунтов, 2001)

Хребты Курильской гряды простираются параллельно Курило-Камчатскому желобу. Шельф и свал глубин расчленяются здесь крутыми уступами, террасами, подводными каньонами и фиордами. Одной из

характерных черт рельефа дна Курило-Камчатского района является слабовыраженный шельф – от 1 до 15 миль. Площадь, занимаемая материковым склоном, больше площади мелководья. Курило-Камчатский желоб в пределах изобаты 6 км имеет протяженность около 2000 км. Его ширина по этой изобате составляет 20–60 км (Удинцев, 1955).

Донные отложения. Узкая отмель, крутые склоны свала глубин, наличие каньонов и уступов, сейсмичность района, высокая динамика вод, связанная с приливо-отливным и волновым перемешиванием, делают приматериковую окраину северо-западной котловины Тихого океана областью транзитного переноса осадочного материала, мелкие фракции которого накапливаются только в затишных зонах и в замкнутых понижениях рельефа. В связи с этим на мелководье и в верхней части свала глубин преобладают пески и валунно-гравийно-галечные осадки преимущественно терригенного и пирокластического происхождения (Безруков, 1955; Безруков, Мурдмаа, 1959). Пески занимают центральную и внешнюю часть отмелей, а также местами спускаются на свал глубин. На склоне происходит замена песков алевритами. Глубины Курило-Камчатского желоба и абиссальную океаническую равнину занимают алевритово-глинистые и глинистые илы (Безруков, 1955; Безруков, Мурдмаа, 1959).

Климато-океанологические параметры. Между воздушными массами умеренных и субтропических широт проходит полярный фронт. Летом полярный фронт расположен между 40 и 60° с.ш., а зимой – между 30 и 50° с.ш. (Шунтов, 2001).

Большое значение имеет близость азиатского атмосферного центра и муссонный характер атмосферной циркуляции, в связи с чем наблюдаются очень большие сезонные колебания температуры как воздуха, так и воды в верхних слоях. В северо-восточной части Тихого океана, несмотря на более высокоширотное положение этого региона, все температурные контрасты (сезонные, пространственные, соотношение температуры воды и воздуха) сглажены. Почти все пространство российской экономической зоны северо-

западной Пацифики занято водными массами субарктической структуры. Лишь в юго-восточной части района, где в летнее время вторгается северо-восточная ветвь Куроисио, происходит смешение субарктических и субтропических вод (Шунтов, 2001).

Течения. Циркуляция вод северо-западной части Тихого океана является составной частью северотихоокеанского субарктического круговорота. Контуры данного круговорота составляют несколько значительных течений и их ветвей: на западе – Восточно-Камчатское (часто выделяется его продолжение – Курило-Камчатское) и Ойясио, с юга, юго-востока и востока – Противотечение Ойясио, Субарктическое, Западный ветровой дрейф, с северо-востока – Аляскинское течение (рис. 5) (Шунтов, 2001).

Западная субарктическая область заполнена дважды трансформированными водами основного северотихоокеанского круговорота. Одно из основных течений западного круговорота – Восточно-Камчатское течение – формируется в Беринговом море, где трансформируются тихоокеанские субарктические воды, а Ойясио – это трансформированные в Охотском море воды Восточно-Камчатского течения, которые, кроме того, смешиваются здесь с субтропическими водами течения Соя. В океане восточнее южных Курильских островов они частично смешиваются с водами Куроисио. Благодаря поступлению вод из районов трансформации субарктических вод (Берингова и Охотского морей), близости к центру холода северного полушария, обращению части этих вод в пределах западного субарктического круговорота, треугольник водного пространства между Хоккайдо, западной частью Алеутской дуги, Командорскими островами, Камчаткой и Курильскими островами является обособленной областью со специфическим океанологическим режимом. Следует отметить, что не только детали, но и некоторые крупные составляющие схем течений в работах разных авторов значительно различаются, что связано главным образом с существенными сезонными и межгодовыми различиями. В распределении всех гидрологических и гидрохимических характеристик в Курило-Камчатском

районе наблюдается мозаичность, возникающая из-за сложной схемы течений, и появления мезомасштабных круговоротов с диаметром от нескольких десятков до 200 км (Шунтов, 2001).

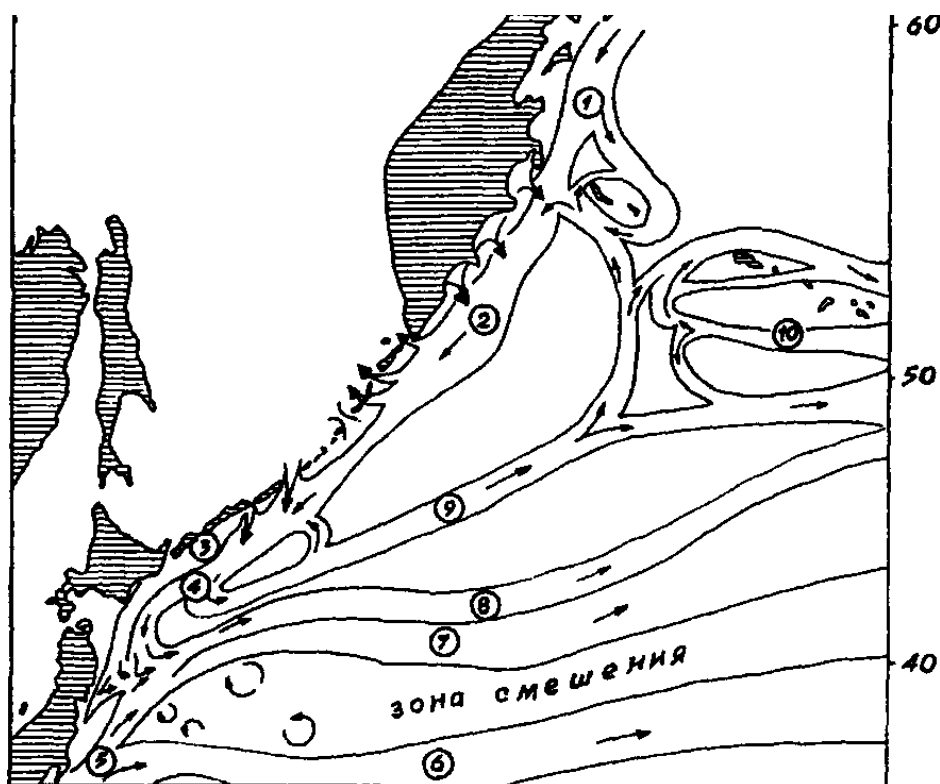


Рисунок 5 – Генерализованная схема течений в северо-западной части Тихого океана (Горбанев, Добровольский, 1972; по: Шунтов, 2001): 1 – Восточно-Камчатское, 2 – Курило-Камчатское, 3 – прибрежное Ойясио, 4 – Ойясио, 5 – Куроисио, 6 – Северо-Тихоокеанское, 7 – Западный ветровой дрейф, 8 – Субарктическое, 9 – противотечение Ойясио, 10 – Аляскинское

Скорости течений в системе макрокруговорота северной Пацифики в основном слабые – в пределах нескольких сантиметров в секунду. Однако скорость движения вод заметно изменяется по сезонам (зимой скорость выше) и в зависимости от синоптической обстановки. В среднем, в центральных районах субарктической Пацифики воды перемещаются со скоростью около 5 см/с, местами возрастая до 10 см/с. При этом от окраины океана на восток скорость уменьшается. Окраинные течения (Аляскинское, Восточно-Камчатское, Ойясио) движутся с большей скоростью (10–20 см/с). Над материковым склоном и в проливах она может достигать 60 см/с и более (Шунтов, 2001).

Водные массы. Сложная система циркуляции вод Курило-Камчатского района отражается и на мозаичном распределении разновидностей субарктической структуры вод, различия между которыми касаются таких параметров, как глубина залегания промежуточных слоев и их термохимические характеристики. На разрезе к юго-востоку от о-ва Симушир над Курило-Камчатским желобом отмечена область подъема вод, разделяющая воды Ойясио и противотечения Ойясио.

Арсеньевым и Леонтьевой (1970) выделены 4 основные водные массы:

1. Поверхностная водная масса летней модификации. В области Ойясио до 15–25 м (4–8 °С; 32,9–33,0‰), в районе противотечения до 40–60 м (5–13 °С; 32,6–33,0‰). Интересно, что по мере удаления от о-ва Симушир температура возрастает, а соленость уменьшается.

2. Холодная промежуточная водная масса. В области течения Ойясио до 400 м и более, в районе противотечения до 200 м. Зимой она охватывает по вертикали весь слой от поверхности до нижней границы конвекции. Происхождением эта водная масса связана с поступлением холодных вод Охотского и Берингова морей и по этой же причине наибольшее развитие наблюдается в водах Ойясио. Её ядро залегает на глубине 75–100 м (~1 °С; 33,15–33,28‰). В области подъема более теплых и соленых вод над Курило-Камчатским желобом температура ~1,5 °С, соленость 33,37‰.

3. Теплая промежуточная водная масса. Располагается до глубины 1000–1500 м. Ядро теплого промежуточного слоя в водах Ойясио залегает на глубине 800–900 м (температура <3 °С), а в водах противотечения Ойясио на 400–500 м (температура >3 °С).

4. Глубинная и придонная водные массы отличаются однообразием гидрологических характеристик. Границу между ними проводят на глубине около 3000 м. По данным наблюдений Арсеньева и Леонтьевой (1970), температура от 1500 м до 6000 м находилась в диапазоне 1,01–2,11 °С, а соленость от 34,67 до 34,71‰.

Смена пищевых донных группировок бентоса в Курило-Камчатском районе проходит по глубинам 3000, 5000 и 8500–9000 м (Зенкевич, 1963).

Биогенные элементы. Северо-западная Пацифика считается одним из наиболее высокопродуктивных районов Мирового океана. Эти выводы сначала основывались на промысловой статистике, а затем и на непосредственных измерениях первичной продукции и содержания биогенных элементов. На генерализованных схемах количественного распределения фосфатов, нитратов и кремния в северной Пацифике оконтуривается зона с наиболее высокими их концентрациями, которая включает прикурильские, прикамчатские, приалеутские воды, зал. Аляска и побережье Северной Америки. Сопоставима по обилию биогенов с данными районами глубоководная часть Берингова моря, но Охотское и особенно Японское моря им в этом уступают (Шунтов, 2001).

Значительная биопродуктивность вод Курило-Камчатского района во многом связана с высокой динамикой его вод. Высока роль апвеллингов у средних Курильских островов в снабжении эвфотической зоны биогенами (что особенно важно в летний период). Наибольшие концентрации минеральных форм питательных солей отмечены на участках с минимальной температурой воды, а именно у средних Курильских островов. Масштабы поступления биогенов в верхние слои здесь также увеличиваются при формировании у островов устойчивых циклонических круговоротов. Вследствие разноса биогенов течениями усиливается продукционный потенциал и смежных районов, в том числе восточных районов Охотского моря (Шунтов, 2001).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом для данной работы послужили сборы двух совместных немецко-российских глубоководных экспедиций. Сбор бентоса в экспедициях SoJaBio и KuramBio осуществлялся в соответствии с общепринятыми стандартными методиками CeDaMar (впервые в северной Пацифике). Для сбора макробентоса использовался эпибентосный салазочный трал, оснащенный фото- и видеокамерами и CTD-сенсорами для измерения основных параметров среды (C-EBS, модификация Бренке (Brenke, 2005), впервые применена в SoJaBio). В настоящее время эпибентосный салазочный трал является самым эффективным прибором для сбора макрофауны – он обеспечивает сбор хрупких подвижных мелких ракообразных с минимумом повреждений, что обычно является проблемой при использовании других орудий.

2.1. Общая характеристика работ в экспедиции SoJaBio

С 11 августа по 5 сентября 2010 г. на научно-исследовательском судне «Академик М.А. Лаврентьев» (51 рейс) Институтом биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (ИБМ ДВО РАН) совместно с Зоологическим институтом и музеем Университета Гамбурга (Zoologisches Institut und Zoologisches Museum Universität Hamburg) и Морским отделением Зенгенбергского института (Senckenberg am Meer) г. Вильгельмсхафена была проведена экспедиция SoJaBio («Sea of Japan Biodiversity studies») – «Исследование биоразнообразия Японского моря».

В ходе экспедиции выполнена комплексная океанологическая и биологическая съемка на 4 разрезах и 19 станциях в северо-западной части моря на глубинах 500, 1500, 2500, 3300 и 3600 м. Определение точного положения станций на разрезах производилось на основании батиметрических наблюдений на борту судна при помощи судового эхолота. Данные акустических наблюдений накладывались на GPS-координаты текущего

положения судна. После окончания обследования предполагаемого места работ на основании полученных данных создавалась 3D карта рельефа дна, необходимая для выбора площадки с подходящими условиями для тралений. Схема выполненных разрезов и станций представлена на рис. 6.

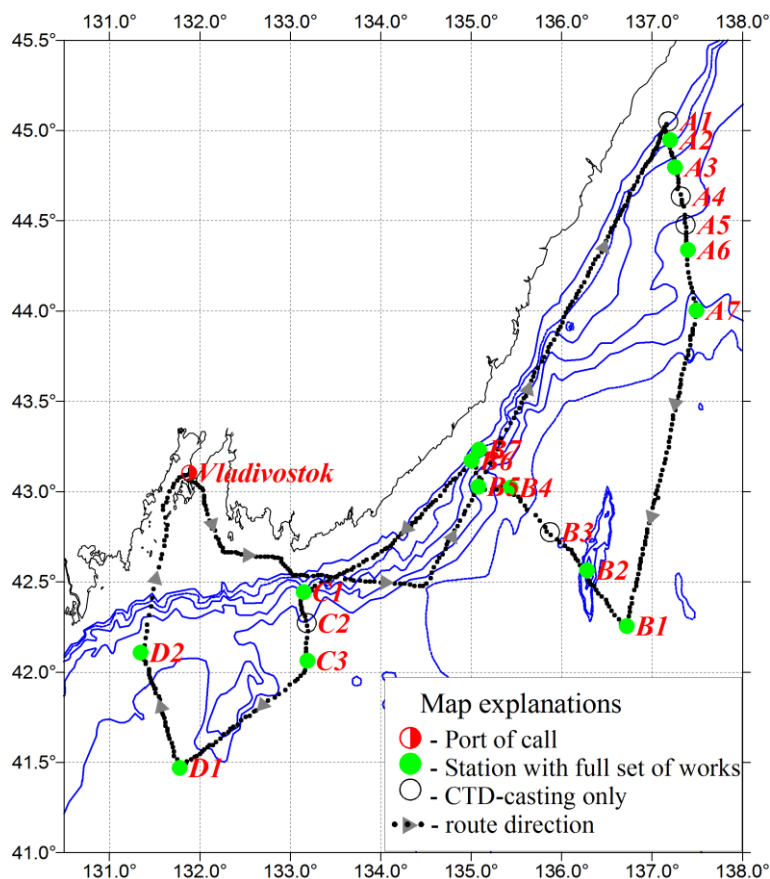


Рисунок 6 – Карта-схема расположения станций в районе работ экспедиции SoJaBio (по: Malyutina, Brandt, 2013)

На каждой станции океанологическим отрядом производились измерения основных параметров глубинных слоев морской воды: температуры, солености, содержания кислорода и биогенных элементов, мутности и флуоресценции с использованием CTD-зонда и бутылок Нискина. После чего на всех станциях (за исключением добавочных станций A1, A4, A5, B3 и C2) производился сбор всех размерных групп бентоса с использованием стандартного набора орудий лова: стаканного дночерпателя – мультикорера (MUC) – для сбора мейобентоса, эпибентосного салазочного трала (EBS) – для сбора макробентоса, трала Агассица – для сбора мегабентоса по общепринятым в мире методикам

глубоководных исследований. Эпибентосный салазочный трал (EBS) был оснащен CTD-сенсорами для измерения основных параметров среды и фото- и видеокамерами для визуальной оценки абиотических особенностей среды и бентосных сообществ. Данный стандартный набор орудий применялся для сбора материала в ряде предшествующих глубоководных экспедиций CeDAMar и хорошо зарекомендовал себя, обеспечивая сбор организмов всех размерных классов с минимумом повреждений. Данные, полученные с использованием стандартных методик, пригодны для сравнения с результатами ряда проведенных экспедиций в других глубоководных районах Мирового океана в рамках проекта CeDAMar.

Всего в ходе экспедиции выполнено 35 стандартных гидрологических измерений основных параметров водной массы с помощью CTD, 47 спусков мультикорера, 25 – эпибентосного салазочного трала на глубинах от 455 до 3666 м и 23 – трала Агассица. Для MUC выполнялись 3–4 повтора на каждой станции, для тралов – EBS и AGT – по 2 повтора на каждой станции. Получено около 600 проб и, впервые для глубоководной котловины Японского моря, около 300 фото- и видеофайлов с изображениями дна, а также данные о физико-химических параметрах среды (температуре, солености, содержании кислорода, скорости придонных течений) во время тралений EBS.

Было выполнено 25 тралений эпибентосным салазочным тралом (24 успешных, 1 траление сорвалось из-за попадания гальки в стопор шторок EBS) и взято 96 проб макробентоса (табл. 1).

Таблица 1

Список станций эпибентосного салазочного трала экспедиции SoJaBio

Станция	Дата	Время	Начало траления	Конец траления	Глубина, м	№ EBS
A2-9	13.08.2010	сорвалось из-за попадания гальки в стопор шторок EBS				EBS 1
A2-10	14.08.2010	23:46– 0:28	44°56.9197N 137°11.8947E	44°57.0193N 137°11.9896E	455–465	EBS 2

Станция	Дата	Время	Начало траления	Конец траления	Глубина, м	№ EBS
A3-10	14.08.2010	20:55– 22:37	44°49.8620N 137°13.9974E	44°50.2803N 137°14.2177 E	1354–1356	EBS3
A3-11	14.–15.8.2010	23:27– 1:11	44°47.6338N 137°15.3182E	44°48.1762N 137°15.3039 E	1494–1525	EBS 4
A6-7	16.08.2010	12:17– 15:13	44°19.4270N 137°24.1964E	44°18.7422N 137°24.0524E	2511–2534	EBS 5
A6-8	16.08.2010	16:00– 18:45	44°18.6270N 137°24.4079E	44°18.3034N 137°24.0370E	2545–2555	EBS 6
A7-8	17.08.2010	19:10– 2:22	44°00.8871N 137°29.7822E	44°00.7933N 137°30.2780E	3345–3357	EBS 7
A7-9	18.08.2010	0:42– 4:25	44°00.8871N 137°29.7822E	43°59.9124N 137°31.7745E	3340–3347	EBS 8
B1-7	19.08.2010	18:33– 19:15	42°15.5533N 136°43.2772E	42°15.9748N 136°42.8880E	3665–3666	EBS 9
B4-7	21.08.2010	20:47– 21:31	43°01.5063N 135°26.4484E	43°00.9932N 135°26.1730E	3298–3353	EBS 10
B4-8	21–22.8.2010	1:27– 2:08	43°01.3440N 135°28.0092E	43°00.7508N 135°28.5344E	3312–3334	EBS 11
B5-7	23.08.2010	5:12– 5:50	43°01.6964N 135°05.2859E	43°01.7389N 135°05.9690E	2661–2688	EBS 12
B5-8	23.08.2010	8:50– 9:27	43°01.3064N 135°05.9562E	43°00.9363N 135°06.5366E	2609–2655	EBS 13
B6-6	25.08.2010	1:07– 1:28	43°10.6362N 135°00.8476E	43°10.2744N 135°00.7990E	970–994	EBS 14
B6-7	25.08.2010	2:49– 3:09	43°10.3999N 135°00.9751E	43°10.1336N 135°00.8996E	1001–1011	EBS 15
B7-6	25.08.2010	19:18– 19:33	43°13.4229N 135°04.2286E	43°13.6089N 135°04.3934E	517–521	EBS 16
B7-7	25.08.2010	20:26– 20:42	43°13.4578N 135°04.3295E	43°13.6318N 135°04.1490E	470–528	EBS 17

Станция	Дата	Время	Начало траления	Конец траления	Глубина, м	№ EBS
C1-8	27.08.2010	7:05– 7:47	42°26.5832N 133°09.1471E	42°26.7298N 133°09.7430E	2670–2681	EBS 18
C1-9	27.08.2010	10:52– 11:02	42°26.4275N 133°08.6525E	42°26.5707N 133°09.4842E	2693–2725	EBS 19
C3-3	28.08.2010	11:00– 11:42	42°01.3458N 133°09.7454E	42°01.0547N 133°09.9003E	3431–3435	EBS 20
C3-4	28.08.2010	15:41– 16:10	42°01.5613N 133°09.5741E	42°01.4637N 133°09.8288E	3427–3431	EBS 21
D1-3	30.08.2010	7:57– 8:35	41°28.3497N 131°46.6929E	41°27.9058N 131°46.2575E	3355–3357	EBS 22
D1-4	30.08.2010	12:15– 21:55	41°28.7198N 131°46.7702E	41°28.3427N 131°46.5050E	3356	EBS 23
D2-7	01.09.2010	7:42– 10:40	42°07.1711N 131°21.1091E	42°06.8608N 131°20.9826E	2619–2637	EBS 24
D2-8	01.09.2010	11:12– 14:25	42°06.6051N 131°21.0149E	42°06.1140N 131°20.7726E	2653–2683	EBS 25

2.2. Общая характеристика работ в экспедиции KuramBio

В период с 21 июля по 7 сентября 2012 г. ИБМ ДВО РАН совместно с Зоологическим институтом и музеем Университета Гамбурга и Морским отделением Зенгенбергского института была проведена глубоководная экспедиция на борту немецкого научно-исследовательского судна «Зонне» (рейс SO 223). Экспедиция по проекту «KuramBio» («Kurile Kamchatka Deep Sea Biodiversity Study») – «Исследование биоразнообразия глубоководного бентоса района Курило-Камчатского желоба» работала в районе Курило-Камчатского желоба и прилегающей к нему с востока абиссальной равнины.

В ходе экспедиции выполнена комплексная гидробиологическая бентосная съемка на 12 станциях 4 разрезов. Районы работ включали

абиссальную равнину, примыкающую к Курило-Камчатскому желобу и 2 станции на склоне желоба в интервале глубин от 4830 до 5780 м.

Определение точного положения станций на разрезах производилось на основании батиметрических наблюдений при помощи судовых эхолотов Parasound и Hydrosweep. Во время обследования предполагаемого места работ на основании полученных акустических данных создавалась 3D карта рельефа дна, необходимая для выбора площадки с подходящими условиями для тралений. Схема выполненных станций представлена на рис. 7.

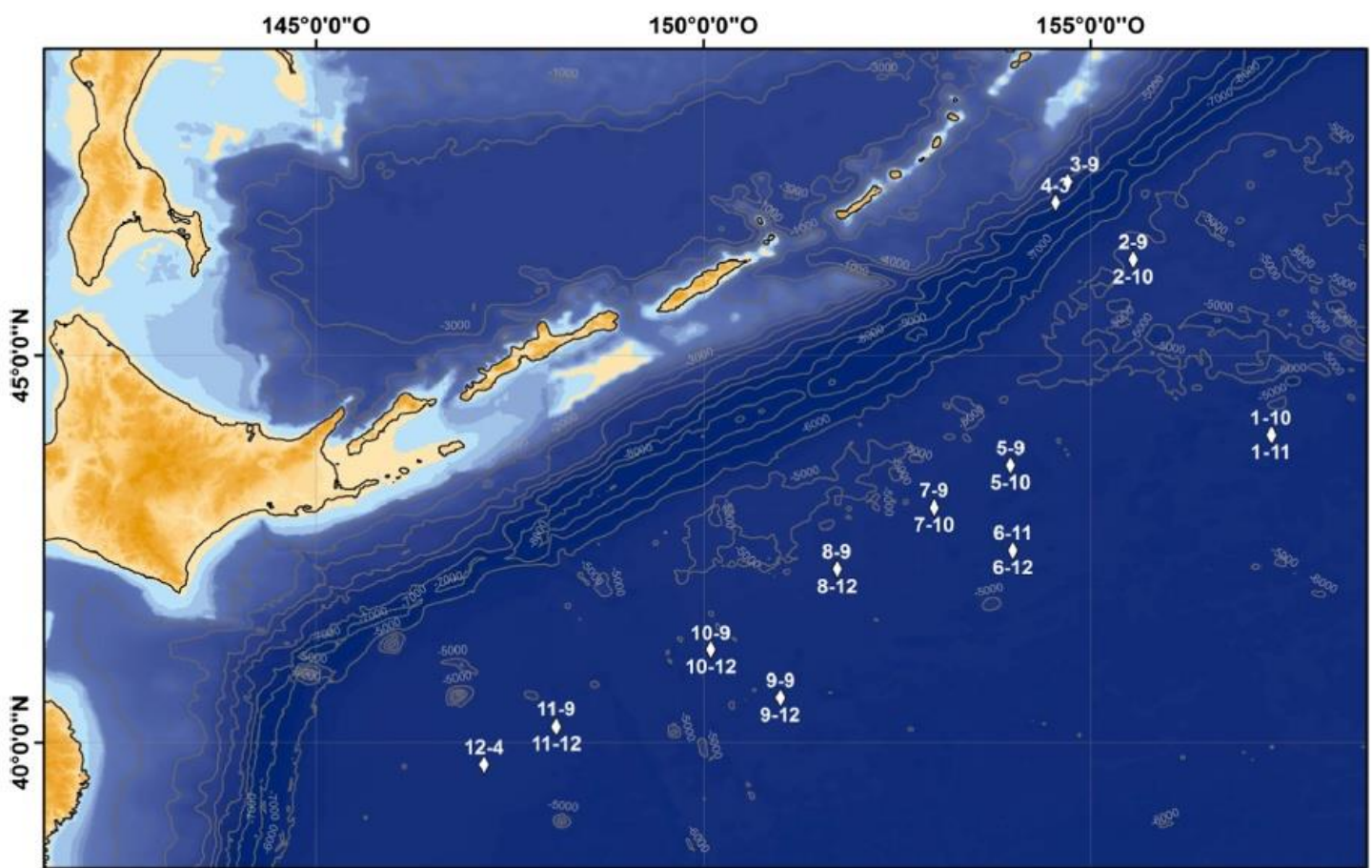


Рисунок 7 – Карта-схема расположения станций в районе работ экспедиции KuramBio (по: Brandt, Malyutina, 2015)

На каждой станции выполнялась следующая последовательность работ: производились измерения основных параметров глубинных слоев морской воды: температуры, солености, содержания кислорода и биогенных элементов с

использованием CTD-зонда и батометров Нискина. После чего проводилась видеосъемка дна с помощью OFOS. Далее начинался отбор проб бентоса с использованием стандартного набора орудий лова: мультикорера (MUC) – для сбора микро- и мейобентоса; гигантского боксорера (GKG) – для сбора макробентосной инфауны; эпибентосного салазочного трала (EBS) – для макробентосной эпифауны, трала Агассица (AGT) – для мегабентоса. Эпибентосный салазочный трал (EBS) был оснащен CTD-сенсорами для измерения основных параметров среды и фото- и видеокамерами для визуальной оценки абиотических особенностей среды и бентосных сообществ.

Всего входе экспедиции было выполнено: 11 стандартных гидрологических измерений основных параметров водной массы с помощью CTD, 13 спусков OFOS, 35 спусков MUC, 23 – GKG (боксорер), 21 – эпибентосного салазочного трала и 19 – трала Агассица. Для MUC выполнялись 3–4 повтора на каждой станции, для GKG и тралов (EBS и AGT) – по 2 повтора на каждой станции. Получено более 3000 проб и, впервые для глубоководной северной Пацифики, 11330 фотографий и 1052 минут видео с изображениями дна, а также данные о физико-химических параметрах среды во время тралений EBS (температура, содержание кислорода, скорость придонных течений).

Также на каждой станции экспедиции KuramBio были отобраны пробы грунта, для которых в последующем был определен химический состав: SiO_2 , Al_2O_3 , Fe_2O_3 , MnO , TiO_2 , MgO , CaO , Na_2O , K_2O , P_2O_5 , $\text{C}_{\text{орг}}$, $\text{SiO}_{2\text{ам}}$, Li, Sc, V, Cr, Co, Ni, Cu, Zn, Rb, Sr, Mo, Cs, Ba, Pb, Th, U, La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu (Sattarova, Artemova, 2015).

Был проведен 21 успешный спуск эпибентосного салазочного трала на 12 станциях (табл. 2).

Список станций эпилентосного салазочного трала экспедиции KuramBio

Станция	Дата	Время	Начало траления	Конец траления	Глубина, м	№ EBS
1-10	30.07.2012	09:36– 10:48	43° 58.35' N 157° 18.23' E	43° 58.33' N 157° 17.97' E	5423–5429	1
1-11	30.07.2012	05:09– 06:08	43° 58.44' N 157° 18.29' E	43° 58.61' N 157° 18.13' E	5418–5419	2
2-9	03.08.2012	00:57– 02:38	46° 14.78' N 155° 32.63' E	46° 14.92' N 155° 32.57' E	4830–4863	3
2-10	03.08.2012	09:39– 11:14	46° 14.77' N 155° 32.79' E	46° 14.99' N 155° 32,62' E	4859–4865	4
3-9	05.08.2012	14:11– 15:43	47° 14.66' N 154° 42,88' E	47° 14.76' N 154° 43.03' E	4987–4991	5
4-3	06.08.2012	22:49– 00:17	46° 58.34' N 154° 33.03' E	46° 58.46' N 154° 33.39' E	5681–5780	6
5-9	11.08.2012	07:16– 08:36	43° 34.46' N 153° 58.13' E	43° 34.30' N 153° 58.16' E	5376–5380	7
5-10	11.08.2012	16:18– 17:43	43° 34.44' N 153° 58.06' E	43° 34.19' N 153° 58.14' E	5375–5378	8
6-11	15.08.2012	07:37– 09:02	42° 28.61' N 153° 59.68' E	42° 28.47' N 153° 59.66' E	5305	9
6-12	15.08.2012	16:09– 17:32	42° 28.49' N 153° 59.54' E	42° 28.22' N 153° 59.71' E	5304–5307	10
7-9	17.08.2012	14:35– 16:12	43° 01.78' N 152° 58.61' E	43° 01.49' N 152° 58.36' E	5222–5223	11
7-10	17.08.2012	23:27– 00:52	43° 01.82' N 152° 58.55' E	43° 01.66' N 152° 58.45' E	5223–5221	12
8-9	20.08.2012	17:59– 19:31	42° 14.32' N 151° 42.68' E	42° 14.27' N 151° 42.49' E	5125–5126	13
8-12	21.08.2012	21:00– 22:18	42° 14.38' N 151° 43.12' E	42° 14.32' N 151° 42.94' E	5127–5124	14
9-9	23.08.2012	23:43– 00:58	40° 34.51' N 150° 59.92' E	40° 34.25' N 150° 59.91' E	5399–5421	15

Станция	Дата	Время	Начало траления	Конец траления	Глубина, м	№ EBS
9-12	24.08.2012	02:16– 03:33	40° 34.49' N 150° 59.85' E	40° 34.28' N 150° 59.18' E	5399–5392	16
10-9	26.08.2012	22:23– 23:53	41° 11.37' N 150° 05.63'E	41° 11.17' N 150° 05.60' E	5264–5266	17
10-12	27.08.2012	00:14– 02:14	41° 12.80' N 150° 06.162'E	41° 13.01'N 150° 05.652'E	5245–5262	18
11-9	29.08.2012	02:43– 04:01	40° 12.49' N 148° 05.40'E	40° 12.37'N 148° 05.43'E	5263–5362	19
11-12	31.08.2012	04:47– 06:03	40° 12.32' N 148° 05.73'E	40° 12.10'N 148° 05.53'E	5350–5348	20
12-4	31.08.2012	02:59– 04:27	39° 42.78' N 147° 09.55'E	39° 42.49' N 147° 09.37'E	5224–5215	21

2.3. Характеристика эпибентосного салазочного трала (С-EBS)

Эпибентосный салазочный трал – прибор для сбора организмов эпифауны от нескольких миллиметров до 1 см (макробентоса) на любых глубинах и субстратах (рис. 8). В настоящее время это одно из самых эффективных средств для сбора макрофауны, т.к. позволяет улавливать наиболее полно в т.ч. подвижных животных и доставляет их в максимальной сохранности, что является проблемой при использовании других орудий. Прибор состоит из стальной рамы, в которую заключены 2 термокамеры, снабженные планктонными сетями с пробоотборниками на концах (Brandt, Barthel, 1995; Brenke, 2005). На нижней стороне конструкции расположен рычаг, который при постановке EBS на дно обеспечивает открытие шторок сетей в начале траления и закрытие их в конце траления перед подъемом EBS. Соответственно расположению сетей каждое траление приносит разделенные пробы эпибентоса (животных с поверхности грунта) и супрабентоса (животных из придонного слоя

воды). Для контроля работы EBS на дне, анализа абиотических условий среды и визуальной оценки бентосных сообществ была использована новая модель C-EBS с увеличенной и усиленной по бокам рамой для фиксации Aanderaa CTD, фото- и видеокамер и вспышек.

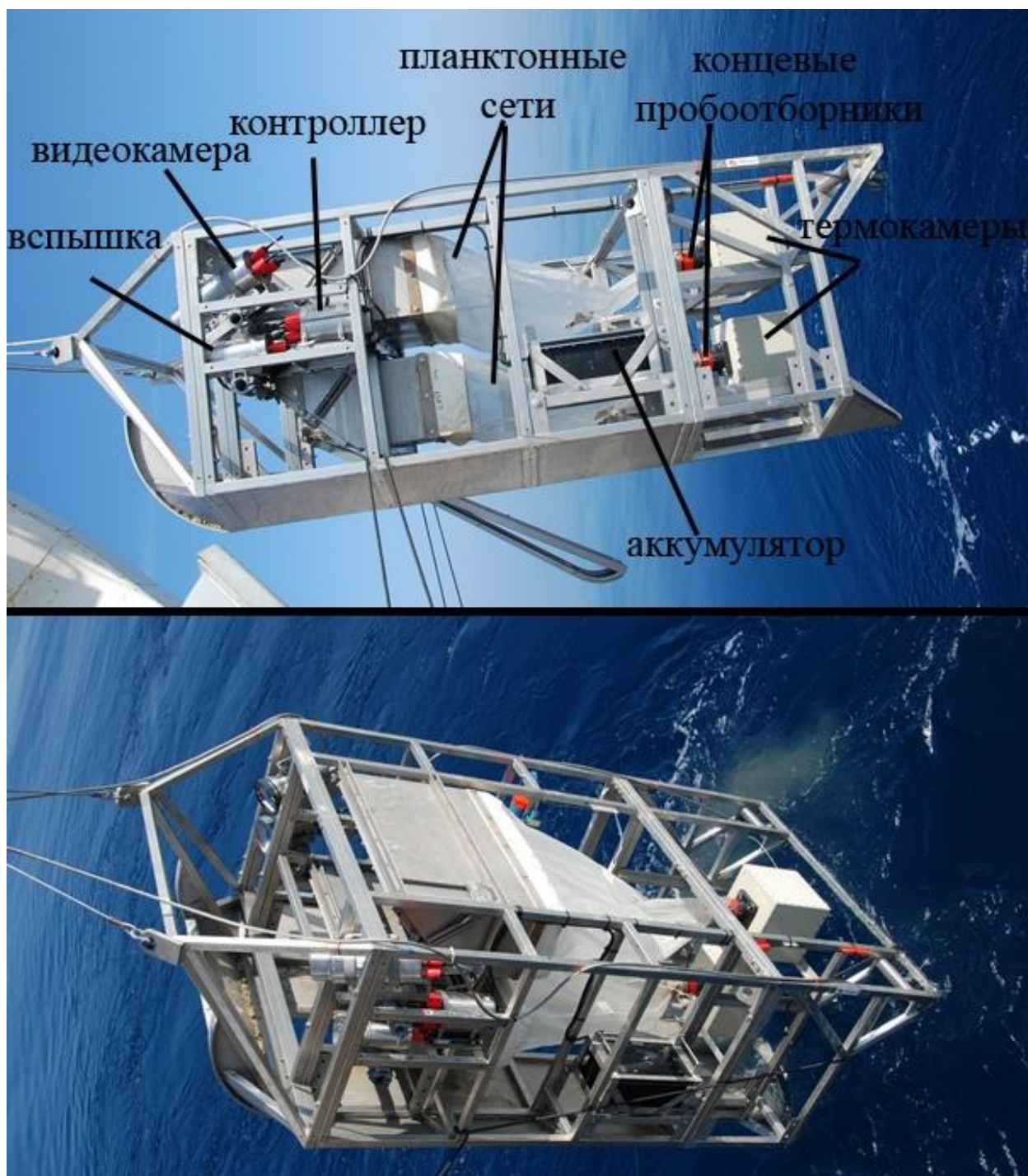


Рисунок 8 – Эпибентосный салазочный трал, оснащенный камерой (C-EBS) (фото: A. Brandt)

Конструкцию эпибентосного салазочного трала, снабженного камерой (С-EBS), использованного в экспедициях SoJaBio и KuramBio, разработали в рамках программы Clisap (интегрированное предсказание и анализ климата) на базе салазочного трала, который изначально спроектировали Ротхлишберг и Перси (Rothlishberg, Pearcy, 1977) (RP77-EBS), модифицировали Браттегард и Фосса (Brattegard, Fossa, 1991) (BF91-EBS), улучшили Брандт и Бартхел (Brandt, Barthel, 1995), после чего трал был изменен Бренке (Brenke, 2005). Для всех вышеперечисленных салазочных тралов характерен одинаковый принцип ловли животных: открывающий-закрывающий механизм и одна сеть (RP77-EBS; BF91-EBS) или две сети (Brandt, Barthel 95-EBS, Brenke 05-EBS).

С-EBS в дополнение к сетям для ловли бентосных организмов оборудован камерами и анализаторами окружающей среды. Он был изготовлен компанией OKTOPUS (Киль, Германия) и характеризуется следующими размерами рамы: 3,5 м – длина, 1,8 – м ширина и 1,2 м – высота. С-EBS имеет верхнюю сетку (supranet, облавливая придонный слой воды) и нижнюю (epinet, облавливая поверхность грунта) с ячейей 500 мкм. На конце каждой сетки закреплён пробоотборник с отверстием для выхода воды, закрытом ячейей 300 мкм, расположенный для теплоизоляции в термокамерах. Высота и длина рамы и сетей для сбора придонных организмов, идентичны модификации Brenke 05-EBS (Brenke, 2005). С-EBS отличается расширенной рамой с боковыми креплениями для подводной фото- и видеокамеры, двух прожекторов, вспышки, контроллера, аккумуляторов, Recorder Doppler Meter (RDM) и CTD-сенсором (рис. 8). Таким образом, рама оказалась на 0,7 м шире, чем предыдущие модели EBS. Ширина сетей не изменилась и составляет 1 м. Система в целом имеет номинальную глубину погружения до 6000 м (600 bar).

Кроме выполнения основной задачи EBS – отлова животных, новая модель EBS позволила получать дополнительно данные по температуре, солености, давлению, проводимости, содержанию кислорода, а также снимки дна во время тралений. Новая модификация EBS использовалась впервые в

экспедиции SoJaBio и на основе проведенных спусков EBS после экспедиции получила сертификат German Lloyd.

2.4. Отбор проб эпибентосным салазочным тралом

Для спуска EBS на станции судно должно было проходить 0,5–3,5 миль (в зависимости от глубины) от первоначальной позиции CTD. Обычно EBS опускается с вытравливанием троса длиной в 1,5 раза больше соответствующей глубины. В это время EBS опускается со скоростью 0,5 м/с, судно должно компенсировать скорость выпуска троса (например, 0,5 м/с спуск = скорость судна 1 узел), пока EBS не коснется дна. Когда длина троса достигала длины равной 1,5 глубины за бортом, начиналось траление в течении 10 минут. После 10 минут судно останавливалось, и начинался подъем EBS со скоростью 0,5 м/с, пока прибор не оказывался на палубе. Момент, когда прибор касался дна, определялся по показателю натяжения троса лебедки.

На каждой станции выполнялось по два траления EBS (кроме станций 3, 4 и 12 экспедиции KuramBio). С каждой повторности получено по 2 количественные (содержимое эпи- и супрапробоотборников) и 2 качественные пробы (содержимое планктонных сетей за пределами пробоотборников). На палубе пробы отмывались предварительно отфильтрованной ледяной морской водой на ситах с ячейей 300 мкм. Затем пробы из первой повторности фиксировались предварительно охлажденным 96%-ным этанолом и помещались в морозильную камеру, где выдерживались 48 часов при температуре -20 °С для сохранения возможности проведения генетических анализов. Пробы из второй повторности фиксировались 4%-ным формальдегидом для морфологических исследований, выдерживались 48 часов, после чего промывались морской водой и переводились в 96%-ный этанол.

Процесс сортировки проб и идентификации бентосных организмов проводился на льду под стереомикроскопами, пробы хранились и транспортировались в охлажденных условиях (от -20 °С до +4 °С).

Распределение животных при необходимости стандартизировали на 1000 м². Траловое расстояние вычисляли по времени траления и скорости судна.

2.5. Пробы кумовых раков, собранные НИС "Витязь"

Также при подготовке настоящей работы были изучены коллекции кумовых раков российских вод Японского моря и абиссальной равнины северо-западной части Тихого океана из коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) и музея ИБМ ДВО РАН (г. Владивосток), в том числе типовой материал.

Обработан и изучен неидентифицированный материал Cumacea, собранный НИС "Витязь" с 8 станций, находящихся в районе, изученном KuramBio (табл. 3) (материал предоставлен для определения сотрудниками музея Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург). В пробах обнаружено 17 видов, из которых только 2 вида не найдены в уловах KuramBio.

Таблица 3

Обработанные пробы НИС "Витязь".

Станция	Глубина, м	Дата	Широта	Долгота	Орудие лова
3457	6473–6571	21.09.1955	41°17,3'N	145°50,2'E	трал Сигсби ?
3575	5495	08.05.1957	38°02'N	146°33'E	трал Сигсби
3594	3860	23.05.1957	40°54,8'N	144°53,3'E	трал Сигсби и DO-0,25
5603	4090	15.07.1966	46°12'N	153°67'E	DO-0,25 ?
5620	4895	16.08.1966	44°55'N	156°41'E	DO-0,25
5622	4945	18.08.1966	45°17'N	155°23'E	DO-0,25 ?
5624	5240	20.08.1966	45°22'N	154°00'E	DO-0,25 ?
5634	4840	06.09.1966	44°17'N	149°37'E	DO-0,25 ?

Пробы в экспедициях на НИС «Витязь» были получены при помощи дночерпателя «Океан» с площадью захвата 0,25 м² и трала Сигсби. Грунт, поднятый дночерпателем или тралом отмывался на системе почвенных сит или

только на крупном сите № 140 (14 ячеек/см²), после чего оставшаяся фракция просматривалась под биноклем. Пробы фиксировались 70%-ным этиловым спиртом или 4%-ным нейтрализованным формалином (Бирштейн, 1963). Иногда при работе с коллекциями приходилось сталкиваться с высохшим материалом, который помещали в воду на срок от 14 до 24 часов, после чего заливали 70%-ным этиловым спиртом.

На рис. 9 приведена карта-схема района исследования с отмеченными собственными данными из сборов SoJaBio, KuramBio и НИС «Витязь».

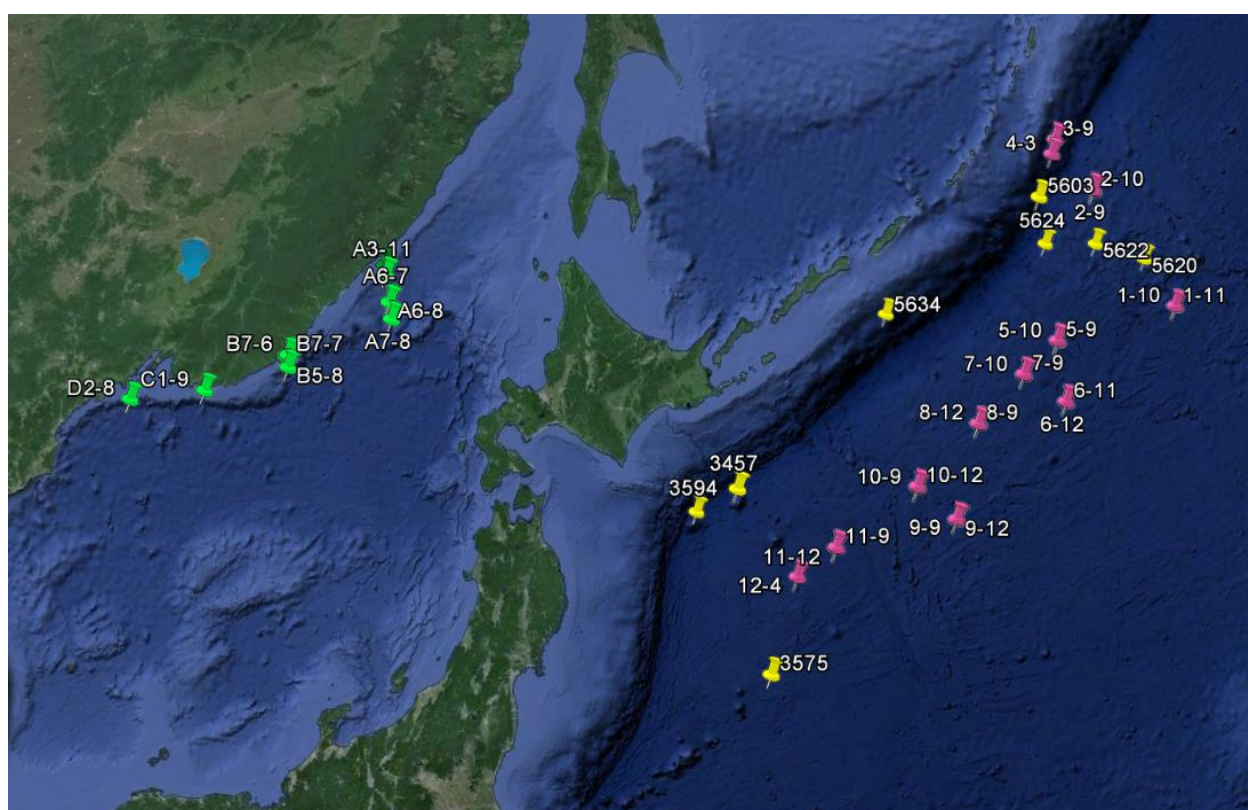


Рисунок 9 – Карта-схема района исследования с отмеченными собственными данными. Зеленые метки – сборы SoJaBio, розовые – KuramBio, желтые – НИС «Витязь»

2.6. Обработка проб в лаборатории

Всего разобрано 105 проб (5762 экземпляра). Определенный материал, за исключением типового, хранится в коллекции лаборатории хронологии ИБМ ДВО РАН. Типовые экземпляры новых видов, описанных в ходе настоящей

работы, хранятся в музее ИБМ ДВО РАН (Владивосток) и в Зоологическом музее Университета Гамбурга.

Материал был исследован на стереомикроскопах МБС-9, SteREO Discovery.V8 (Carl Zeis), SteREO Discovery.V12 (Carl Zeis), Olympus SZX7, Leica MZ12.5 и микроскопах Laboval 4, Olympus CX31.

Препараты конечностей и ротовых частей сделаны с использованием жидкости Фора или глицерина (с последующим переводом в емкость со спиртом для длительного хранения или окантовкой препарата прозрачным лаком). Рисунки выполнены с использованием микроскопов Laboval 4 с рисовальной насадкой Ломо РА 7У 4.2 и Olympus CX31 с рисовальным устройством, а также стереомикроскопов Olympus SZX7, оснащенного рисовальной насадкой SZX-DA, и SteREO Discovery.V8 (Carl Zeis), оснащенного рисовальным устройством. Карандашные рисунки были отсканированы и сохранены в цифровом формате, заключительные рисунки были сделаны с использованием графического планшета Wacom Intuos3 A4. Фотографии кумовых раков выполнены на стереомикроскопе SteREO Discovery.V12 (Carl Zeis) в Центре коллективного пользования ИБМ ДВО РАН и обработаны в программе CombineZP. Часть материала была исследована в Дальневосточном центре электронной микроскопии (ИБМ ДВО РАН) на сканирующем электронном микроскопе Zeiss Evo 40: экземпляры проводили через батарею спиртов и ацетона возрастающей концентрации, высушивали методом критической точки, монтировали на столики и напыляли смесью платины и палладия или золотом. Обработка изображений осуществлялась в графическом редакторе Adobe Photoshop CS3.

В ходе работы были выполнены описания восьми новых видов из семейств Leuconidae, Nannastacidae, Diastylidae и Bodotriidae из глубоководных экспедиций SoJaBio и KuramBio. Объемы настоящей работы не позволяют включить в нее полные описания и рисунки видов; данная информация опубликована в статьях в российских и зарубежных рецензируемых журналах.

Видовая идентификация осуществлялась с использованием отечественных определителей фауны кумовых раков Ломакиной (1958), Царёвой и др. (2013) и многочисленных работ российских и зарубежных авторов. При возникновении спорных вопросов были изучены типовые коллекции и материалы музеев ЗИН РАН, ИБМ ДВО РАН и Зоологического музея Университета Гамбурга.

Сравнение видовых списков станций экспедиций SoJaBio и KuramBio осуществлялось методами иерархического кластерного анализа с помощью дендрограмм сходства и двумерных диаграмм сходства (MDS-диаграмм) с использованием статистического пакета PRIMER v6. Первичной основой для его выполнения служила матрица данных, представляющая собой перечень видов для каждой станции с их качественной характеристикой, выраженной как присутствие (=1) или отсутствие (=0). На основе матрицы данных рассчитывался коэффициент Брея–Кертиса (Bray, Curtis, 1957), имеющий вид:

$$I_{BC} = \frac{2 \sum_{i=1}^n \min(y_{ij}, y_{ik})}{\sum_{i=1}^n (y_{ij} + y_{ik})} 100\%,$$

где y_{ij} – присутствие вида i в районе или диапазоне j ; y_{ik} – присутствие вида i в районе или диапазоне k ; n – число видов.

Для отображения соотношения собранного материала и реального видового богатства построен график с использованием индекса Chao2 (Chao, 1987).

Для оценки степени сходства выделенных районов исследуемой акватории их видовые списки сравнивались с использованием коэффициента сходства Сёренсена–Чекановского (Андреев, 1980), имеющего вид:

$$K_S = \frac{2N_{A+B}}{N_A + N_B}$$

где N_A и N_B – количество видов в районе А и В соответственно; N_{A+B} – количество общих для обоих районов видов.

Для выявления абиотических факторов и их комбинаций, в наибольшей степени определяющих количественное распределение кумовых раков, рассчитан коэффициент ранговой корреляции Спирмана и проведен пошаговый множественный регрессионный анализ с последовательным включением значимых факторов. Обработка данных выполнена с использованием программного пакета STATISTICA 12.

3. ДОЛЯ КУМОВЫХ РАКОВ В ГЛУБОКОВОДНЫХ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

В настоящее время надотряд Peracarida представлен 11 современными отрядами: Amphipoda, Vochusacea, Cumacea, Isopoda, Lophogastrida, Mictacea, Mysida, Spelaeogriphacea, Stygiomysida, Tanaidacea, Thermosbaenacea (Martin, Davis, 2001). Из них существенную роль в донных биоценозах Мирового океана играют следующие отряды: Isopoda, Amphipoda, Cumacea, Mysida и Tanaidacea. Представители остальных отрядов значительно специализированы и малочисленны: отряд Mictacea обитает в пещерах, сообщающихся с морем или океаном, включает всего 1 вид; отряд Vochusacea населяет глубины моря и пещеры, сообщающиеся с морем или океаном, представлен 6 видами; Spelaeogriphacea – 4 вида, ведут подземный образ жизни; Thermosbaenacea обитают в горячих термальных источниках, пресной и солоноватой воде, в прудах и озерах, имеющих подземную связь с океаном или морем, включает 34 вида; Lophogastrida обитают преимущественно в глубоководной пелагиали океанов, известно 56 видов, классифицируемых в 3 семейства и 9 родов; отряд Stygiomysida встречается в морских пещерах, включает 16 видов (Догель, 1981; Gutu, Iliffe, 1998; Martin, Davis, 2001; Meland, Willassen, 2007; www.marinespecies.org, 2015).

Пять крупных отрядов включают около 23000 видов: Isopoda ~10000 видов (Головань, Малютина, 2010), Amphipoda ~9000 видов (Jażdżewska, 2015), Cumacea ~1650 видов, Tanaidacea ~1200 видов, Mysida ~1000 видов (www.marinespecies.org, 2015). В глубоководных районах Мирового океана наблюдается различное соотношение численности отрядов перакарид: изоподы доминируют в некоторых районах атлантического сектора Южного океана и в Ангольской котловине (Brandt et al., 2004, 2005, 2007a, 2014, 2015), амфиподы – в районе Южных Сандвичевых островов, в некоторых районах атлантического сектора Южного океана (Brandt et al., 2007b, c; Brökeland et al., 2007; Kaiser, 2008), кумовые раки доминируют в батиали напротив восточной Гренландии

(Brandt, Schnack, 1990), танаиды – в батииали западной Австралии (Poore et al., 2015), и только мизиды являются редкой группой во всех изученных батииальных и абиссальных районах Мирового океана (Brandt et al., 2005, 2007a, b; Brökeland et al., 2007; Kaiser, 2008; Poore et al., 2015). До экспедиций SoJaBio и KuramBio ни в глубоководной котловине Японского моря, ни в абиссали Курило-Камчатского района не проводилось сравнение численности и видового богатства отрядов перакарид и не изучалась их доля в макробентосе.

3.1. Доля кумовых раков в макробентосе батииали и псевдоабиссали Японского моря (по материалам экспедиции SoJaBio)

В Японском море на глубинах 455–3666 м в пробах эпибентосного салазочного трала экспедиции SoJaBio обнаружено 244531 организма макро- и мегафауны, среди которых наиболее многочисленными были классы Malacostraca (33%), Polychaeta (14,8%) и Ophiuroidea (13,9%) (Brandt et al., 2013). Класс Malacostraca представлен главным образом надотрядом Peracarida (94% от класса). Согласно данным экспедиции SoJaBio, в глубоководной части Японского моря подтип ракообразные составляет 57,3% от организмов, пойманных салазочным тралом. Надотряд Peracarida – доминирующая таксономическая группа (31,4%), превышающая по численности даже класс Polychaeta (14,8%). Доля перакарид будет еще выше, если исключить из анализа планктонные группы организмов (планктонные Cephalopoda, Copepoda, Euphausiacea и Chaetognathia). Ракообразные надотряда Peracarida являются доминирующим таксоном донной макрофауны в батииали и псевдоабиссали Японского моря по численности, а также составляют около четверти видов макробентоса (Brandt et al., 2013).

В пробах SoJaBio обнаружено 5 отрядов перакарид (Golovan et al., 2013). Наиболее многочисленный отряд Isopoda представлен 18 видами из 14 родов, 7 семейств и 3 подотрядов. Изоподы составляли 15,2% от числа всех макробентосных организмов и 37% от перакарид (рис. 10, 11) (Golovan et al.,

2013).

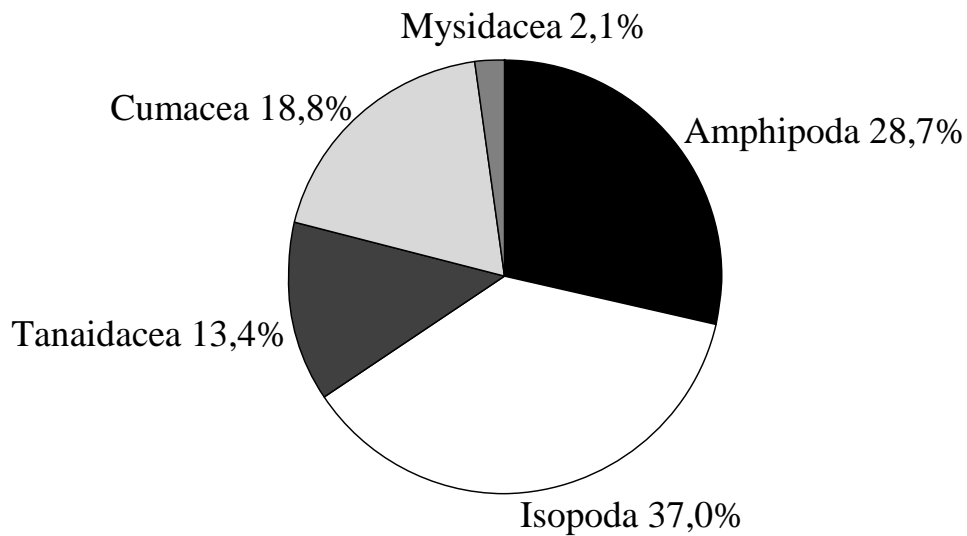


Рисунок 10 – Количественный состав надотряда Peracarida в батииали и абиссали Японского моря (по: Golovan et al., 2013).

Отряд Amphipoda отличается самым высоким видовым богатством: 65 видов из 42 родов, 21 семейства и 3 подотрядов. Амфиподы были вторыми по численности (11,8% от макробентоса и 28,7% перакарид) (рис. 10, 11) (Golovan et al., 2013). Отряд Cumacea – второй по видовому богатству среди перакарид, представлен 26 видами из 13 родов и 5 семейств. Кумовые раки составили 7,7% от всего макробентоса и 18,8% от перакарид (рис. 10, 11) (Golovan et al., 2013). Отряд Tanaidacea включает 15 видов из 11 родов, 8 семейств и 2 подотрядов. На долю танаид пришлось 5,5% от макробентоса и 13,4% перакарид (рис. 10, 11) (Golovan et al., 2013). Мизиды в пробах SoJaBio представлены 8 видами из 5 родов и 1 семейства, они составили 0,9% от макробентоса и 2,1% от перакарид (рис. 10, 11) (Golovan et al., 2013).

Для видового богатства перакарид прослеживается четкая зависимость от глубины: на ~450–550 м – найдено 118 видов, ~1300–1500 м – 43 вида, ~2500–2700 м – 30 видов и ≥ 3300 м – 10 видов.

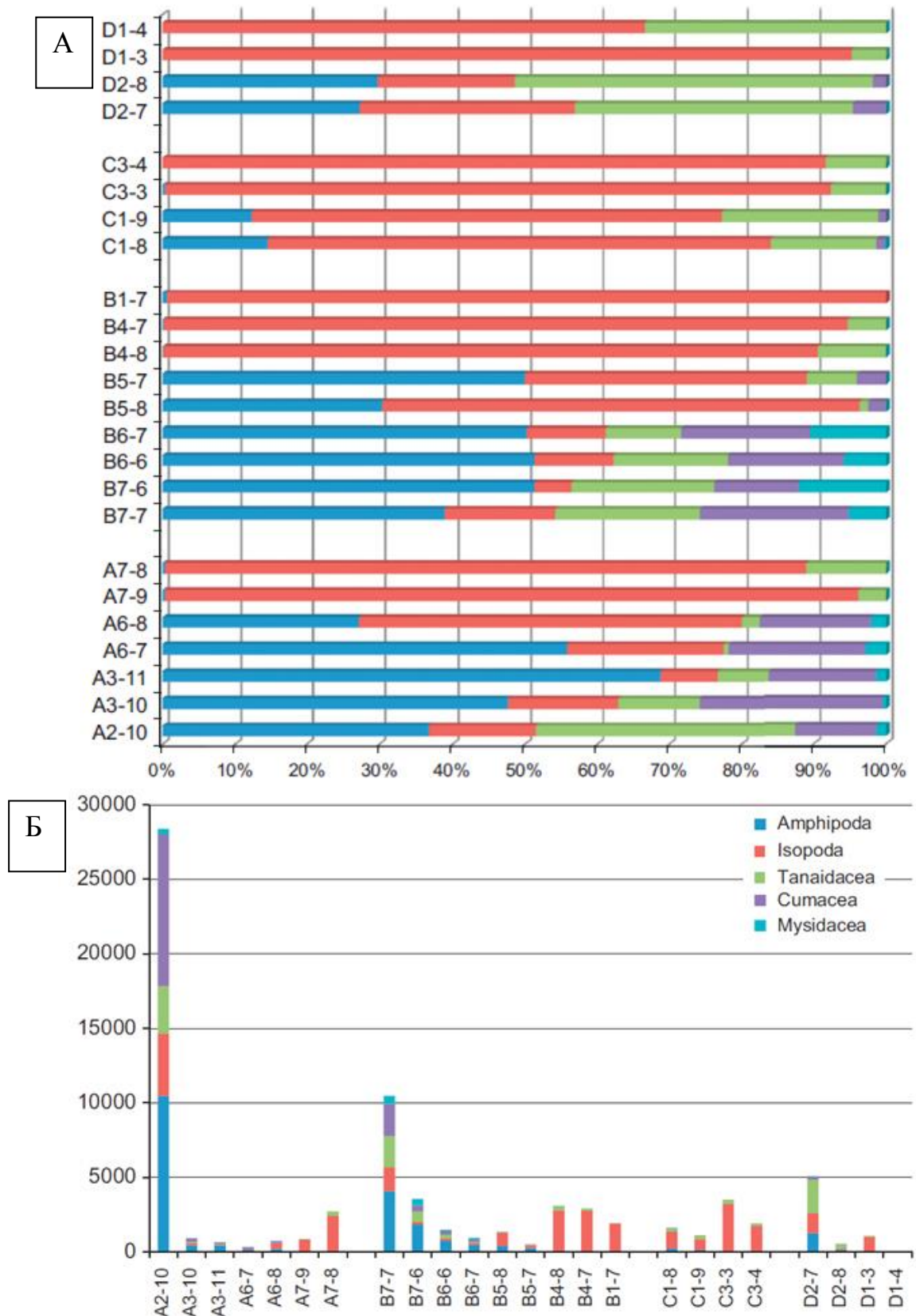


Рисунок 11 – Состав фауны н/отряда Peracarida в глубоководной части Японского моря (сборы С-ЕБС). Станции расположены по трансектам, а внутри трансект – по глубинам. А – относительное количество организмов (%). Б – абсолютное количество экземпляров на станцию (по: Brandt et al., 2013)

На дендрограмме сходства станций четко выделяются три группировки (с 25% сходства), отличающиеся видовым богатством и численностью (рис. 12) (Golovan et al., 2013).

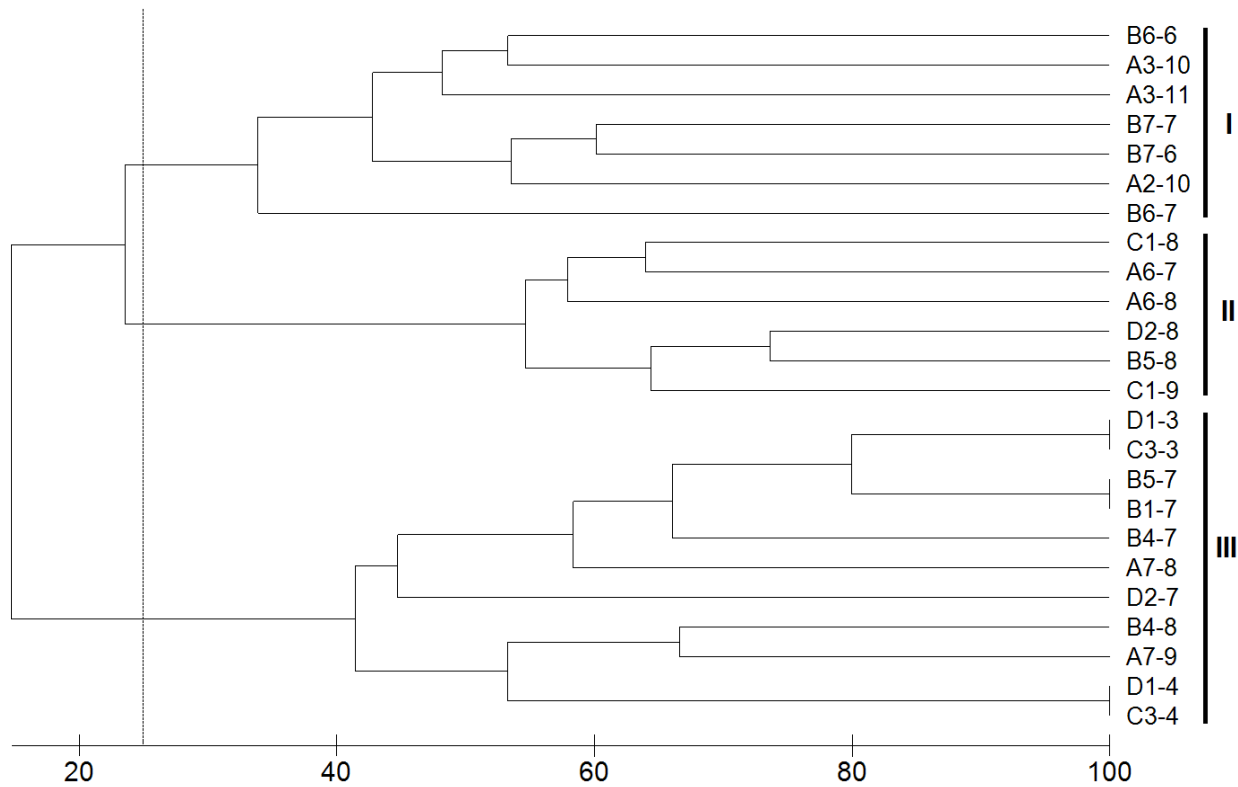


Рисунок 12 – Дендрограмма сходства станций экспедиции SoJaBio (по видовому составу н/отряда Peracarida) (по: Golovan et al., 2013)

Группа I включает станции верхней части склона с глубиной ~450–1500 м (A2, A3, B6, B7). Обнаружены представители 126 видов. Доминирующие виды *Baeonectes brandtae* Malyutina, Golovan et Elsner, 2013 (Isopoda), *Eudorella* spp. (Cumacea) и *Leucon* aff. *fulvus* (Cumacea). На глубинах 450–550 м отмечена максимальная численность перакаррид, на несколько порядков выше, чем на более глубоководных станциях (27012 экземпляров на станции A2).

Группа II объединяет станции, расположенные на нижней части склона (A6, B5-8, C1 и D2-8) на глубине 2500–2700 м. Собраны представители 25 видов. Доминирующие виды *Anonyx derjugini* Gurjanova, 1962 (Amphipoda), *Monoculodes* sp. (Amphipoda), *Eurycope spinifrons* (Isopoda). Фауна имеет промежуточный характер между фауной склона и дна котловины Японского

моря. Эта группа станций отличается гораздо более бедной фауной и низкой численностью перакарид (228–936 экземпляров на станцию).

Группа III включает псевдоабиссальные станции. Обнаружены представители 13 видов. Доминирующие виды *Eurycope spinifrons* (Isopoda) и *Paratyphlotanais japonicus* Kudinova-Pasternak, 1984 (Tanaidacea). Станции этой группы характеризуются более высокой численностью, чем станции группы II (2498 экземпляров на станции D2-7), главным образом за счет возрастания доли доминирующего вида изопод *Eurycope spinifrons* Gurjanova, 1933. Вероятно, такие колебания численности происходят по причине того, что органика смывается с крутого склона и накапливается у его основания, обеспечивая пищей обитающие здесь организмы (Зенкевич, 1977), что подтверждается фотографиями морского дна, на которых видны многочисленные остатки морской травы и другие аллохтонные организмы (рис. 13).

Наблюдаемые изменения численности с увеличением глубины происходят за счет разных отрядов перакарид. Численность представителей отрядов Cumacea, Amphipoda, Mysida, а также большинства видов отрядов Isopoda и Tanaidacea резко убывает с увеличением глубины (рис. 11).

На мелководных станциях ~450–550 м Cumacea и Amphipoda образуют очень высокую численность в пробах и составляют большую долю от надотряда Peracarida. Отряды Isopoda и Tanaidacea более малочисленны на этих глубинах, однако здесь их численность также максимальна (рис. 11) (Golovan et al., 2013).

На глубоководных станциях представители отрядов Amphipoda, Cumacea и Mysida или встречены единично, или не выявлены. Практически все виды перакарид (за вычетом найденных единично), обитающие глубже 1000 м, встречаются и на меньших глубинах.

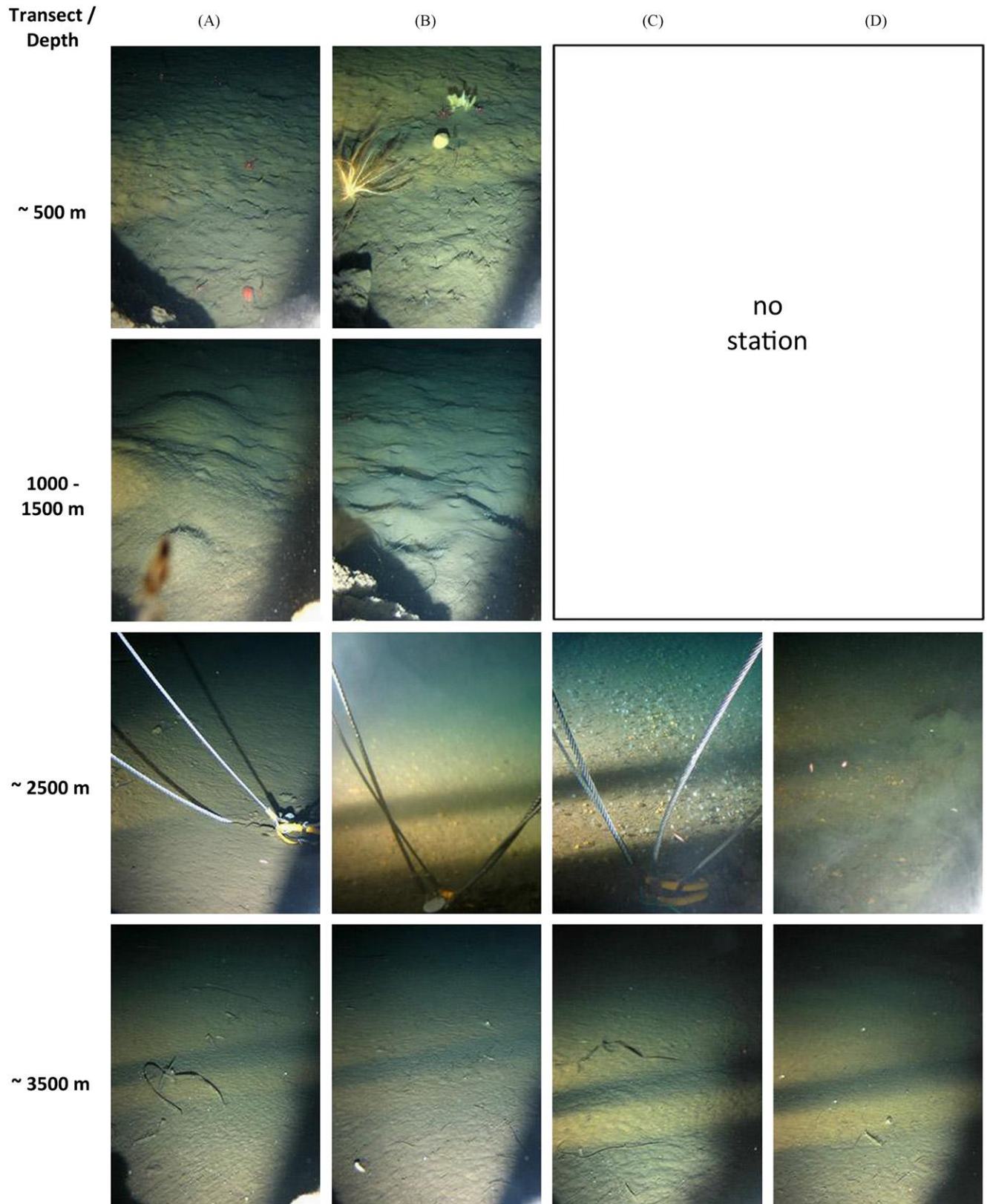


Рисунок 13 – Фотографии дна Японского моря по транссектам (A–D) и глубинам (~500–3500 м) (по: Brandt et al., 2013)

Только три вида перакаррид демонстрируют прямую зависимость от глубины – чем больше глубина, тем больше численность: *Chauliopleona hansknehti* Larsen et Shimomura, 2007 (Tanaidacea), *Eurycope spinifrons* (Isopoda)

встречаются и на ~450 м, но максимальной численности достигают в нижней батииали и псевдоабиссали (~2600 м и ~3300 м соответственно), и только *Paratyphlotanais japonicus* Kudinova-Pasternak, 1984 (Tanaidacea) многочислен на глубине ~2500–3400 и не встречается на более мелководных станциях.

В Японском море кумовые раки демонстрируют нетипичное батиметрическое распространение – они более многочисленны и разнообразны на шельфе, чем в глубоководной котловине, в то время как множеством глубоководных экспедиций было показано, что в отрядах Cumacea и Isopoda с увеличением глубины возрастает численность и видовое богатство (Dahl, 1954; Hessler, Thistle, 1975; Hessler, Wilson, 1983; Hessler, Stromberg, 1989; Gage, Tyler, 1991; Rex et al., 1997, 2006; Brandt et al., 2005, 2007a, b, c, 2012; Ebbe et al., 2010). В изученных районах Мирового океана, амфиподы обычно более массово встречаются в мелководных районах с крупнозернистыми грунтами, а в глубоководных районах с мягкими осадками доминируют изоподы и кумовые (Brandt, Piepenburg, 1994; Brandt et al., 1997; Piepenburg et al., 1997; Lörz, Brandt, 2003; Mühlenhardt-Siegel, 2011). Брандт с соавторами (Brandt et al., 2013) отмечает, что несмотря на высокую численность изопод в нижней батииали и псевдоабиссали Японского моря, их видовое богатство гораздо ниже, чем в других глубоководных районах.

Низкая численность и видовое богатство фауны в батииали и псевдоабиссали Японского моря отмечалась ранее для разных групп зообентоса, в том числе и для перакарид (Дерюгин, 1933, 1939; Зенкевич, 1963; Nishimura, 1966, 1968, 1969). Наши результаты в целом подтверждают эти данные, хотя, как и ожидалось, предыдущие оценки видового богатства больших глубин Японского моря были сильно занижены. До экспедиции SoJaBio для Японского моря глубже 500 м было известно 78 видов перакарид (41 вид отряда Amphipoda, 13 – Isopoda, 15 – Cumacea, 3 – Tanaidacea и 6 – Mysida) (Richardson, 1909; Гурьянова, 1933, 1936, 1951, 1962; Ломакина, 1958; Murano, 1972, 1977; Кусакин, 1979, 1982, 1988, 1999, 2003; Кудинова-Пастернак, 1984; Gamô, 1999; Saito et al., 2000; Петряшев, 2004, 2005; Василенко, Царева, 2004; Fukuoka,

Murano, 2006; Головань, 2007; Головань, Малютина, 2010; Царева и др., 2013; Akiyama, 2014). По результатам экспедиции SoJaBio 90 видов перакаррид (63,4%) из 17 родов и 10 семейств отмечены в этом районе впервые. С другой стороны, не менее 41 вида (31 – Amphipoda, 4 – Isopoda, 5 – Cumacea и 1 – Tanaidacea), известные для глубоководной части Японского моря, не были собраны в SoJaBio (Golovan et al., 2013). Это свидетельствует о том, что реальное число видов в Японском море еще выше, чем собрано в ходе экспедиции SoJaBio.

3.2. Доля кумовых раков в макробентосе Курило-Камчатского желоба и прилегающей океанической абиссали (по материалам экспедиции KuramBio)

Экспедиция KuramBio на НИС "Sonne" – первая биологическая экспедиция в океаническую абиссаль северо-западной части Тихого океана со времен экспедиций на НИС "Витязь" в середине двадцатого века. В литературных данных после более чем сорокалетних исследований на НИС "Витязь", которые проводились в северо-западной Пацифике в батиали, абиссали и ультраабиссали, указывается около 660 видов разных таксономических групп. Экспедиция KuramBio охватывала более ограниченный район с глубинами 4830–5780 м, однако использование современного орудия лова – эпибентосного салазочного трала, приспособленного для сбора донной макрофауны, позволило собрать более 1750 видов (Brandt et al., 2015).

На протральной эпибентосным салазочным тралом акватории в экспедиции KuramBio на глубинах от 4830 до 5780 м собран 85651 экземпляр придонной фауны из 15 типов. 98% собранных организмов принадлежат 5 доминирующим по численности типам: Arthropoda (42%), Annelida (27%), Mollusca (16%), Echinodermata (8%) и Nematoda (5%). Оставшиеся 2% составляют следующие типы: Cnidaria, Porifera, Ctenophora, Nemertea, Priapulida, Sipunculida, Bryozoa, Chaetognatha, Hemichordata и Chordata (Brandt et al., 2015). Многие таксономические группы, обнаруженные в пробах

салазочного трала, характеризуется очень низкой плотностью поселений, что происходит вследствие мозаичного распределения и характерно для глубоководных бентосных организмов (Brandt et al., 2007a, b, c; Kaiser et al., 2007, 2009).

Ракообразные надотряда Peracarida являются доминирующей таксономической группой и составляют 19,2% от всех макробентосных организмов, собранных EBS. Перакариды характеризуются высоким видовым богатством и составляют около 25% видов донной макрофауны (Brandt et al., 2015). Такое положение характерно для различных глубоководных районов Мирового океана: в абиссали Атлантики, батиали и абиссали Антарктики и батиали западной Австралии перакариды доминируют вместе с полихетами и двустворчатыми моллюсками, хотя процентное соотношение между этими доминирующими группами различное (Brandt et al., 2005, 2007b, c; Poore et al., 2015).

В сборах KuramBio обнаружено 5 отрядов перакарид (Brandt et al., 2015). Самый многочисленный и богатый видами отряд Isopoda представлен 207 видами из 73 родов, 19 семейств и 3 подотрядов (Elsner et al., 2015). Изоподы составляли 11,7% от числа всех макробентосных организмов и 61% от перакарид (рис. 14, 15). Отряд Amphipoda – второй по численности и видовому богатству: 79 видов из 32 родов и 21 семейства (Jażdżewska, неопубликованные данные). Амфиподы составили 3,8% от макробентоса и 19,8% перакарид (рис. 14, 15). Отряд Cumacea представлен 70 видами из 24 родов и 5 семейств. На долю кумовых пришлось 1,9% от всего макробентоса и 9,8% от перакарид (рис. 14, 15). Отряд Tanaidacea включает 77 видов из 31 рода, 11 семейств, 3 подотрядов (Błazewicz-Paszkowycz, неопубликованные данные). Танаиды составили 1,8% от макробентоса и 9,2% от перакарид (рис. 14, 15). Отряд Mysidacea в сборах KuramBio представлен 14 видами из 9 родов и 1 семейства, они составили 0,04% от макробентоса и 0,2% от перакарид (рис. 14, 15).

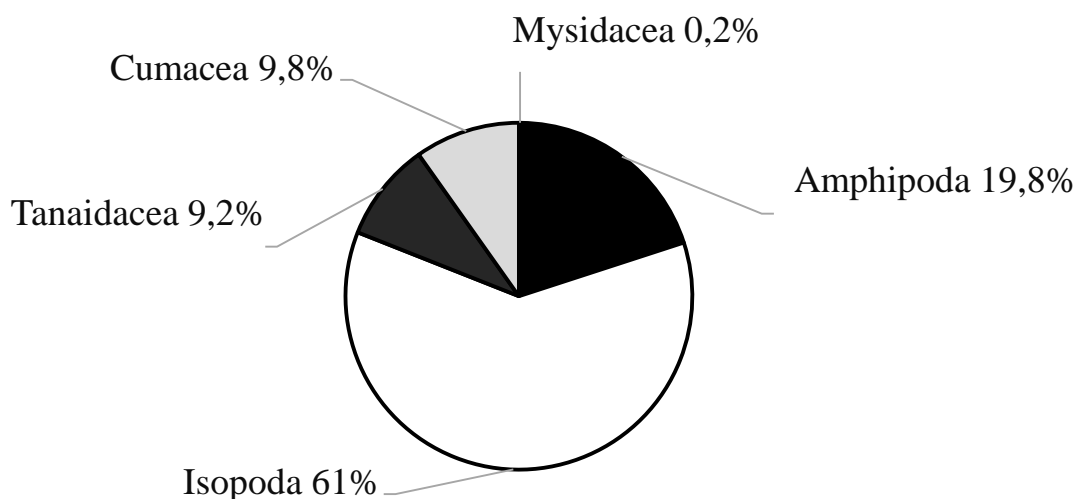


Рисунок 14 – Количественный состав надотряда Peracarida в абиссали Курило-Камчатского района (материалы KuramBio)

Самые богатые уловы ракообразных надотряда Peracarida были на станции 3, расположенной на западном склоне Курило-Камчатского желоба (1011 экз./1000 м²), а также на самой южной станции 12 (588 экз./1000 м²) и станции 2, лежащей неподалеку от восточного склона желоба (508 экз./1000 м²). Интересно, что плотность распределения перакаридов на станции 3 в два раза выше, чем на станции 2, а разница численности кумовых раков на этих станциях незначительна. Такое существенное увеличение численности на станции 3 образовано изоподами и амфиподами, на треть гуще населяющими данную акваторию, чем на станции 2 (рис. 15), однако причина этого пока неясна (Brandt et al., 2015).

Кумовые раки чаще встречаются и гораздо более разнообразны на больших глубинах, чем на шельфе, что, как предполагают некоторые авторы, связано с большими неразрозненными площадями мягких осадков в глубоководных районах (Brandt, Piepenburg, 1994; Piepenburg et al., 1997; Brandt et al., 1997; Lörz, Brandt, 2003; Mühlenhardt-Siegel, 2011). Однако главными факторами, влияющими на распределение животных инфауны, считается в первую очередь наличие пищи и затем достаточное содержание кислорода (Thiel, 1983; Shirayama, 1984; Danovaro, et al., 1995; Jorissen et al., 1995; Vanreusel et al., 1995; Relexans et al., 1996; Galeron, 2001). Мягкие осадки (рис.

16), стабильная температура и соленость в районе Курило-Камчатского желоба, а также высокое содержание органического углерода являются благоприятными условиями для макробентосных организмов (подробнее см. главу «Влияние абиотических факторов на распределение глубоководных кумовых раков»).

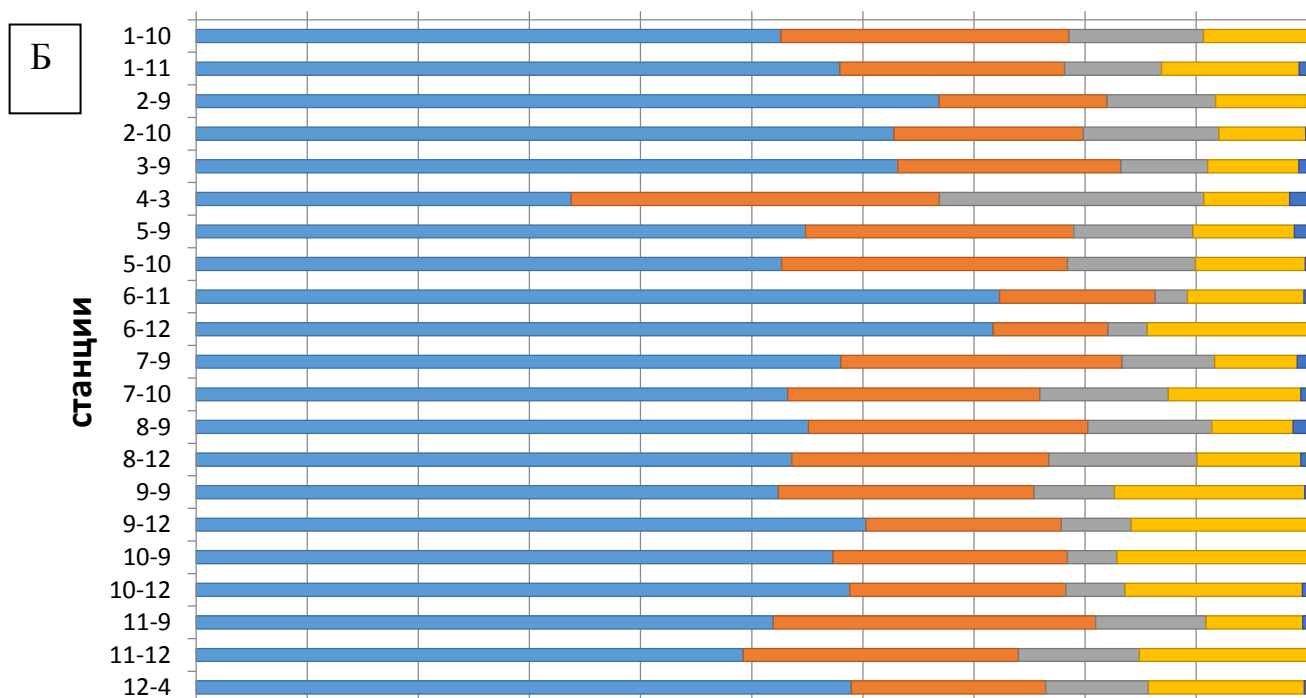
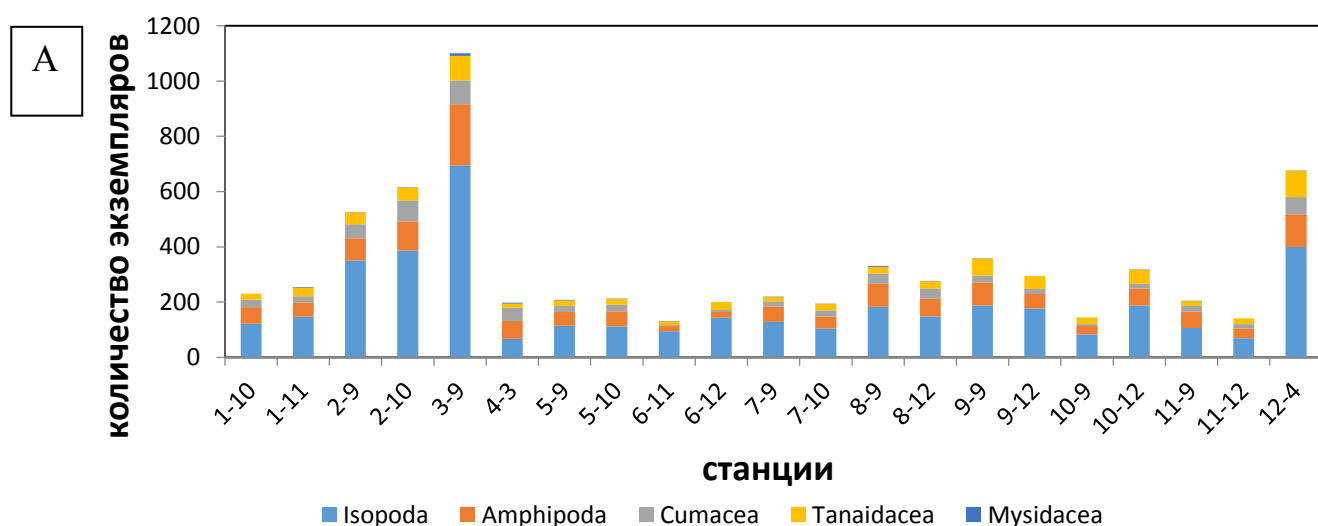


Рисунок 15 – Состав фауны н/отряда Peracarida экспедиции KuramBio (сборы С-ЕBS). А – количество экземпляров на 1000 м². Б – относительное количество организмов (%) (по: Brandt et al., 2015)

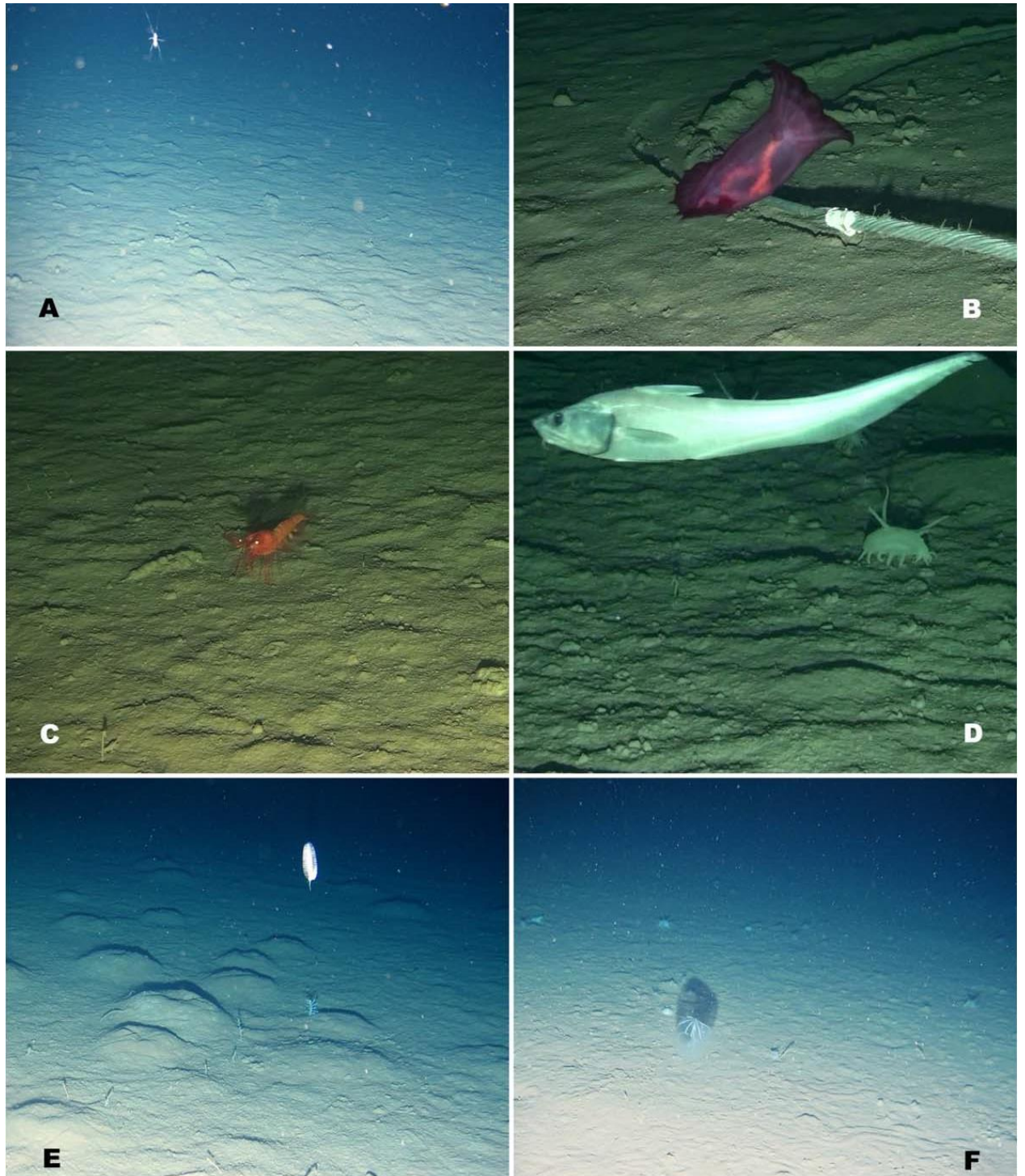


Рисунок 16 – Фотографии дна океанической абиссали района Курило-Камчатского желоба. А. Траление EBS 1-10, тонкие осадки и ровное дно, верхний левый угол – плавающая изопода (cf. Munnopsidae). В. Траление EBS 2-9, тонкие осадки и ровное дно, проплывающая голотурия (*Eunyniaster* cf. *eximia*). С. Траление EBS 5-9, грубые осадки и ровное дно, Decapoda. D. Траление EBS 8-9, грубые осадки и холмистое дно, полихетные трубки, рыба (сем. Macrouridae), голотурии *Scotoplanes* cf. *hanseni*. E. Траление EBS 10-9, грубые осадки и холмистое дно, полихетные трубки, хищная губка, проплывающая полихета. F. Траление EBS 11-9, грубые осадки и ровное дно, возможно несколько голотурий *Scotoplanes* cf. *hanseni*, на переднем плане – плавающий гребневик (по: Brandt et al., 2015)

В абиссали Курило-Камчатского района было известно лишь 2 вида кумовых раков (Ломакина, 1958; Беляев, 1989), однако в материалах экспедиции KuramBio нами идентифицировано 70 видов отряда Cumacea (Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015). Около 50 видов изопод было известно из сходных абиссальных глубин Курило-Камчатского района (Бирштейн, 1963, 1970, 1971), а в материалах KuramBio обнаружено 207 видов изопод (Elsner et al., 2015; Malyutina et al., 2015; Golovan, 2015; Brandt et al., 2015).

Однако не стоит забывать об огромных объемах материала, собранных НИС "Витязь", сортировка и идентификация которого до сих пор не завершена. В пробах кумовых раков с 8 станций НИС "Витязь", находящихся в районе, исследованном экспедицией KuramBio, обнаружено 17 видов, 15 из которых общие со сборами 2012 г., и только 2 вида не обнаружены в уловах KuramBio. Невозможно приуменьшить значимость экспедиции KuramBio в исследовании донного населения океанической абиссали северо-западной Пацифики, однако следует помнить и об огромном количестве необработанных проб по целому ряду крупных таксономических групп организмов, которые до сих пор ждут своих специалистов.

Таким образом, сравнение таксономического состава макрофауны глубоководной части Японского моря и Курило-Камчатского района показывает, что в обоих районах и по численности, и по видовому богатству доминирует класс Malacostraca, за которым следует класс Polychaeta (Golovan et al., 2013; Brandt et al., 2013, 2015). Доминирование в бентосе высших раков типично для глубоководных районов Мирового океана (абиссаль южной Атлантики (Brandt et al., 2014), батиаль напротив западной Австралии (Poore et al., 2015), так же, как и доминирование полихет (Атлантический сектор Южного океана (Brandt et al., 2004, 2005), батиаль напротив восточной Гренландии (Brandt, Schnack, 1990), батиаль в районе Южных Сандвичевых островов (Kaiser, 2008). Высшие раки и полихеты преобладают над остальными классами животных макрофауны практически во всех изученных глубоководных районах Мирового океана (Arntz et al., 1997; Clarke, Johnston,

2003; Brandt et al., 2004, 2007b, c; Kaiser, 2008), и Курило-Камчатский район и Японское море не являются исключениями (Golovan et al., 2013; Brandt et al., 2013, 2015).

Внутри надотряда Peracarida процентное соотношение варьирует в разных глубоководных районах. Однако в целом по численности и видовому богатству доминируют отряды Isopoda (в некоторых районах атлантического сектора Южного океана, в Ангольской котловине, в глубоководной котловине Японского море и абиссали Курило-Камчатского района) (Brandt et al., 2004, 2005, 2007a, b, c, 2014, 2015; Golovan et al., 2013) и Amphipoda (в районе Южных Сандвичевых островов, в некоторых районах атлантического сектора Южного океана) (Brandt et al., 2007b, c; Brökeland et al., 2007; Kaiser, 2008). Кумовые раки в глубоководных районах Мирового океана составляют значимую часть (9–33% от перакарид), однако доминируют редко (например, в батиали напротив восточной Гренландии (Brandt, Schnack, 1990). Отряд Tanaidacea обычно составляет небольшую часть от надотряда, однако в батиали западной Австралии они являются доминирующим отрядом перакарид (Poore et al., 2015). Мизиды (бентические и бенто-пелагические виды, собранные EBS) являются редкой группой во всех изученных глубоководных районах (Brandt et al., 2005, 2007b, c; Brökeland et al., 2007; Kaiser, 2008; Poore et al., 2015).

В сборах EBS батиали и псевдоабиссали Японского моря и абиссали Курило-Камчатского района отряды надотряда Peracarida располагаются в следующей последовательности по убыванию численности: в Японском море – Isopoda (37%), Amphipoda (29%), Cumacea (19%), Tanaidacea (13%), Mysidacea (2%) (Golovan et al., 2013) и в океанической абиссали, прилегающей к Курило-Камчатскому желобу – Isopoda (59%), Amphipoda (21%), Tanaidacea (11%), Cumacea (9%), Mysidacea (<1%) (Brandt et al., 2015).

4. ФАУНА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КУМОВЫХ РАКОВ В БАТИАЛИ И ПСЕВДОАБИССАЛИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

До экспедиции SoJaBio было известно 15 видов кумовых раков, обитающих в Японском море на глубинах более 500 м: *Hemilamprops gracilis* Hart, 1930, *Eudorella emarginata* Kröyer, 1846, *Eudorella pacifica* Hart, 1930, *Eudorella bathyalis* Vassilenko et Tzareva, 2004, *Leucon acutirostris* Sars, 1864, *Leucon kobjakovae* Lomakina, 1955, *Campylaspis clavata* Lomakina, 1952, *C. glabra* Sars, 1879, *C. pisum* Vassilenko et Tzareva, 2004, *Diastylis paraspinulosa* Zimmer, 1926 (рис. 17), *D. moskalevi* Vassilenko et Tzareva, 2004, *D. ornata* Lomakina, 1952, *Makrokylindrus hirsutus* (Lomakina, 1955) (рис. 17), *Leptostylis villosa* Sars, 1869, *Paraleptostylis vityazi* Vassilenko et Tzareva, 2004 (Ломакина, 1958; Gamô, 1999; Vassilenko, Tzareva, 2004). В 2011 г. экспедиция на НИС «Tansei-maru», собрала пробы бентоса у Японских островов, с глубин 143–1564 м. Японским ученым Акияма обнаружено 26 видов из 11 родов и 5 семейств. Девятнадцать видов отмечено Акияма для глубин более 500 м: 5 видов известны ранее для Японского моря: *Eudorella bathyalis*, *Eudorella emarginata*, *Diastylis samurai*, *Paraleptostylis vityazi*, *Petalosarsia declivis*; *Eudorella orientaris* Akiyama et Gamô, 2012, известная ранее с акватории Тихого океана у Японских островов; 4 вида определены под вопросом: *Campylaspis ?schnabelae*, *Leucon (Leucon) ?nasicoides pacificus*, *Disatylis ?moskalevi*, *Leptostylis ?villosa*; 8 видов идентифицированы до рода и, вероятно, являются новыми: *Paralamprops* sp. 1, *Campylaspis* sp. 2, *Campylaspis* sp. 1, *Paralamprops* sp. 2, *Leucon (Leucon)* sp. 1, *Campylaspis* sp. 3, *Leucon (Crymoleucon)* sp., *?Leucon* sp (Акияма, 2014). Акияма приводит описание двух новых видов (оба найдены в SoJaBio): *Campylaspis brevirostris* (описан с глубины 160–808 м, нами обнаружен до 1011 м), *Cumella tanseiae* (описан с глубины 198–250 м, нами обнаружен до 1356 м) (рис. 17) (Акияма, 2014). Сложно сказать, сколько видов общих с видами из материалов SoJaBio (но не менее 5).

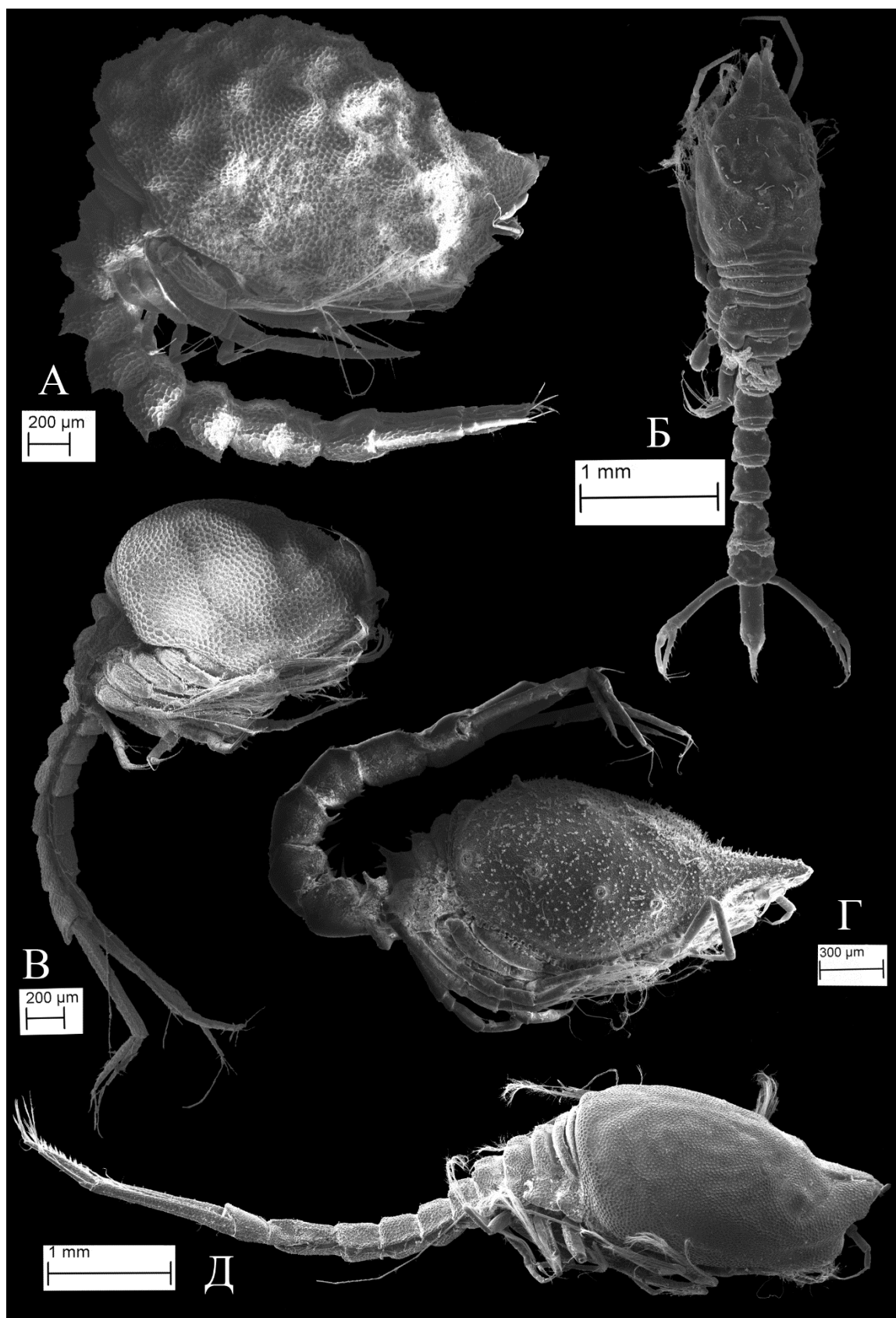


Рисунок 17 – Некоторые представители отряда Cumacea, собранные в экспедиции SoJaBio (SEM-фото): А. *Campylaspis papillata* Lomakina, 1952 (самка), Б. *Makrokylindrus hirsutus* (Lomakina, 1955), В. *Campylaspis brevirostris* Akiyama, 2014 (самец), Г. *Diastylis paraspinulosa* Zimmer, 1926 (самка), Д. *Campylaspis vassilenkoae* Lavrenteva et Tzareva, 2013 (самец) (по: Лаврентьева, Царева, 2013; Царева и др., 2013)

В сборах экспедиции SoJaBio обнаружено 26 видов кумовых раков из 13 родов и 5 семейств, из которых 9 видов новые для науки. Три вида из последних экспедиций уже описаны: *Campylaspis vassilenkoae* Lavrenteva et Tzareva, 2013 из материалов SoJaBio (рис. 17), *Campylaspis brevirostris* Akiyama, 2014 (рис. 17) и *Cumella tanseiae* Akiyama, 2014 из сборов НИС «Tansei-maru» (также обнаруженные в пробах SoJaBio). Впервые в Японском море на глубинах более 500 м обнаружены: представители родов *Lamprops* (семейство Lampropidae), *Cumella* (семейство Nannastacidae) и *Petalosarsia* (семейство Pseudocumatidae).

Семейство Leuconidae обнаружено в батииали и псевдоабиссали Японского моря во всем диапазоне глубин, исследованном экспедицией SoJaBio (450–3357 м) (рис. 18). В материалах экспедиции SoJaBio семейство Leuconidae самое многочисленное (43% от собранных кумовых; 7 видов, 1661 экземпляр) и представлено 3 родами: *Leucon* Krøyer, 1846 (5 видов), *Eudorella* Norman, 1867 (комплекс из ~3 видов), *Eudorellopsis* Sars, 1882 (1 вид).

Самый массовый род в сборах SoJaBio – *Leucon* составил 29% от числа собранных кумовых раков (рис. 19). Он представлен 5 видами, из которых *Leucon* aff. *fulvus* (сходен с *L. fulvus*, но имеет более покатый карапакс, более тупые передне-боковые углы, более крупные дорсальные зубцы) доминирует по численности и составляет 21% от отряда (рис. 19).

Комплекс видов *Eudorella* spp. включает не менее трех видов: *Eudorella emarginata* Krøyer, 1846, *Eudorella pacifica* Hart, 1930, *Eudorella bathyalis* Vassilenko et Tzareva, 2004, неоднократно обнаруженных учеными в батииали Японского моря (Akiyama et al., 2012; Царева и др., 2013; Akiyama, 2014). В сборах SoJaBio род третий по численности, составил 13% от собранных кумовых раков (рис. 19).

Leuconidae составили 20% от собранных кумовых на самой мелководной станции А2 (глубина 455–465 м), 47% на станции В7 (470–528 м), 82-84% на станциях В6 (970–1011 м) и А3 (1354–1525) и 100% на станциях А6 (2511–2555 м), В5 (2609–2655 м), С1 (2693–2725 м), D2 (2653–2683 м), А7 (3345–

3357 м). Наибольшая численность (827 экземпляров) отмечена на станции В7 (470–528 м) (рис. 18). Это единственное семейство отряда Cumacea, встречающееся в Японском море на глубинах более 2800 м.

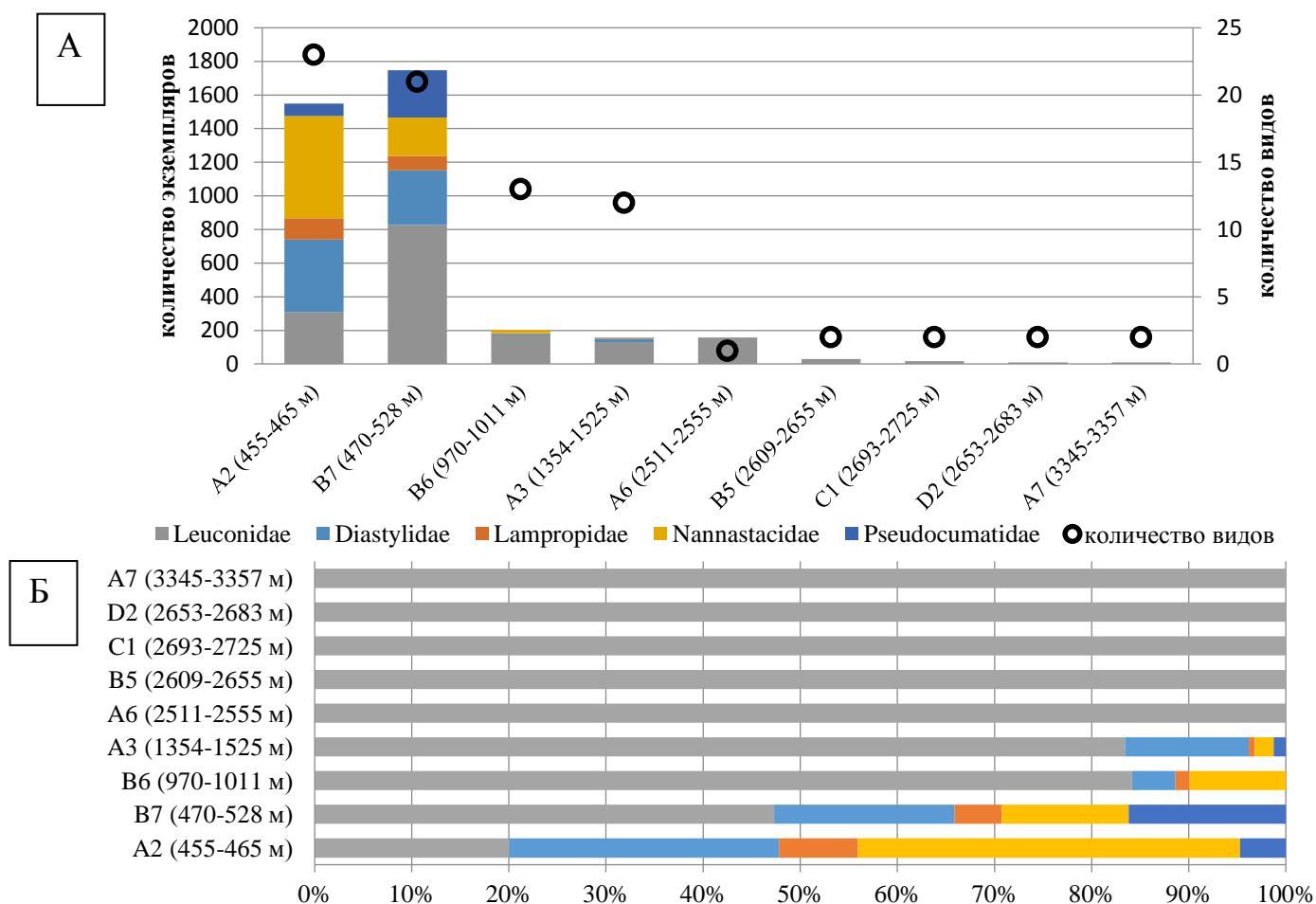


Рисунок 18 – Абсолютная численность (А) и доля (Б) семейств кумовых раков на станциях SoJaBio

Семейство Diastylidae (20%, 7 видов, 784 экземпляра) в материалах SoJaBio представлено 5 родами: *Diastylis* Say, 1818 (3 вида), *Makrokyllindrus* Stebbing, 1912, *Leptostylis* G.O. Sars, 1869, *Brachydiastylis* Stebbing, 1912, *Paraleptostylis* Vassilenko, 1990 (по одному виду).

Многочисленные виды в этом семействе *Leptostylis villosa*, *Paraleptostylis vityazi* и *Diastylis paraspinulosa* составляют 6%, 5% и 4% соответственно от числа собранных кумовых раков (рис. 19). Виды семейства Diastylidae обнаружены экспедицией SoJaBio до глубины 1525 м, однако известно, что *Diastylis moskalevi* Vassilenko et Tzareva, 2004, не найденный в пробах SoJaBio,

встречается в Японском море до глубины 2720 м. На станции А2 (глубина 455–465 м) Diastylidae образовывали максимальную численность (430 экземпляров) и составили 28% от собранных кумовых, на станции В7 (470–528 м) – 18%, на станциях В6 (970–1011 м) и А3 (1354–1525) – 4% и 12% соответственно (рис. 18).

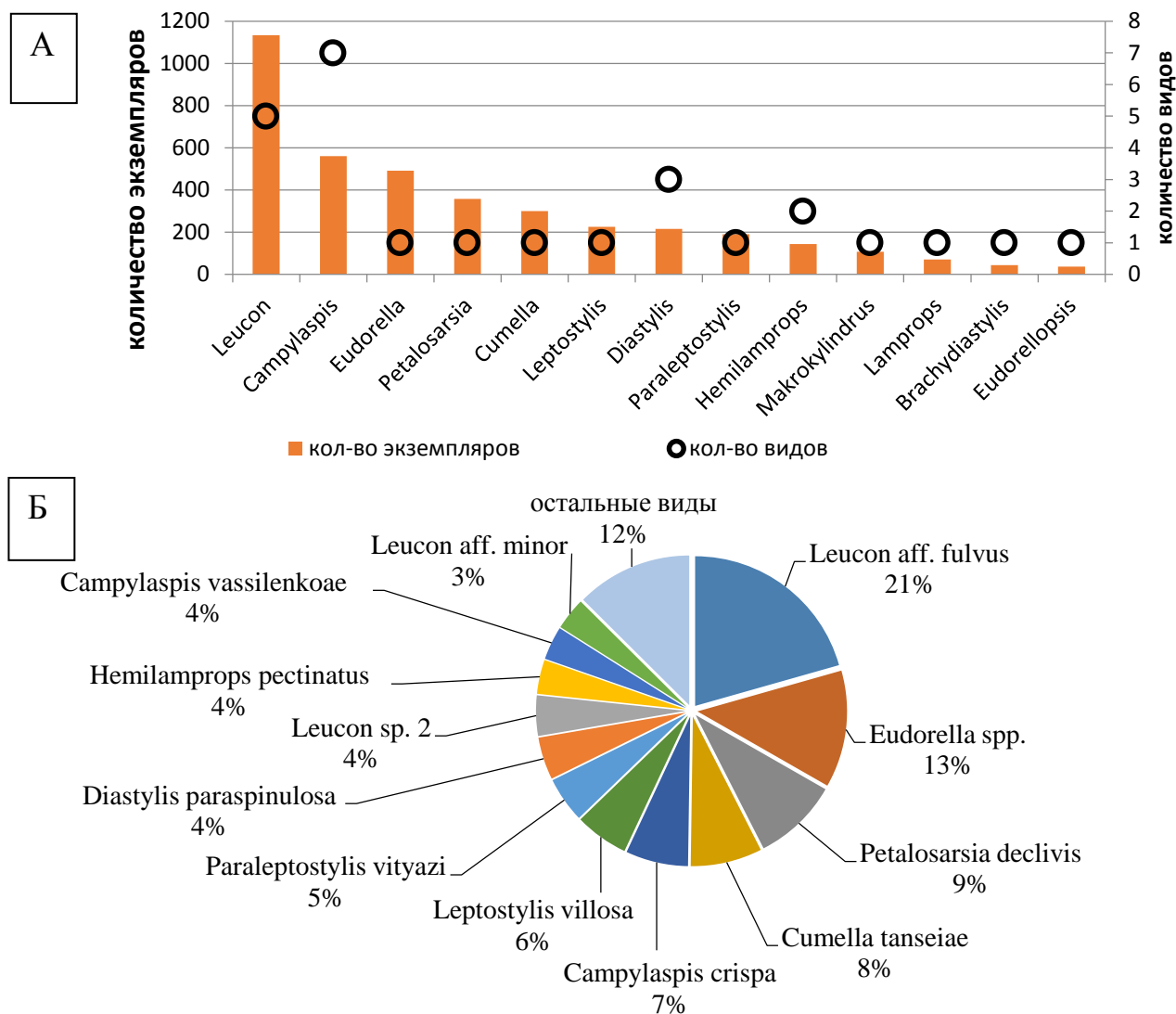


Рисунок 19 – А. Численность и количество видов в родах кумовых раков экспедиции SoJaBio; Б. Соотношение видов кумовых экспедиции SoJaBio

Семейство Nannastacidae второе по численности и включает наибольшее количество видов (22% от собранных кумовых; 8 видов, 860 экземпляров) представлено 2 родами: *Campylaspis* G.O. Sars, 1865 (7 видов) и *Cumella* G.O. Sars, 1865 (1 вид).

Второй по численности род *Campylaspis* включает больше всего (7) видов, из которых доминируют *Campylaspis crispera*, составляя 7%, и *Campylaspis vassilenkoae* – 4% от отряда (рис. 19).

Семейство Nannastacidae в Японском море встречается до глубины 1356 м (станция А3-10). Максимальной численности (609 экземпляров) в экспедиции SoJaBio Nannastacidae достигали на станции А2 (глубина 455–465 м) – 39% от собранных кумовых, на станции В7 (470–528 м) – 13%, В6 (970–1011 м) – 10%, А3 (1354–1525) – 2% (рис. 18).

Семейство Lampropidae обнаружено до глубины 1356 м (станция А3-10), составляет 6% от собранных кумовых. В материалах SoJaBio представлено 215 экземплярами, 3 видами и 2 родами: 1 вид рода *Lamprops* G.O. Sars, 1863 и 2 вида рода *Hemilamprops* G.O. Sars, 1883. *Hemilamprops pectinatus* доминирует в этом семействе, составил 4% от отряда (рис. 19).

На станции А2 (глубина 455–465 м) Lampropidae образовывали наибольшую численность (126 экземпляров) и составили 8% от собранных кумовых, на станции В7 (470–528 м) – 5%, на станциях В6 (970–1011 м) и А3 (1354–1525 м) – 2% и 1% соответственно (рис. 18).

Единственный вид семейства Pseudocumatidae, обитающий в Японском море, *Petalosarsia declivis* (Sars, 1865) в сборах SoJaBio впервые обнаружен до глубины 1356 м (ранее известен до 472 м (Akiyama, Gerken, 2012), в сборах НИС «Tansei-maru» отмечен на глубине 808 м (Akiyama, 2014). В материалах SoJaBio вид наиболее многочислен на станции В7 (глубина 470–528 м) – 283 экземпляра, 7% от собранных кумовых. На станции А2 (455–465 м) Pseudocumatidae составили 5% и на А3 (1354–1525 м) – 2% (рис. 18).

12 видов кумовых раков (на каждый из которых приходится более 3%) составляют 88% Cumacea, а на остальные 14 видов приходится 12%. 3 массовых вида (*Leucon* aff. *fulvus*, *Petalosarsia declivis*, *Cumella tanseiae*) и комплекс видов *Eudorella* составляют 50% кумовых SoJaBio (рис. 19).

Количество видов по станциям варьировало от 23 на станции А2 (455–465 м) до 1 на станции А6 (2511–2555 м). Из 26 видов, собранных в ходе

экспедиции SoJaBio, 25 обнаружены на глубине 455–528 м. 9 видов кумовых раков встречены только на двух верхнебатиальных станциях и не обнаружены глубже 528 м, а еще 15 видов распространены до глубины около 1500 м. На глубине более 2000 м экспедицией SoJaBio обнаружены только *Leucon* aff. *fulvus* и видовой комплекс *Eudorella* spp. (~3 вида). Плотность их поселений убывает с глубиной, и они собраны только на одной из 9 станций глубже 3000 м. По литературным данным вид *Diastylis moskalevi* также встречается до глубины 2720 м.

Три вида перакарид, образующие высокую численность в нижней батиали и псевдоабиссали, принадлежат глубоководным семействам: эврибатный батиальный *Chaulioleona hansknehti* (Akanthophoreidae) эндем северо-западной Пацифики, известный ранее из верхней батиали на акватории Тихого океана вдоль Хонсю; эврибатный батиальный *Eurycope spinifrons* (Munnopsidae) эндем Японского моря; обитающий в нижней батиали и псевдоабиссали *Paratyphlotanais japonicus* (Typhlotanidae) эндем Японского моря (Golovan et al., 2013). Эти три вида – первые колонизаторы, которые начали успешное заселение больших глубин, где они процветают в отсутствие конкуренции за пищевые ресурсы (Golovan et al., 2013). Эврибатные батиальные *C. hansknehti* и *E. spinifrons* встречаются и в верхней батиали, но в гораздо меньшем количестве, чем в нижней батиали и псевдоабиссали. Глубже 2000 м обнаружены только эврибатные батиальные виды кумовых – *Leucon* aff. *fulvus*, *Diastylis moskalevi* и *Eudorella* spp., однако они наоборот, преобладают в верхней батиали, а в псевдоабиссали встречаются единично. Вид рода *Leucon* и комплекс видов *Eudorella* spp. принадлежат холодноводному эволюционно молодому семейству Leuconidae, а *Diastylis moskalevi* – к холодноводному, эволюционно более древнему семейству Diastylidae. Они относятся к широкораспространенным эврибатным, богатым видами родам *Leucon* (90 видов), *Eudorella* (43 вида) и *Diastylis* (105 видов).

Зенкевич (1963) и Нишимура (Nishimura 1966, 1968, 1969, 1983) предполагали, что глубоководная фауна Японского моря состоит из эврибатных

холодолюбивых видов, близких арктическим видам, а не из собственно глубоководных видов. Исследование структуры фауны кумовых раков глубоководной части Японского моря подтвердило отсутствие типичных глубоководных видов. Таким образом, нижнюю батиналь и псевдоабиссаль Японского моря населяют эврибатные батинальные виды из широкораспространенных богатых видами родов холодноводных семейств кумовых раков.

На дендрограмме сходства станций четко выделяются две группы (с 20% сходства): станции, расположенные в верхней части склона (450–1500 м) (А3, В6, А2, В7) объединяются в группу I, а расположенные на нижней части склона и в псевдоабиссали (А6, А7, В5, С1, D2) объединяются в группу II (рис. 20). На станциях в группе I обнаружено 26 видов. Наибольшим сходством (86,4%) обладают станции А2 (455–465 м) и В7 (470–528 м), расположенные практически на одинаковой глубине, но удаленные друг от друга географически. Они включают 23 и 21 вид соответственно, из которых 19 видов общие.

Станция А3 (1354–1525 м) обладает большим сходством со станцией А2 (коэффициент Брея–Кертиса 68,6%), находящейся на том же разрезе, но с разницей 1000 м глубины, чем со станцией В6 (970–1011 м) с другого разреза, но меньшей разницей глубин (коэффициент Брея–Кертиса 64%). Станция В6 (970–1011 м) также обладает большим сходством с более мелководной станцией В7 (сходство 70,6%) одноименного разреза, чем со станциями других разрезов.

В группе станций II обнаружены только 1 вид *Leucon* aff. *fulvus* и видовой комплекс *Eudorella* spp. (~3 вида). На станциях А7 (3345–3357 м), В5 (2609–2655 м), С1 (2693–2725 м), D2 (2653–2683 м) обнаружены оба эти вида (сходство 100%), а на станции А6 (2511–2555 м) обнаружен один вид – *Leucon* aff. *fulvus*.

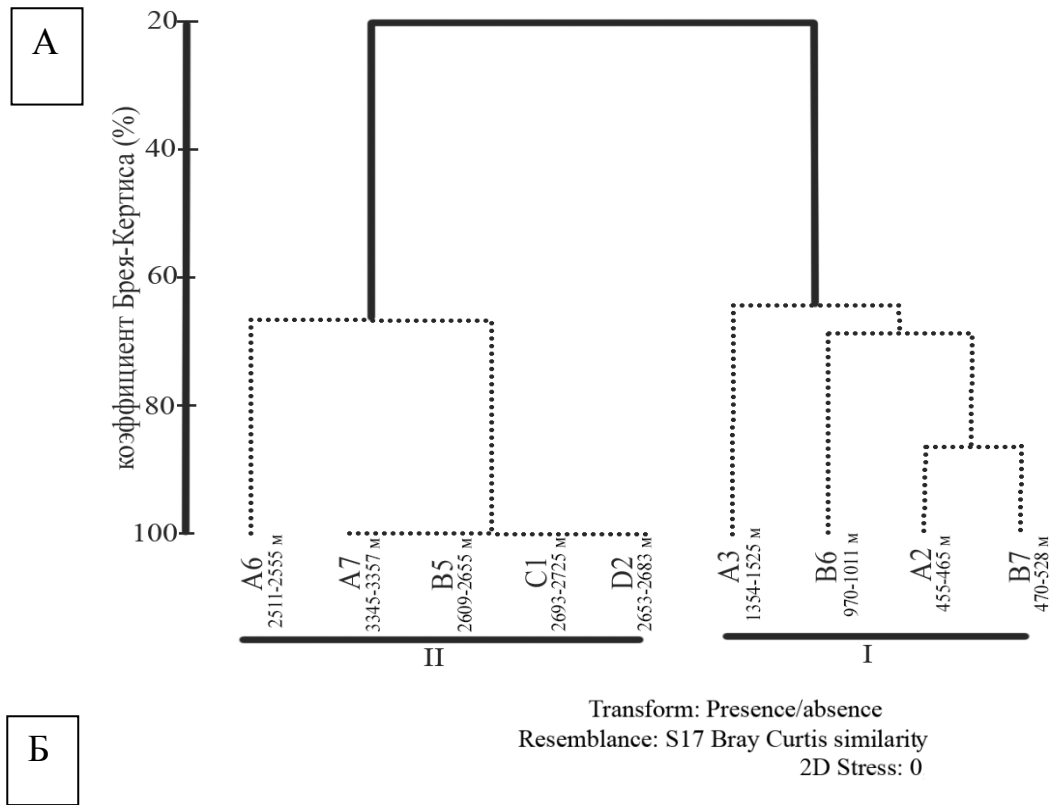


Рисунок 20 – А. Дендрограмма сходства по видовому составу станций SoJaBio; Б. Двумерная диаграмма сходства – MDS-диаграмма станций экспедиции SoJaBio. Траления EBS на станциях суммированы. В качестве меры сходства использован коэффициент Брея–Кертиса

На дендрограмме сходства станций по н/отряду Peracarida выделяется три группы: группа I по перакаридам совпадает с группой I по кумовым, а группа II по кумовым включает группы II и III, выделенные по перакаридам (рис. 12, 20). Кумовые раки были собраны только на одной из 9 станций глубже 3000 м и обнаружены на ней те же виды, что и на нижебатиальных станциях, а выделение группы III в дендрограмме по перакаридам обосновано главным образом за счет вида *Euryscope spinifrons* (Isopoda) (см. главу «Доля кумовых раков в глубоководных бентосных сообществах»).

Оценка степени выявленности видового богатства на основании индекса Chao2 показала, что видовое богатство нижней батиали и псевдоабиссали Японского моря полностью изучено и количество обнаруженных нами видов соответствует действительности (рис. 21).

Однако пик в левой части графика, соответствующий верхнебатиальным станциям, отображает недостаточную изученность района в этом диапазоне глубин – двух станций на глубине ~450–550 м (A2, B7) недостаточно для отображения полной картины (рис. 21). Неполная изученность также подтверждается тем фактом, что из 15 видов, известных ранее в Японском море глубже 500 м, треть не были собраны в SoJaBio.

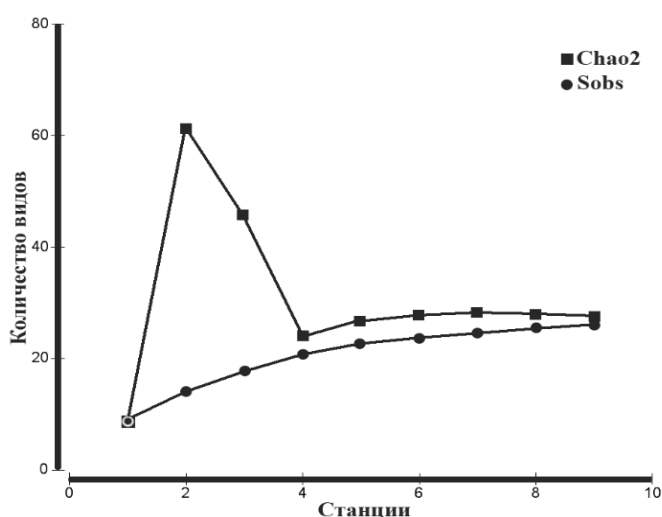


Рисунок 21 – График количества обнаруженных видов (Sobs) и прогностическая оценка количества видов (индекс Chao2) (по материалам экспедиции SoJaBio)

Биогеографическая структура фауны кумовых раков Японского моря

Для биогеографического анализа использованы данные о распространении 78 видов и 5 подвидов кумовых раков из 24 родов и 6 семейств.

Включены оригинальные данные, полученные по итогам обработки проб, собранных в ходе глубоководной экспедиции SoJaBio в августе-сентябре 2010 г., а также литературные сведения (Ломакина, 1952, 1955, 1958; Gamô,

1962a, 1967b, c, d, 1968b, 1985a; Kang, Lee, 1995a; Lee, Lee, 1998, 2012; Vassilenko, Tzareva, 2004; Akiyama, Gamô, 2005, 2006, 2012; Лаврентьева, Царева, 2013; Лаврентьева и др., 2013; Царева и др., 2013; Akiyama, 2014). Используются данные только по описанным видам, новые неописанные виды из сборов SoJaBio и отмеченные в работе Акияма (Akiyama, 2014) не учтены. В северной части Японского моря обитает 67 описанных видов и 5 подвидов кумовых раков из 20 родов и 6 семейств (Лаврентьева, Царева, 2013). Для южной части Японского моря известно 22 описанных вида и 1 подвид, принадлежащие 14 родам и 6 семействам. 12 видов встречаются как в северной, так и в южной частях Японского моря.

Ареалы тихоокеанских видов и их объединение в 4 группы приняты в соответствии с работами по родственным группам перакарид (Петряшев, 2005; Кусакин, 1979).

Анализ распределения видов отряда Cumacea Японского моря позволяет выделить следующие группы с разными типами ареалов:

I. Виды, широко распространенные в Мировом океане. К этой группе отнесен только 1 вид – *Dimorphostylis asiatica*, имеющий западнотихоокеанский тропическо-низкобореальный тип ареала. На юге своего ареала доходит до Тайваня и Вьетнама, на севере – до о. Шикотан (Lee, Lee, 2012; Царева и др., 2013).

II. Виды, обитающие в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящие за пределы северной части Тихого океана. В эту группу входит 13 видов со следующими типами ареалов:

1. Амфибореальные виды. Широко распространены в бореальных водах северной Атлантики и северной Пацифики: *Eudorellopsis deformis* и *Campylaspis glabra* (Царева и др., 2013).

2. Тихоокеанско-западноатлантические бореальные вид и подвид. *Eudorellopsis biplicata* и *Lamprops quadriplicatus quadriplicatus*. Встречаются в Беринговом, Охотском и Японском морях и у обоих побережий Северной Америки (Царева и др., 2013).

3. Широко распространенные бореально-арктические виды. В группу входит 9 видов: *Leptostylis villosa*, *Brachydiastylis resima*, *Eudorella emarginata*, *Eudorellopsis integra*, *Leucon acutirostris*, *Leucon fulvus*, *Leucon nasica*, *Campylaspis rubicunda*, *Petalosarsia declivis* (Ломакина, 1958; Царева и др., 2013).

III. Виды, распространенные как в бореальных, так и в субтропических водах. К этой группе отнесены 15 видов, ареалы которых лежат в зоне перекрытия субтропической и бореальной фаун. 11 видов встречаются только в южной части Японского моря. Включает 3 типа ареалов:

1. Западнотихоокеанский субтропическо-бореальный вид. *Diastylis loricata* – найден в Охотском, Японском и в Желтом морях (Царева и др., 2013).

2. Западнотихоокеанские субтропическо-низкобореальные виды. *Dimorphostylis sculpturensis*, *Eudorella bathyalis*: ареал распространения включает Японское и Восточно-Китайское море (Lee, Lee, 2012; Царева и др., 2013). 11 видов кумовых, встречающиеся в южной части Японского моря, а также в Желтом и Восточно-Китайском морях: *Pseudoleucon japonicus*, *Leucon simanensis*, *Diastylis tricincta*, *Bodotria biplicata*, *Cumella sadoensis*, *Cumellopsis surugaensis*, *Nannastacus pectinatus*, *Nannastacus spinulosus*, *Nannastacus japonicus*, *Schizotrema sakaii* (Gamô, 1962a, 1967b, c, d, 1968b, 1985a).

3. Тихоокеанский субтропическо-бореальный вид. *Eudorella pacifica*, обитает во всех дальневосточных и в Желтом морях, также известен с тихоокеанского побережья Северной Америки и в Чукотском море (Царева и др., 2013). *Eudorella orientalis* – встречается вдоль Японских островов (Akiyama, Gamô, 2012).

IV. Эндемичные бореальные тихоокеанские виды. Эта группа в Японском море наиболее широко представлена и включает 51 вид и 3 подвида. Из них:

1. Западнотихоокеанские низкобореальные виды. В Японском море 23 вида и 1 подвид: *Lamprops multifasciatus*, *Mesolamprops japonicus*, *Diastylis paralaskensis*, *Eudorellopsis leuconi*, *Gaussicuma gurjanovae*, *Cumella gurwitschi* – встречаются в Японском и южной части Охотского моря; *Diastylis moskalevi* – в

Японском море и Тихом океане (Царева и др., 2013); 16 видов и 1 подвид являются эндемиками Японского моря: *Lamprops tenuis*, *Lamprops lomakinae*, *Lamprops pseudosarsi*, *Lamprops quadriplicatus longispinus*, *Paraleptostylis vitjazi*, *Eudorella minor*, *Bodotria ozolinshi*, *Bodotria furugelmiensis*, *Cumella kepeli*, *Cumella tanseiae*, *Cumella dentata*, *Campylaspis pisum*, *Campylaspis clavata*, *Pavlovskeola bicostata*, *Diastylis samurai*, *Campylaspis brevirostris*, *Campylaspis vassilenkoae* (Царева и др., 2013; Akiyama, 2014).

2. Западнотихоокеанские широко распространенные бореальные виды. Эта группа включает 15 видов и 3 подвида, имеющих более широкий ареал, чем предыдущая группа, включающий также Охотское и, для некоторых видов, Берингово моря: *Lamprops beringi*, *Lamprops pumilio*, *Hemilamprops pectinatus*, *Diastylis lazarevi*, *Diastylis tetradon*, *Diastylis ornata*, *Makrokylindrus hirsutus*, *Diastylopsis dawsoni calmani*, *Eudorellopsis ushakovi*, *Eudorellopsis derzhavini*, *Leucon laticaudus*, *Leucon kobjakovae*, *Leucon minor*, *Leucon nasicooides pacificus*, *Campylaspis orientalis*, *Campylaspis costata speciosa*, *Campylaspis crispa*, *Campylaspis papillata* (Царева и др., 2013).

3. Тихоокеанские широко распространенные бореальные виды. Определено 12 видов, населяющих Японское, Охотское, Берингово моря, а также встречающихся у северо-тихоокеанского побережья Северной Америки: *Lamprops sarsi*, *Lamprops affinis*, *Lamprops serratus*, *Lamprops korroensis*, *Brachydiastylis hexaceros*, *Diastylis alaskensis*, *Diastylis bidentata*, *Diastylis dalli*, *Diastylis aspera*, *Diastylis paraspinulosa*, *Diastylis koreana*, *Vaunthompsonia pacifica* (Царева и др., 2013).

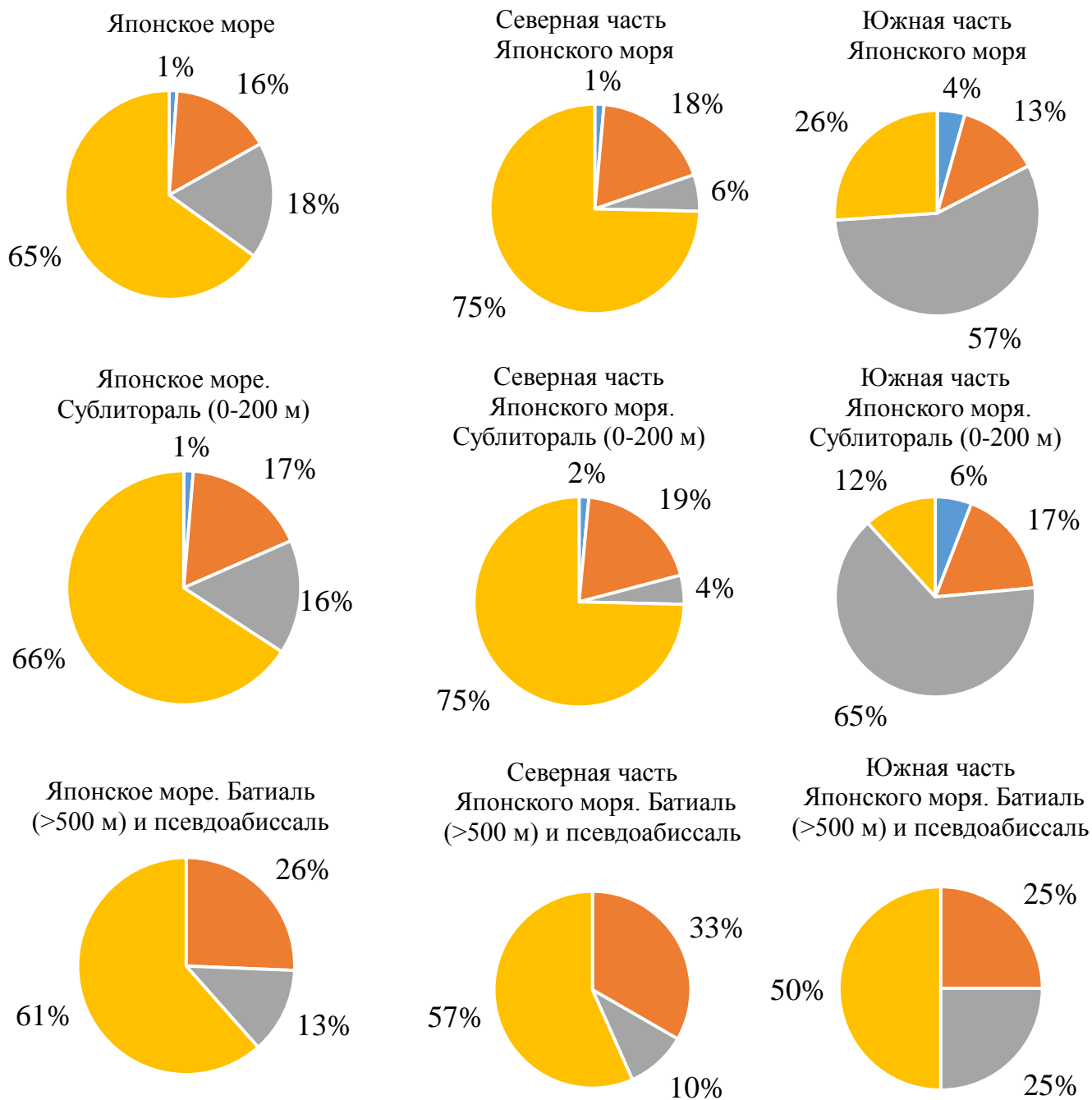
Анализ зонально-географического состава фауны показал, что основу фауны Cumacea Японского моря составляют эндемичные бореальные тихоокеанские виды – 65% (рис. 22), среди которых преобладают западнотихоокеанские низкобореальные виды (27% от всех групп), также существенную роль играют западнотихоокеанские широко распространенные бореальные виды (22%) и тихоокеанские широко распространенные бореальные виды (16%). Группа видов, обитающих в холодных и умеренных

водах северного полушария, выходящих за пределы северной части Тихого океана составляет 16%. Внутри этой группы 69% приходится на широко распространенные бореально-арктические виды (11% от всех групп). Виды, распространенные как в бореальных, так и в субтропических водах, составляют 18% (15% – западнотихоокеанские субтропическо-низкобореальные виды). Виды, широко распространенные в Мировом океане, составляют 1%.

В Японском море сравнительно высокий уровень эндемизма – 16 видов и 1 подвид (20,5%) эндемичны для изучаемого региона. Эволюционно молодые семейства *Nannastacidae* и *Leuconidae* (Haye et al., 2004) представлены в Японском море 8 и 1 эндемичными видами соответственно. Однако для биогеографического анализа были взяты только описанные виды, а среди новых видов, обнаруженных в Японском море нами в материалах SoJaBio и Акияма (Akiyama, 2014), видов семейства *Leuconidae* в 2 раза больше (9 видов), чем *Nannastacidae* (5 видов). Если просуммировать новые и описанные виды, то *Nannastacidae* представлено в Японском море 13 эндемичными видами, а *Leuconidae* – 10 видами. Эволюционно более древние семейства *Diastylidae* и *Lampropidae* (Haye et al., 2004) представлены соответственно 2 и 4 эндемичными видами. Неописанные виды семейства *Diastylidae* в Японском море неизвестны, а *Lampropidae* включает 5 видов. Семейство *Bodotriidae* в Японском море представлено 2 эндемиками Японского моря и 1 неописанным видом. Если рассмотреть распределение по глубинам эндемиков (вместе с неописанными видами), то больше всего сублиторальных эндемичных видов в семействе *Lampropidae* (6 видов), а батимальных эндемичных видов в семействах *Leuconidae* (7 видов) и *Nannastacidae* (5 видов), 5 нижнесублиторально-верхнебатимальных видов в семействе *Nannastacidae*. Эволюционно самые молодые семейства *Nannastacidae* и *Leuconidae* включают 9 эндемиков Японского моря (с неописанными видами – до 23), более древние семейства *Diastylidae* и *Lampropidae* – 6 эндемиков (с неописанными видами – до 11 видов). Таким образом, эндемы Японского моря – преимущественно виды эволюционно самых молодых семейств *Nannastacidae* и *Leuconidae*.

При рассмотрении биогеографического состава фауны по семействам оказалось, что только в семействе Diastylidae представлены виды со всеми четырьмя типами ареалов, при этом наибольшую долю составляют эндемичные бореальные тихоокеанские виды (73%). Семейство Leuconidae представлено видами с тремя типами ареалов (II, III, IV), из которых преобладают эндемичные бореальные тихоокеанские виды (40%) и виды, обитающие в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящие за пределы северной части Тихого океана (35%). Семейство Lampropidae включает 14 видов, 13 из которых (93%) – эндемичные бореальные тихоокеанские виды. В семействе Nannastacidae также преобладают эндемичные бореальные тихоокеанские виды (60%), а также значительную часть составляют виды, распространенные как в бореальных, так и в субтропических водах (30%), и 10% составляют виды, обитающие в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящие за пределы северной части Тихого океана. Семейство Bodotriidae представлено четырьмя эндемичными бореальными тихоокеанскими видами и 1 видом, распространенным как в бореальных, так и в субтропических водах. Из семейства Pseudocumatidae в Японском море известен 1 широко распространенный бореально-арктический вид, относящийся к группе видов, обитающих в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящих за пределы северной части Тихого океана.

При сравнении северной и южной частей Японского моря видны значительные отличия биогеографического состава фаун этих регионов (рис. 22). В целом картина в северной части сходна с таковой для всего Японского моря, что вызвано тем, что фауна кумовых северной части моря включает в три раза больше описанных видов (67 видов и 5 подвидов), чем фауна южной части моря (22 вида и 1 подвид), что, однако, не означает бедность фауны южной части Японского моря, а свидетельствует о недоизученности данного региона. В северной части Японского моря доминируют эндемичные бореальные тихоокеанские виды – 75%, а в южной части моря они составляют 26% (рис. 22).



- I. Виды, широко распространенные в Мировом океане
- II. Виды, обитающие в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящие за пределы северной части Тихого океана
- III. Виды, распространенные как в бореальных, так и в субтропических водах
- IV. Эндемичные бореальные тихоокеанские виды

Рисунок 22 – Зонально-географический состав фауны кумовых раков Японского моря

В южной части моря преобладают виды, распространенные как в бореальных, так и в субтропических водах – 57%, а в северной части моря они составляют 18%. Виды, обитающие в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящие за пределы северной части Тихого океана, составляют 18% – в северной и 13% – в южной части моря. Широко распространенные в Мировом океане виды составляют 1% в северной части моря и 4% в южной части Японского моря, однако и в том и в другом случае это один вид – *Dimorphostylis asiatica* (рис. 22).

При рассмотрении биогеографического состава фауны на глубинах более 500 м обнаружено, что эндемичные бореальные тихоокеанские виды преобладают (61%), но высока доля видов, обитающих в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящих за пределы северной части Тихого океана (26%), и 13% приходится на виды, населяющие субтропические и бореальные районы Тихого океана.

В батииали и псевдоабиссали северной части моря доля видов, обитающих в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящих за пределы северной части Тихого океана, достигает трети, а в южной части моря составляет четверть.

В сублиторальной фауне кумовых доминируют эндемичные бореальные тихоокеанские виды (66%), виды, распространенные как в бореальных, так и в субтропических водах, составляют 16%, а доля видов, обитающих в холодных и умеренных водах северного полушария, выходящих за пределы северной части Тихого океана – 17%. При рассмотрении структуры сублиторальной фауны только северной части Японского моря, из видового списка исключается 9 видов, населяющих как бореальные, так и субтропические воды и обитающих в южной части моря, и доля эндемичных бореальных тихоокеанских видов увеличивается до 75%, а доля видов, населяющих как бореальные, так и субтропические воды, уменьшается до 4%. В сублиторали южной части моря 65% составляют виды, населяющие субтропические и бореальные районы Тихого океана.

5. ФАУНА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КУМОВЫХ РАКОВ В АБИССАЛИ КУРИЛО-КАМЧАТСКОГО РАЙОНА

Глубоководные исследования в районе Курило-Камчатского желоба проводились в ряде экспедиций на НИС «Витязь» в 1949, 1953–1955, 1957 и 1966 гг. Обнаруженная донная фауна была описана во множестве публикаций, но отряд Cumacea был изучен слабо, и до экспедиции KuramBio по опубликованным данным было известно только 2 вида: *Makrokyllindrus vitiashi* Lomakina, 1958 (2840 м) и *Vanthompsonia* aff. *crystata* (6475–6571 м) (Ломакина, 1958; Беляев, 1989).

В результате впервые проведенного анализа таксономического состава фауны кумовых раков Курило-Камчатского желоба и примыкающей абиссали Тихого океана было обнаружено 72 вида кумовых раков из 24 родов и 5 семейств, из которых 93% составляют новые для науки виды (Lavrenteva, 2013; Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015).

Пять видов кумовых раков, обнаруженные в экспедиции KuramBio известны из района Японского желоба: *Bathycuma declinatum* Gamô, 1989, *Bathycuma granulatum* Gamô, 1989, *Leptostyloides* cf. *quadridentata* (Gamô, 1985), *Makrokyllindrus* cf. *micracanthus* Gamô, 1989, *Mesolamprops abyssii* (Gamô, 1989) (Gamô, 1985b, 1989b).

Опубликованы описания нового рода и семи новых видов кумовых раков из сборов экспедиции KuramBio: *Abyssoleucon tzarevae* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 (рис. 23), *Cyclaspoides borisovetsi* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 (рис. 23), *Bathycuma sonne* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 (рис. 23), *Diastylis galtsevorum* Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015, *Divacuma kurambio* Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015, *Leptostylis neleae* Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015 и *Pseudoleptostyloides marinamalyutinae* Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015; еще 60 новых для науки видов будут описаны в дальнейшем (Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015; Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015).

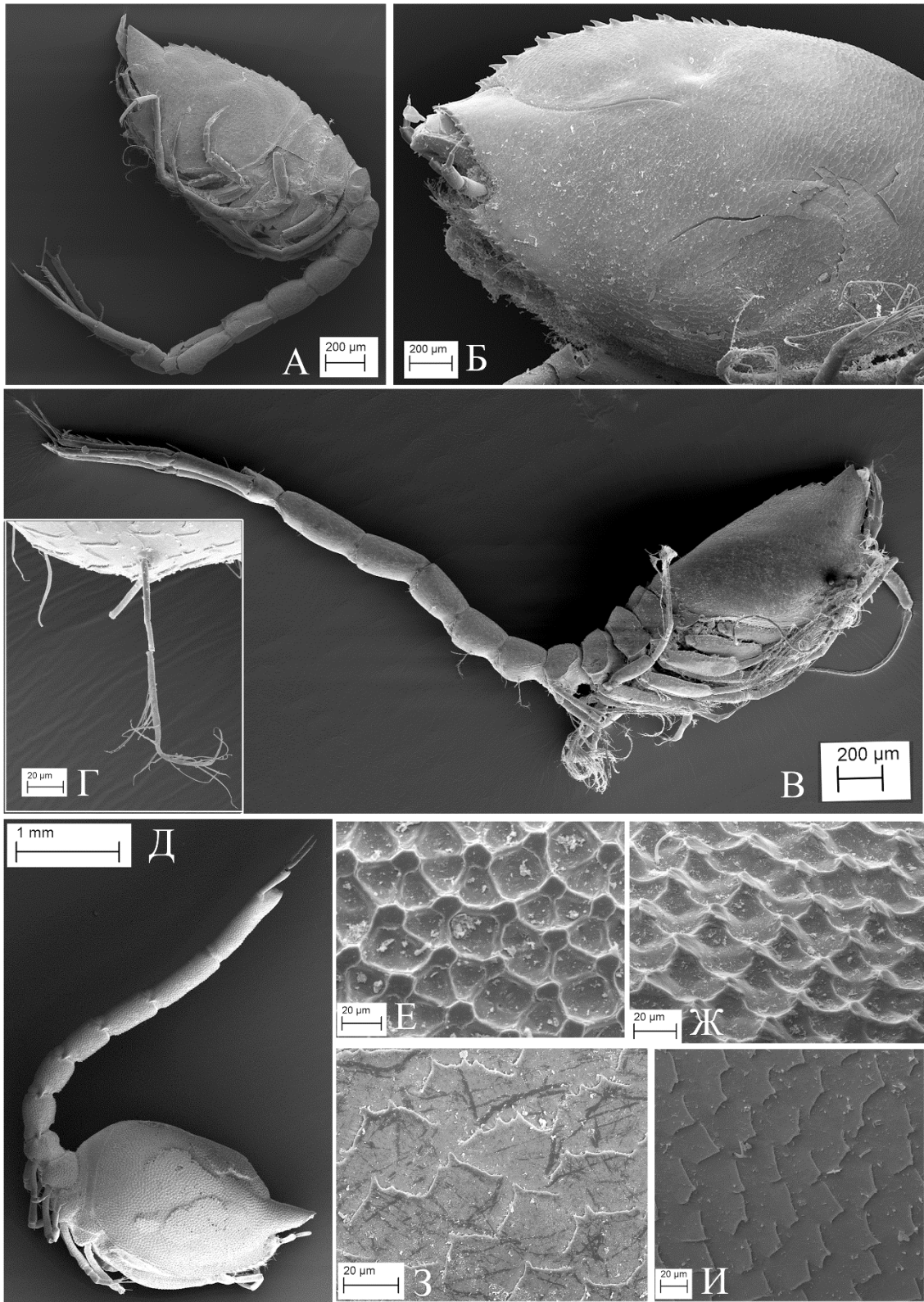


Рисунок 23 – Некоторые представители отряда Cumacea из сборов экспедиции KuramBio (SEM-фото): А. *Abysssoleucon tzarevae* (самка); Б. *Bathycuma sonne*; В. *Abysssoleucon tzarevae* (самец); Г. Щетинки на вентральной стороне плеонита 1 (у самца *A. tzarevae*); Д. *Cyclospoides borisovetsi* (самка). Структура покровов (латеральная сторона карапакса): Е. *Cyclospoides borisovetsi* (прямой вид); Ж. *Cyclospoides borisovetsi* (вид сбоку); З. *Abysssoleucon tzarevae* (прямой вид); И. *Bathycuma sonne* (прямой вид). (по: Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015)

Самая высокая численность кумовых раков отмечена на станции 3, расположенной на западном склоне желоба, за ней следует станция 2 (2-9 и 2-10), расположенная неподалеку от восточного склона желоба, а также самая южная станция 12 (рис. 24А). При стандартизации плотности распределения кумовых раков по станциям на 1000 м² общая картина не меняется, т.к. стандартная процедура траления позволяет проходить одинаковую траловую дистанцию (рис. 24Б).

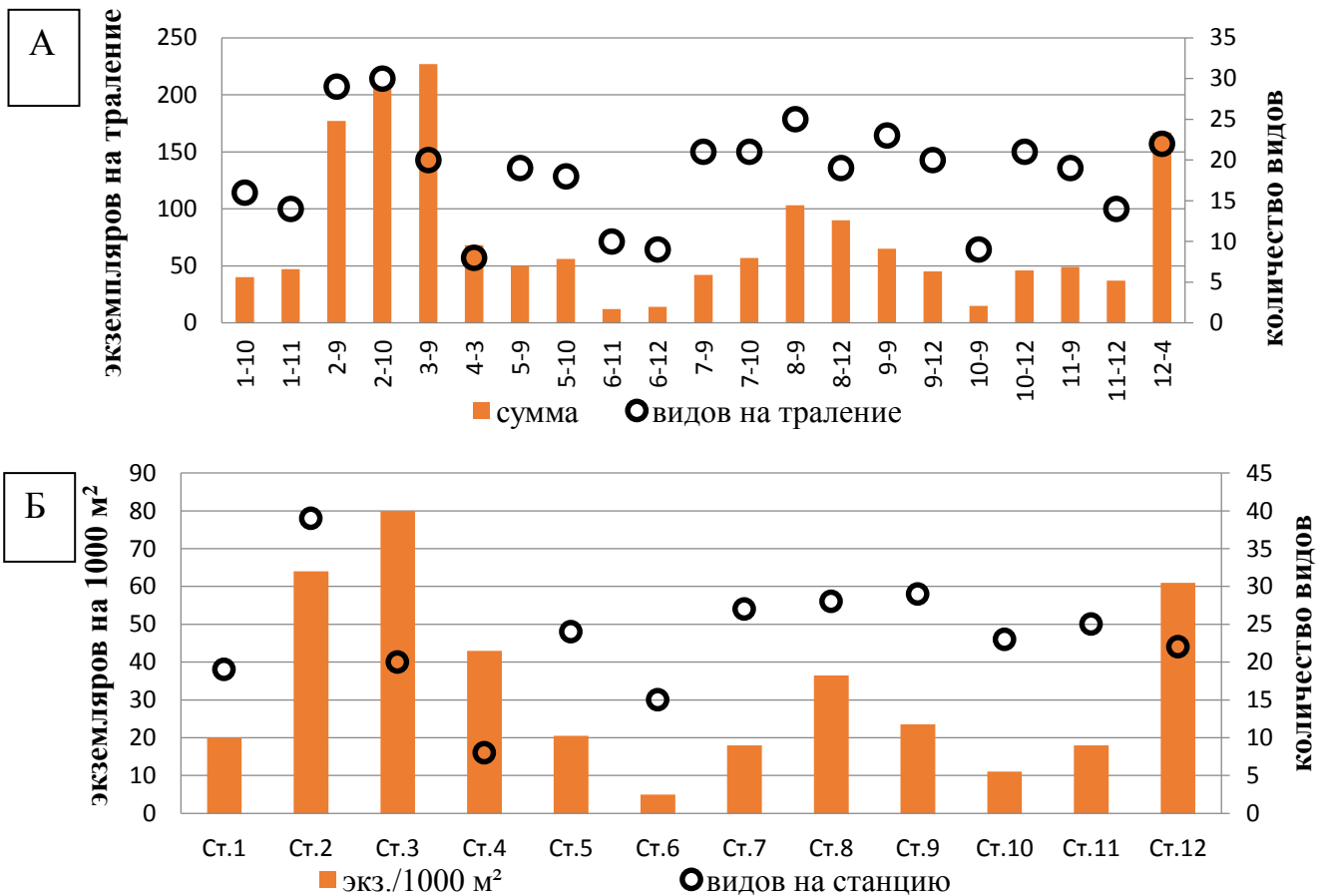


Рисунок 24 – Распределение кумовых раков по станциям KuramBio: А. Общее количество экземпляров на траление; Б. Количество экземпляров на станциях на 1000 м².

Только на самой глубоководной станции 4, расположенной на западном склоне желоба, где по техническим причинам траловый путь был короче, стандартизация на 1000 м² приводит к возрастанию столбца численности относительно других станций (рис. 24Б). На станции 4 при самом низком видовом богатстве обнаружена высокая плотность распределения кумовых

(рис. 24Б). Вероятно, причина как раз в более короткой траловой дистанции, из-за которой в EBS попало мало видов, однако плотность поселений кумовых выше средней, хотя и составляет только половину от соседней, самой богатой станции 3. Распределение кумовых раков и распределение всей донной макрофауны, собранной салазочным тралом, схоже: на станции 3 отмечена максимальная плотность распределения, а минимальная – на станции 6 (Brandt et al., 2015). На станции 2 наблюдается максимальное видовое богатство, как среди кумовых раков, так и среди перакарид (подробнее см. главу "Доля кумовых раков в глубоководных бентосных сообществах"). Исходя из этого, кумовые раки в абиссали Курило-Камчатского района могут являться модельным объектом, отражающим видовое богатство и плотность распределения донной макрофауны на локальных участках.

Семейство Leuconidae обнаружено на всех станциях в экспедиции KuramBio (рис. 25). В материалах экспедиции KuramBio и в пробах НИС «Витязь» этого района семейство Leuconidae самое многочисленное (35% от числа собранных кумовых раков; 10 видов, 587 экземпляров) и представлено 4 родами: *Leucon* Krøyer, 1846 – 7 видов; *Eudorella* Norman, 1867 – комплекс видов; новый род *Abyssoleucon* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 и *Bytholeucon* Watling, 1991 – по 1 виду.

Самый массовый род *Leucon* составил 15% всех кумовых и представлен 7 видами (рис. 26Б). *Leucon* sp. 1 доминирует по численности и составляет 9% от собранных кумовых раков (рис. 26А).

Вид нового рода *Abyssoleucon tzarevae* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 – третий по численности – составил 7% от собранных кумовых раков (рис. 26А). Однако он не является широко распространенным и был собран только на двух станциях на западном склоне желоба.

Leuconidae составили 60–70% от собранных кумовых в тралениях 4-3 и 11-9; 50–60% – в тралениях 11-12, 40–50% в тралениях 3-9, 12-4, 30-40% – в тралениях 2-9, 2-10, 5-9, 6-11, 6-12, 10-12 (рис. 25Б). В тралениях 8-9 и 8-12 зарегистрирована наименьшая относительная численность – 12 и 13%

соответственно. Наибольшая численность (110 экземпляров) зарегистрирована на станции 3 (рис. 25А).

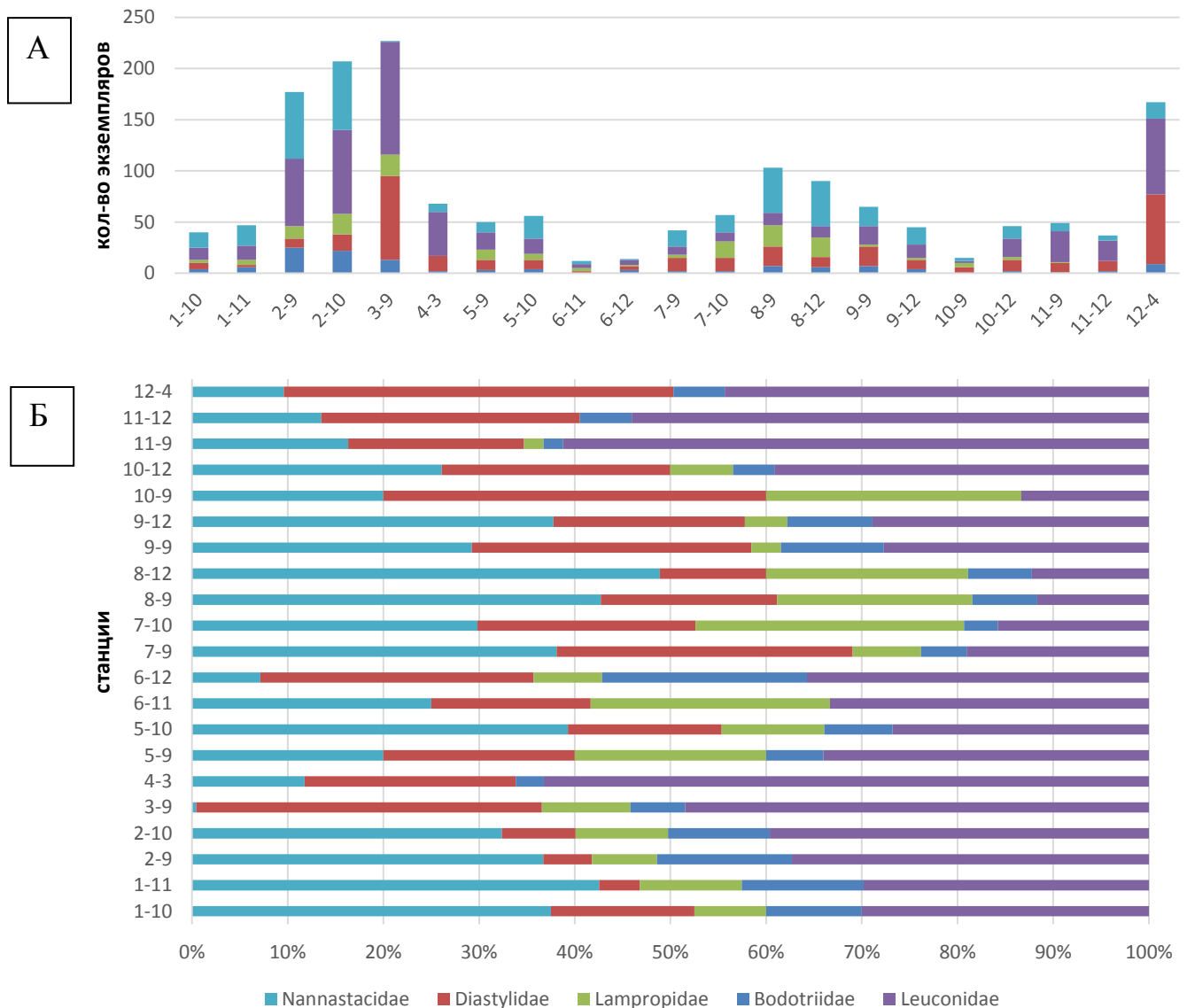


Рисунок 25 – Семейства кумовых раков в тралениях KuramBio: А. абсолютная численность; Б. доля.

Семейство Diastylidae включает наибольшее количество видов (21% от числа собранных кумовых раков, 22 вида, 348 экземпляров) и представлено 7 родами: *Makrokyllindrus* Stebbing, 1912 – 7 видов, *Diastylis* Say, 1818 – 7 видов, *Pseudoleptostyloides* Mühlenhardt-Siegel, 2014, *Leptostylis* G.O. Sars, 1869 и *Leptostyloides* Jones, 1969 – по 2 вида в каждом роде, *Atlantistylis* Reyss, 1975 и *Divacuma* Mühlenhardt-Siegel, 2003 – по 1 виду. Род *Pseudoleptostyloides* впервые обнаружен в Тихом океане.

Второй по численности род *Leptostylis* (рис. 26Б) представлен двумя видами: *Leptostylis neleae* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 составляет 6% и *Leptostylis* ? sp. 2 – 4% от всех кумовых сборов KuramBio и НИС «Витязь» этого региона (рис. 26А).

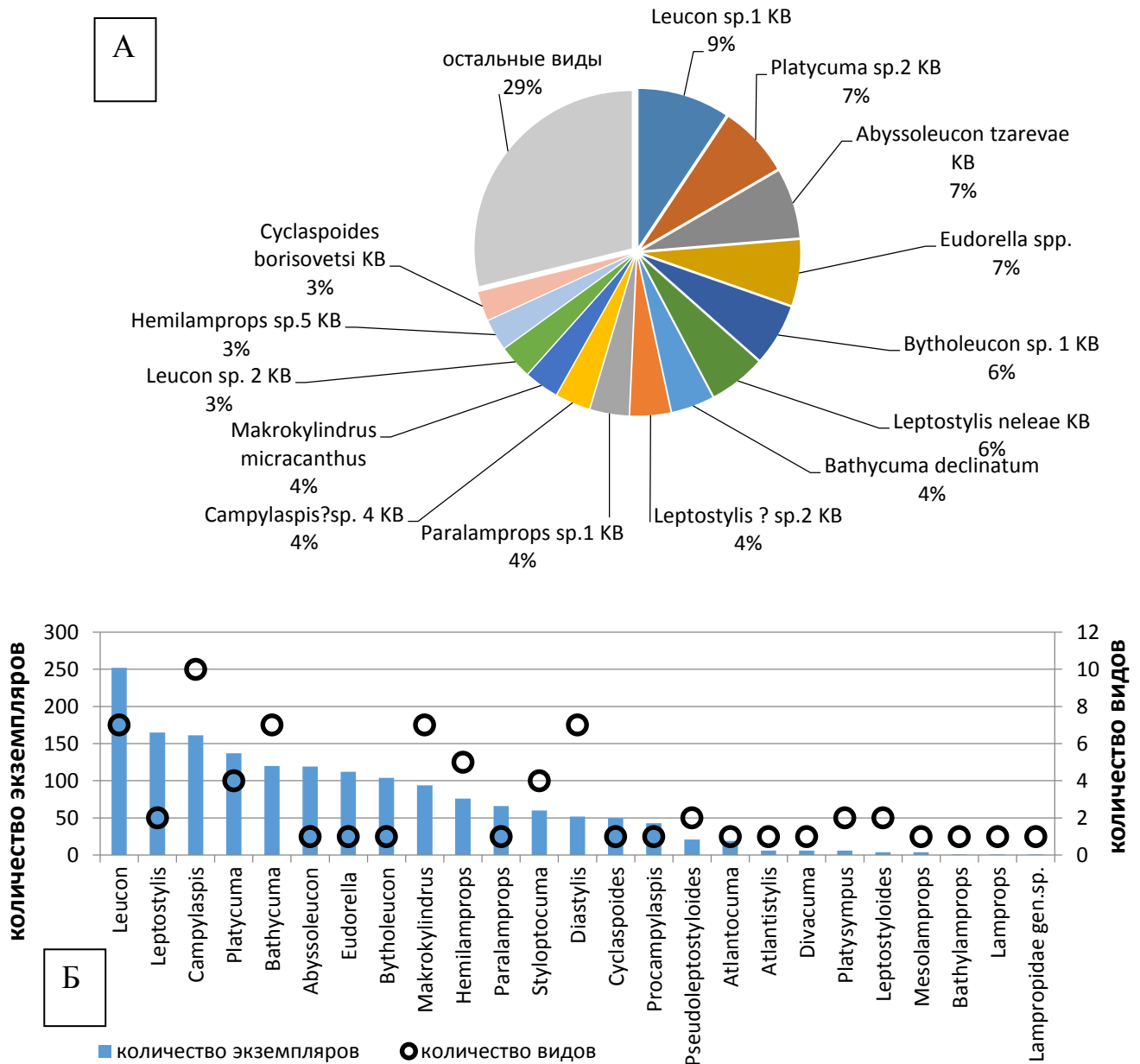


Рисунок 26 – А. Соотношение видов отряда Сумасеа в абиссали Курило-Камчатского района (сборы KuramBio). Б. Численность и количество видов в родах кумовых в абиссали Курило-Камчатского района (сборы KuramBio и НИС «Витязь»)

Семейство Diastylidae обнаружено на всех станциях в сборах экспедиции KuramBio и достигает 41% и 40% от собранных кумовых раков в тралениях 12-4 и 10-9; 30–40% – в тралениях 3-9 и 7-9. В тралениях 1-11, 2-9 и 2-10

Diastylidae составили менее 10% от собранных кумовых (рис. 25Б). Максимальное количество экземпляров (82) собрано на станции 3 (рис. 25А).

Семейство Nannastacidae (25% от числа собранных кумовых раков; 20 видов, 420 экземпляров) включает 5 родов: *Campylaspis* G.O. Sars, 1865 – 10 видов; *Styloptocuma* Vacescu et Muradian, 1974 и *Platycuma* Calman, 1905 – по 4 вида; *Procampylaspis* Bonnier, 1896 и *Atlantocuma* Vacescu et Muradian, 1974 – по 1 виду. Род *Platycuma* впервые обнаружен в Тихом океане, род *Styloptocuma* впервые собран в северной Пацифике.

Род *Campylaspis* – третий по численности (рис. 26Б) и самый богатый видами (10 видов). *Campylaspis?* sp. 4 составляет 4% от собранных кумовых раков (рис. 26А).

Род *Platycuma* хоть и отмечен впервые в Тихом океане, представлен в сборах KuramBio четырьмя видами и является четвертым по количеству экземпляров. Вид *Platycuma* sp. 2 второй по численности от всех кумовых из материалов KuramBio и НИС «Витязь» этого региона – 7% (рис. 26А).

Виды семейства Nannastacidae собраны на всех станциях KuramBio и составляют максимально 40–50% от отряда Cumacea в тралениях 1-11, 8-9 и 8-12; 30–40% в тралениях 1-10, 1-11, 2-9, 2-10, 5-10, 7-9, 7-10, 8-9, 8-12, 9-12. Менее 15% от собранных кумовых Nannastacidae составляют в тралениях 3-9, 4-3, 6-12, 11-12, 12-4 (рис. 25Б). Наибольшая численность зарегистрирована в тралениях 2-10 и 2-9 – 67 и 65 экземпляров соответственно (рис. 25А).

Семейство Bodotriidae составляет 10% от числа собранных кумовых раков, представлено 170 экземплярами, 8 видами и 2 родами: 7 видов рода *Bathycuma* Hansen, 1895 и 1 вид рода *Cyclaspoides* Bonnier, 1896. Представители рода *Cyclaspoides* впервые обнаружены в северной Пацифике. *Bathycuma declinatum* – самый многочисленный вид семейства – составил 4% от собранных кумовых раков.

Семейство Bodotriidae не обнаружено в тралениях 10-9 и 6-12, численность на остальных станциях невысока. Максимум – 25 и 22 экземпляра обнаружены в тралениях на станции 2 (рис. 25А). Относительная численность

достигала 21% в тралении 6-11, 10–20% – в тралениях 1-10, 1-11, 2-9, 2-10 и 9-9 (рис. 25Б).

Семейство *Lampropidae* Sars, 1878 составляет 9% и включает 155 экземпляров, 12 видов и 6 родов, а также 1 вид с неустановленной родовой принадлежностью: *Hemilamprops* G.O. Sars, 1883 – 5 видов, *Platysympus* Stebbing, 1912 – 2 вида, *Mesolamprops* Given, 1964, *Paralamprops* Sars, 1887, *Bathylamprops* Zimmer, 1908, *Lamprops* (?) G.O. Sars, 1863 – по 1 виду в каждом роде. Вид рода *Bathylamprops* впервые собран в северной части Тихого океана.

Самые многочисленные виды семейства *Paralamprops* sp.1 и *Hemilamprops* sp. 5 составили 4% и 3% соответственно от собранных кумовых раков.

Lampropidae составили 20–30% от собранных кумовых раков в тралениях 5-9, 6-11, 7-10, 8-9, 8-12 и 10-9 (рис. 25Б). Наибольшая численность (21 экземпляр) зарегистрирована в тралениях 3-9 и 8-9 (рис. 25А). Виды семейства *Lampropidae* не зарегистрированы в тралениях 4-3, 11-12 и 12-4.

В тралениях 4-3, 5-9, 6-11, 6-12, 10-12, 11-9, 11-12 большую часть собранных кумовых раков составляет семейство *Leuconidae* (рис. 25Б). В тралениях 1-10, 1-11, 5-10, 7-9, 7-10, 8-9, 8-12, 9-12 большинство кумовых приходится на долю семейства *Nannastacidae* (рис. 25Б). На станции 2 доминируют семейства *Leuconidae* и *Nannastacidae*. В тралениях 10-9 большую часть идентифицированных кумовых раков составляет семейство *Diastylidae* (рис. 25Б). На станциях 3 (западный склон Курило-Камчатского желоба) и 12 (самая южная станция) доминируют семейства *Leuconidae* и *Diastylidae* (рис. 25Б). На станции 3 (западный склон Курило-Камчатского желоба) отмечена максимальная численность – 227 экз. (80 экз./1000 м траления), треть из которых – *A. tzarevae*. В тралении 9-9 три доминирующих семейства встречаются в равных долях. Таким образом, на станциях 3 и 4, расположенных на западном склоне желоба, а также на южных станциях 11 и 12 доминируют *Leuconidae*, а на северных абиссальных станциях возрастает относительная численность семейства *Nannastacidae*.

Только 12 родов из 24 представлены более чем одним видом. 26 видов – редкие, зарегистрированы не более чем на двух станциях экспедиции KuramBio и сборов НИС «Витязь», из них 19 обнаружены только на одной станции.

14 видов составляют 71% всех собранных кумовых раков, в то время как на остальные 58 видов приходится 29% (рис. 26А). Лишь 13 видов обнаружены более чем в половине проб из 21 траления EBS. Вид *Leucon* sp.1 не встречен только в одной пробе и *Makrokyllindrus* cf. *micracanthus* Gamô, 1989 не обнаружен в двух пробах. Интересно, что обе станции, на которых *Makrokyllindrus* cf. *micracanthus* Gamô, 1989 не встречался, расположены на западном склоне Курило-Камчатского желоба.

Из района Японского желоба отмечено 15 видов кумовых раков (14 описано (Gamô, 1971, 1984, 1985b, 1987b, 1988a, b, 1989b, 1990), 9 видов – с глубины, охваченной экспедицией KuramBio, 5 из которых обнаружены в сборах экспедиции KuramBio, что подтверждает сходство фаун этих районов. 2 вида – *Bathyscuma declinatum* Gamô, 1989 и *Makrokyllindrus* cf. *micracanthus* Gamô, 1989 были многочисленными в пробах KuramBio. Неизвестно, сколько видов было собрано японскими учеными, однако опубликованы описания только 15 видов (против 70 видов, обнаруженных в сборах KuramBio). Скорее всего, причина такой разницы в использовании другого орудия лова – бимтрала, в отличие от EBS, не столь эффективно улавливающего инфауну, имеющего слишком большую ячею, через которую вымывается большинство животных макробентоса и остаются в основном крупные виды, а оставшиеся экземпляры легко повреждаются. Два вида размером менее 4 мм были описаны Гамо – *Bytholeucon ultraabyssalis* (Gamô, 1987) и *Leucon stenorhynchus* Gamô, 1988. Доминирующие по численности виды из сборов KuramBio: *Leucon* sp. 1, *Platyscuma* sp. 2, *Abyssoleucon tzarevae*, *Bytholeucon* sp. 1 небольшого размера (менее 5 мм), исходя из чего можно предположить, что многие массовые виды, обитающие в районе Японского желоба, были вымыты из траловых уловов японских экспедиций. *Leucon* sp. 1 морфологически близок к *Leucon stenorhynchus* Gamô, 1988, а *Bytholeucon ultraabyssalis* (Gamô, 1987), описанный

по 1 поврежденному экземпляру, сходен с видом *Bytholeucon* sp. 1, и идентификация последних двух видов затруднена из-за сильных повреждений *B. ultraabyssalis*, однако форма псевдорострума и угол между карапаксом и псевдорострумом у них различны, а это является важным систематическим признаком, по которому можно утверждать, что это разные виды.

Именно по причине применения другого орудия лова Гамо обнаружил лишь 1 вид семейства Nannastacidae, которое в пробах KuramBio представлено 20 видами, и всего 2 экземпляра семейства Leuconidae, самого многочисленного в сборах KuramBio. Оба эти семейства отличаются в среднем меньшими размерами (3–6 мм), чем виды семейств Diastylidae и Bodotriidae (5–10 мм).

Количество видов варьировало от 8 в тралении 4-3 до 30 в тралении 2-10. При повторном тралении 2-9, обнаружено 29 видов и только 2/3 видов являются общими для тралений на станции 2 (коэффициент Брея–Кертиса 67,8). На станциях 10 и 5 различия в видовом составе и соотношениях семейств выражены еще ярче: в тралении 10-9 зарегистрировано 9 видов, а в тралении 10-12 собран 21 вид (коэффициент Брея–Кертиса 46,7); в тралении 5-9 Nannastacidae составляют 20% от собранных кумовых раков, а при повторе, в тралении 5-10, в 2 раза больше – 40% (коэффициент Брея–Кертиса 70,3). Эти данные подтверждают мозаичность распределения донных глубоководных видов, что уже отмечалось ранее для разных регионов и групп организмов (Brandt et al., 2007b, c, 2015; Kaiser et al., 2007, 2009), поэтому дендрограмма сходства построена по станциям, объединяющим оба погружения салазочного трала, а двумерная диаграмма сходства (MDS-диаграмма) для наглядности построена по тралениям EBS (рис. 27).

На дендрограмме сходства станций (рис. 27А) четко выделяются две группы: станции 3 и 4, расположенные на западном склоне Курило-Камчатского желоба объединяются в одну группу, а остальные станции, расположенные на океанической абиссальной равнине – в другую.

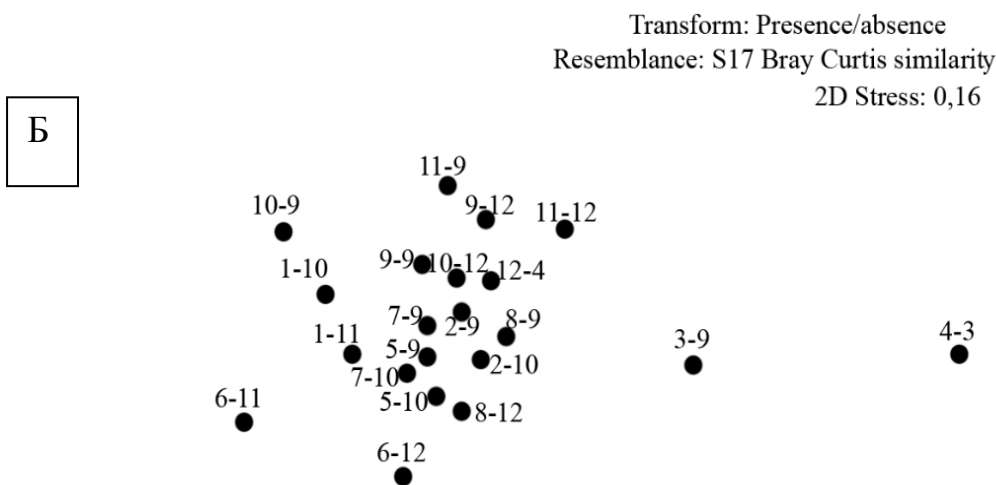
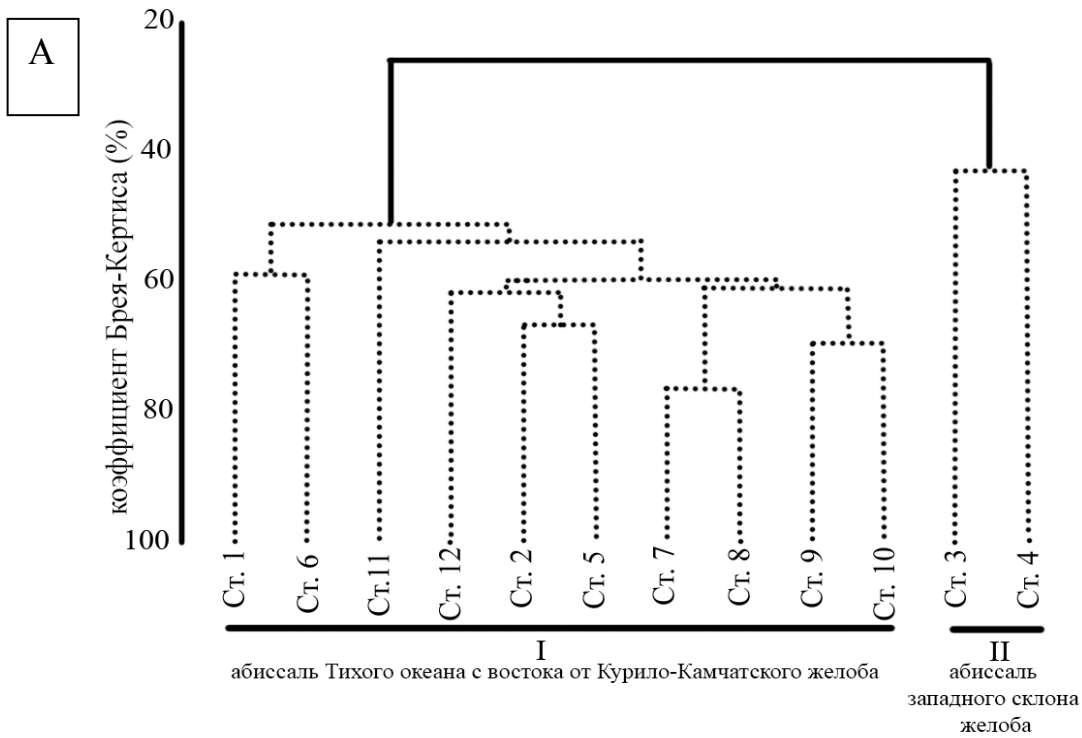


Рисунок 27 – А. Дендрограмма сходства по видовому составу станций экспедиции KuramBio (траления EBS на станциях суммированы); Б. Двумерная диаграмма сходства – MDS-диаграмма (траления EBS рассмотрены отдельно). В качестве меры сходства использован коэффициент Брея–Кертиса.

На станции 3 обнаружено 20 видов кумовых раков, на станции 4 – 8 видов (6 из которых общие со станцией 3, коэффициент Брея–Кертиса 42,9). Два вида кумовых раков *Abyssoleucon tzarevae* и *Campylaspis* sp. 13 встречаются только на западном склоне желоба. Особенно интересно распространение вида *Abyssoleucon tzarevae* – доминирующего вида в некоторых пробах KuramBio, но собранного только на западном склоне Курило-Камчатского желоба и не найденного в океанической абиссали. А виды *Makrokyllindrus* cf. *micracanthus*

Gamô, 1989 и *Platycuma* sp. 2, наоборот, встречены на каждой станции на океанической абиссальной равнине, но не обнаружены на западном склоне желоба. 9 видов из 20 на станции 3 и 2 вида из 8 на станции 4 не обнаружены в океанической абиссали. Группа II достоверно отделяется от группы I с низким сходством $\approx 25\%$. Внутри группы I выделение кластеров необоснованно (сходство $>50\%$).

Для изопод наблюдается сходная закономерность: станции 3 и 4 сильнее всего отличаются по видовому составу от остальных абиссальных станций KuramBio (Elsner et al., 2015). Траление 2-9, где у изопод отмечено самое высокое видовое богатство, также отличается от остальных, вероятно из-за обнаружения большого количества редких видов (Elsner et al., 2015). У амфипод был изучен не весь собранный материал, и станция 4 не включена в исследование (Jażdżewska, 2015). В изученном материале отряда Amphipoda станция 3 сильнее всего отделяется от остальных станций ($\approx 30\%$ сходства). Однако остальные траления, расположенные на океанической абиссальной равнине, также делятся на 2 группы ($\approx 45\%$ сходства): 1) 10-9, 1-10, 5-9; 2) 6-11, 7-9, 8-9 (Jażdżewska, 2015). Так же как и для кумовых, обнаружены таксоны, характерные для каждой выделенной группы (Jażdżewska, 2015).

У макробентосных животных других типов также отмечено отличие видового состава западного склона Курило-Камчатского желоба от океанической абиссальной равнины. У губок на станциях 3 и 8 отмечено меньше всего видов, общих с остальными станциями KuramBio (Downey, Janussen, 2015). У двустворчатых моллюсков сходство выше ($>50\%$ сходства), чем у ракообразных, и выделяется 3 группы: 1) расположенная на западном склоне желоба станция 3; 2) северные станции 1, 2, 5, 6, 7, 8, 9; 3) южные станции 10, 11, 12 (Kamenev, 2015). Однако всё же различия видового состава этих групп незначительны, и станция 3 выделяется из-за низкого видового богатства (Kamenev, 2015), а не из-за наличия редких видов (как у кумовых и амфипод).

Таким образом, донная макрофауна западного склона желоба отделена биогеографическим барьером – ультраабиссалью Курило-Камчатского желоба от океанической абиссали. При этом наибольшее ограничивающее действие ультраабиссальных глубин наблюдается на макробентосные организмы, не имеющие в жизненном цикле планктонной расселительной стадии (в частности, на ракообразных надотряда Peracarida). Расселение организмов донной макрофауны, имеющих пелагическую личинку, ограничено ультраабиссалью желоба в меньшей степени.

Прогностическая оценка видового богатства на основании индекса Chao2 показала, что видовое богатство Курило-Камчатского района изучено не полностью и на данной акватории должно обитать не менее 85 видов кумовых раков (рис. 28), в то время как в изученных пробах обнаружено 72 вида (для анализа использованы пробы EBS, включающие 70 видов).

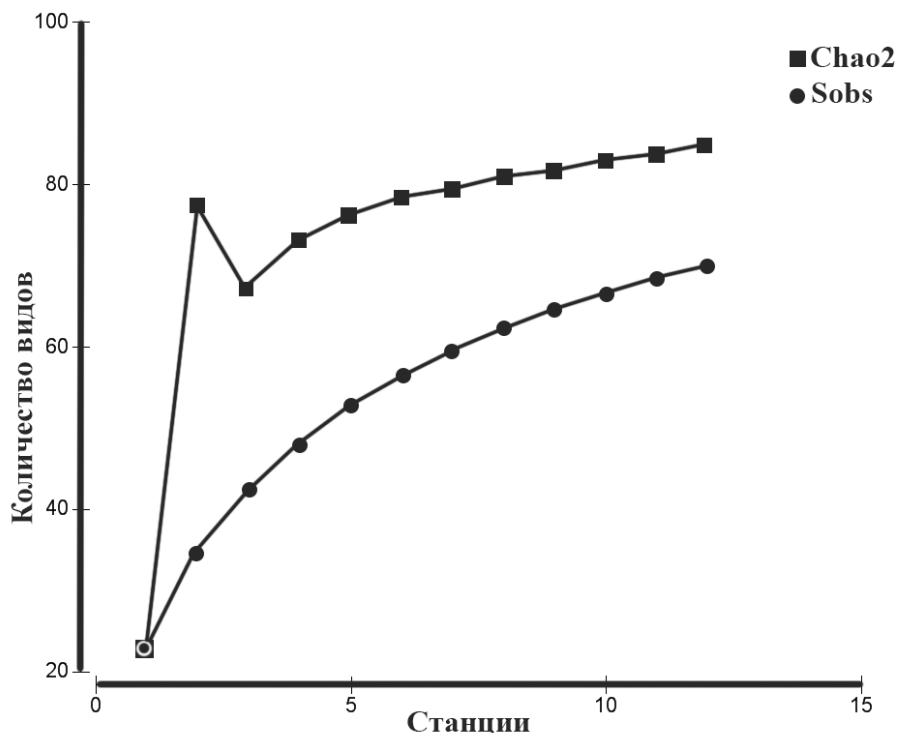


Рисунок 28 – График количества обнаруженных видов (Sobs) и прогностическая оценка количества видов (индекс Chao2) (по материалам KuramBio)

Так как расстояния между станциями достаточно велики и на каждой станции выполнено по 2 траления EBS (на станциях 3, 4 и 12 – по одному тралению), ожидается, что реальное видовое богатство больше, чем удалось выявить в ходе экспедиции KuramBio (рис. 28).

Дальнейшие экспедиции в Курило-Камчатский район с использованием специализированного орудия сбора донной макрофауны (такие как предстоящая экспедиция KuramBioII в 2016 г.) несомненно принесут находки новых видов кумовых раков.

6. ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЛУБОКОВОДНЫХ КУМОВЫХ РАКОВ

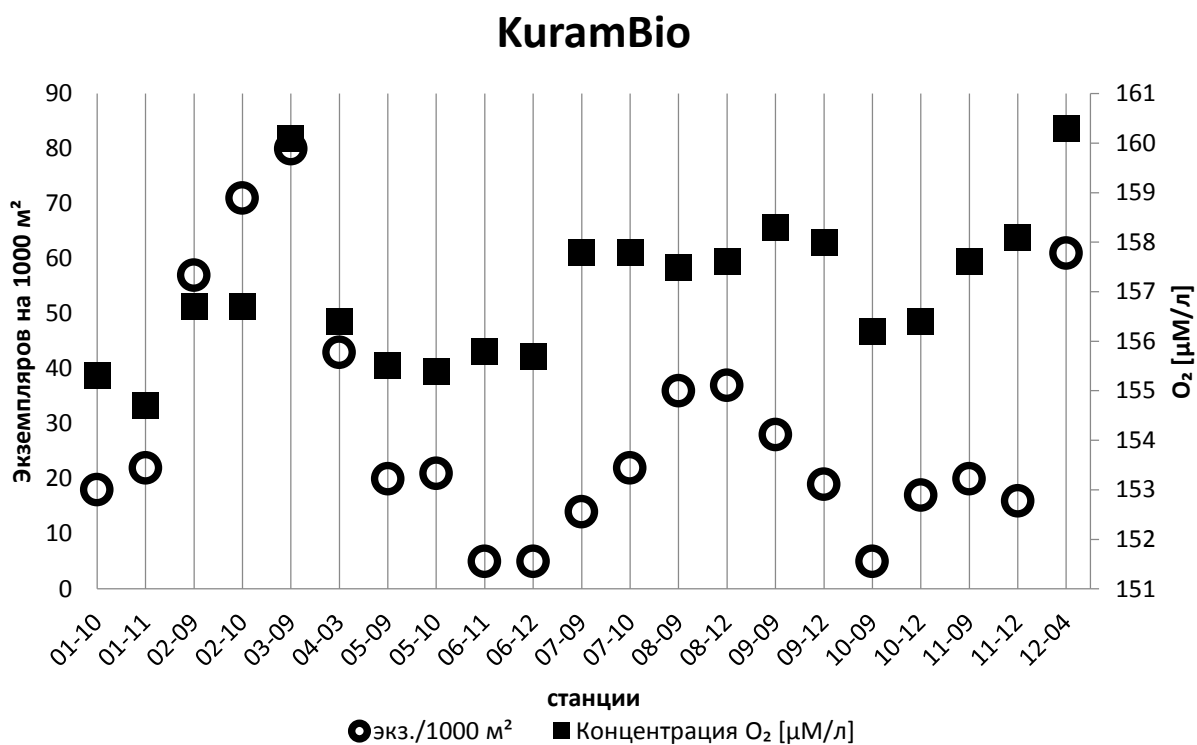
В экспедициях SoJaBio и KuramBio на каждой станции измеряли концентрацию кислорода в придонном слое, придонную скорость течений, соленость и температуру.

Некоторые исследователи считают, что распределение бентосной макрофауны не зависит от таких абиотических факторов, как глубина и характер грунта, а более вероятным полагают влияние наличия пищи, межвидовой конкуренции и выедания (Gray, 1981; Rowe, 1983).

Наличие пищи и уровень кислорода считаются определяющими факторами при распределении животных инфауны (Thiel, 1983; Shirayama, 1984; Danovaro, et al., 1995; Jorissen et al., 1995; Vanreusel et al., 1995; Relexans et al., 1996). Однако ряд экспериментов демонстрирует незначительную зависимость распространения животных, зарывающихся на глубину менее 5 см, от уровня кислорода (Witbaard et al., 2000). В абиссали северо-восточной Атлантики основным фактором, лимитирующим распространение мейо- и макроинфауны, является в первую очередь наличие пищи, а уже затем – содержание кислорода (Galeron, 2001).

Кислород. В абиссали Курило-Камчатского района численность кумовых раков демонстрирует прямую зависимость от концентрации кислорода в придонном слое (рис. 29А). На станциях KuramBio с максимальной плотностью поселений кумовых раков был также отмечен максимальный уровень кислорода: 80 экз./1000 м² на станции 3-9 (160,1 мМ/л) и 61 экз./1000 м² на станции 12-4 (160,3 мМ/л) (рис. 29А). На станциях 1, 5, 6 и 10, где концентрация кислорода ниже средней, плотность поселений кумовых раков также низкая. Незначительно отклоняется от этой закономерности вторая по плотности кумовых раков станция 2, где концентрация кислорода ниже средней (рис. 29А).

А



Б

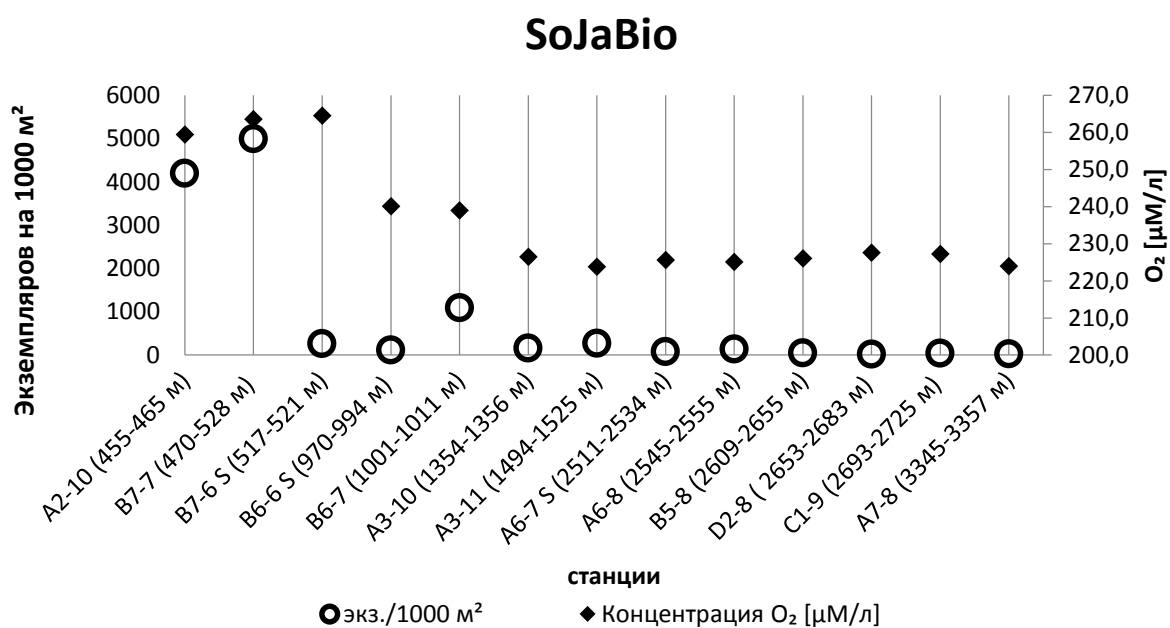


Рисунок 29 – Связь плотности распределения кумовых раков с концентрацией кислорода в придонном слое: А – в Курило-Камчатском районе (по материалам экспедиции KuramBio), Б – в батиали и псевдоабиссали Японского моря (по материалам экспедиции SoJaBio)

В районе работ экспедиции SoJaBio и концентрация кислорода, и плотность поселений кумовых раков уменьшается с глубиной (рис. 29Б). На

станциях, находящихся на границе между промежуточной субарктической водной массой и глубинной водной массой (450–550 м) (Юрасов, 2014), численность кумовых раков и концентрация O_2 (259–264 $\mu\text{M}/\text{л}$) максимальна, на глубине 970–1010 м концентрация O_2 составляет 240 $\mu\text{M}/\text{л}$ и глубже 1300 м находится в диапазоне 222–227 $\mu\text{M}/\text{л}$ (рис. 29Б).

В северной части Японского моря, исследованной экспедицией SoJaBio, концентрация кислорода колебалась в пределах 222,6–264,5 $\mu\text{M}/\text{л}$, а в абиссали Тихого океана (район KuramBio) она была значительно ниже – 154,7–160,3 $\mu\text{M}/\text{л}$ (рис. 29). В Японском море из 9 станций глубже 3000 м только на одной были обнаружены кумовые раки, хотя концентрация O_2 на них значительно выше, чем в абиссали Тихого океана. По литературным данным, в Японском море самое высокое содержание кислорода на больших глубинах в северной Пацифике (Шунтов, 2001). В абиссали Мирового океана содержание кислорода находится в диапазоне от 110 до 290 $\mu\text{M}/\text{л}$, и во многих других абиссальных районах отмечено более высокое содержание кислорода, чем в Курило-Камчатском районе: в юго-западной Пацифике – 190 $\mu\text{M}/\text{л}$, в Ангольской котловине – 241 $\mu\text{M}/\text{л}$, в Южном океане – 210–250 $\mu\text{M}/\text{л}$, в северной Атлантике – 250–290 $\mu\text{M}/\text{л}$ (Mantyla, Reid, 1983).

Скорость придонных течений в абиссали района Курило-Камчатского желоба варьировала от 2,1 до 12,4 см/с (рис. 30А), а в северной части Японского моря от 1,7 до 8,4 см/с (на станциях В7-7 и В7-6 не замеряли) (рис. 30Б). В районе SoJaBio закономерностей не выявлено и на станциях с одинаковой глубиной, но разной скоростью течений, плотность поселений кумовых раков находится в пределах стандартного отклонения. Однако для района KuramBio прослеживается некоторая зависимость: на станциях, где плотность поселений кумовых раков выше средней, скорость течения низкая (за исключением траления 2-10) (рис. 30А). Кумовые раки большую часть жизни проводят, зарывшись в грунт, выставив на поверхность передний конец карапакса (иногда только бронхиальный сифон) и по типу питания являются собирающими детритофагами (за исключением видов рода *Campylaspis*,

которые, по-видимому, являются хищниками) (Царева и др., 2013), а течения вызывают взмучивание илов и вымывание раков из грунта, в связи с чем и наблюдается обратная зависимость между плотностью поселений кумовых раков и скоростью придонных течений.

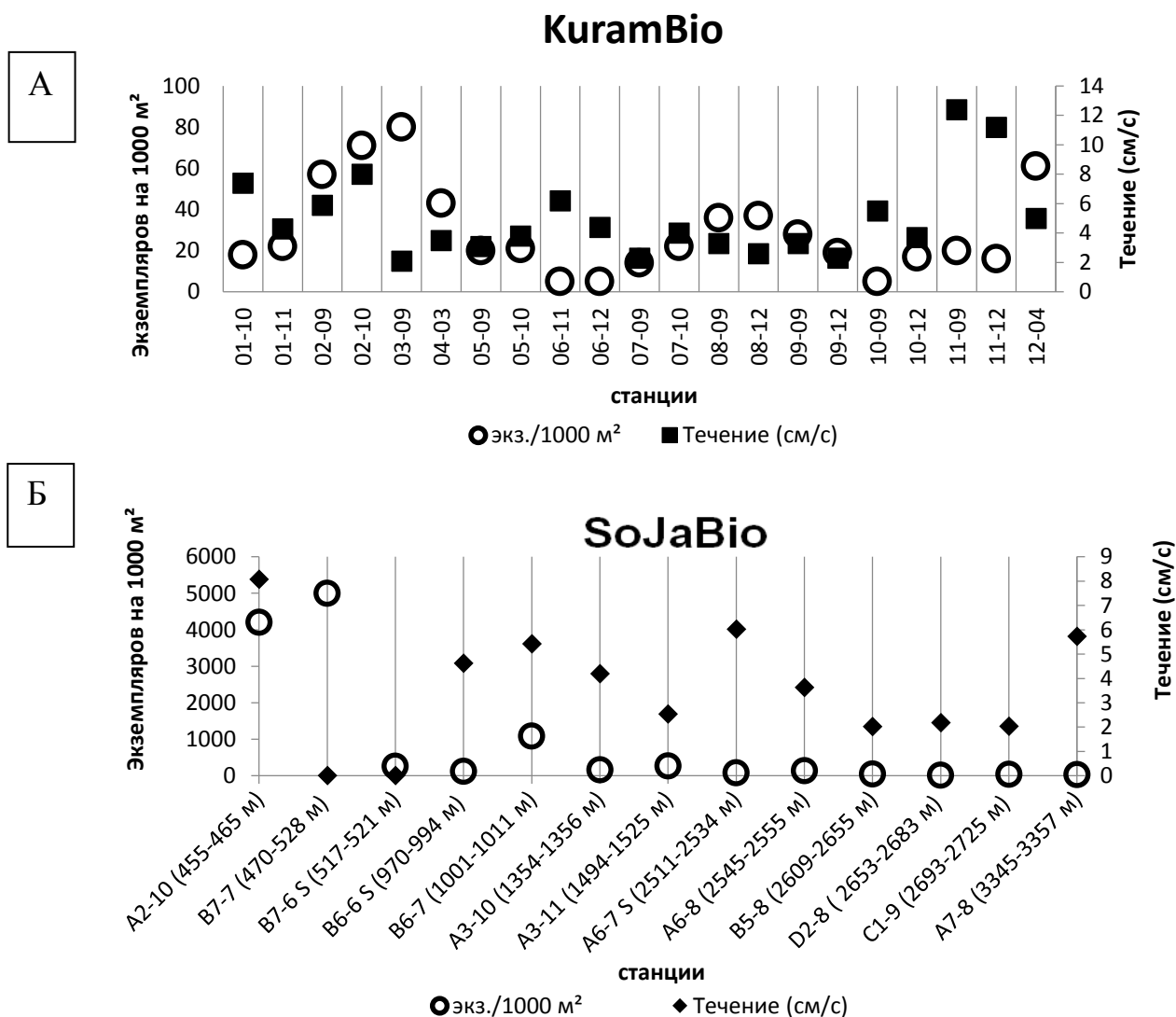


Рисунок 30 – Связь плотности распределения кумовых раков со скоростью придонных течений: А – в Курило-Камчатском районе (по материалам экспедиции KuramBio), Б – в батиали и псевдоабиссали Японского моря (по материалам экспедиции SoJaBio)

Температура. Экологическое значение температуры исключительно велико, так как гидробионты весьма чувствительны к её изменениям. В интервале глубин, исследованном экспедицией SoJaBio, на глубине около 500 м располагается граница между промежуточной субарктической водной массой и

глубинной водной массой (Юрасов, 2014). На трех станциях, расположенных в диапазоне 455–520 м с высокой плотностью поселений кумовых раков, температура составляла 0,664–0,791 °С, что свидетельствует о влиянии вод промежуточной субарктической водной массы. Глубже залегает глубинная водная масса, и от 2000 м до дна располагается донная водная масса с температурами 0,1–0,3 °С (рис. 31).

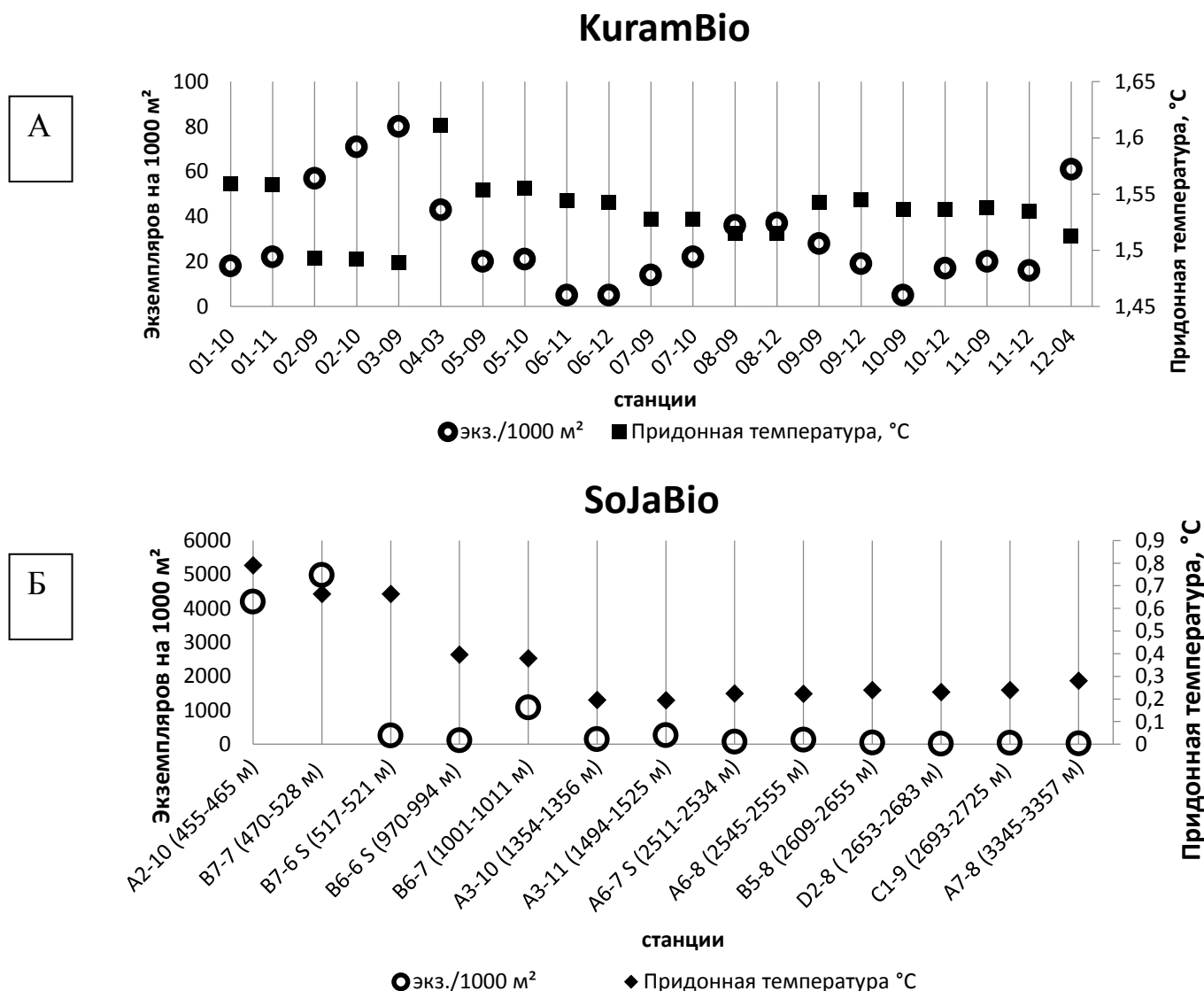


Рисунок 31 – Связь плотности распределения кумовых раков с температурой: А – в Курило-Камчатском районе (по материалам экспедиции KuramBio), Б – в батииали и псевдоабиссали Японского моря (по материалам экспедиции SoJaBio)

В абиссали, прилегающей к Курило-Камчатскому желобу, а также на западном склоне желоба придонная температура составляла от 1,489 до

1,611 °C. Несмотря на достаточно малые изменения температуры, наблюдается некоторая связь: на станциях, где плотность кумовых раков выше средней, отмечены значения температуры выше среднего в данном районе. В целом, в абиссали Мирового океана температура изменяется от -0,5 до 2,0 °C (Mantyla, Reid, 1983).

Соленость в абиссали, прилегающей к Курило-Камчатскому желобу, составляла 34,67‰. В абиссали Мирового океана соленость изменяется мало и находится в диапазоне от 34,62 до 35,0‰ (Mantyla, Reid, 1983). Значения придонной солености в районе, исследованном экспедицией SoJaBio составили 34,06–34,07‰. Столь незначительные колебания придонной солености не влияли на распределение кумовых раков.

Органический углерод ($C_{\text{орг.}}$) в донных отложениях колебался от 0,44 до 1,55% с максимумом на станции 3 (рис. 32). $C_{\text{орг.}}$ в поверхностном слое грунта является показателем интенсивности биохимических процессов в океане. Согласно литературным данным, в отложениях Тихого океана содержание $C_{\text{орг.}}$ составляет 0,34–0,55% (Романкевич и др., 1966; Тихий океан, 1970). Максимальное содержание его зарегистрировано в районе смежных с желобами континентальных склонов и краевых частях океанических бассейнов (например, на склоне от Хоккайдо до Камчатки содержание $C_{\text{орг.}}$ составляет более 1,5%) (Тихий океан, 1970; Sattarova, Artemova, 2015).

Высокое содержание $C_{\text{орг.}}$ отражает высокую биологическую производительность поверхностных вод и благоприятное воздействие факторов распределения питательных веществ – течений и рельефа. На станциях KuramBio 3 и 12 высокой концентрации $C_{\text{орг.}}$ соответствует высокая плотность поселений кумовых, а на станциях 5, 6 и 7 зарегистрированы ниже средней концентрация $C_{\text{орг.}}$ и численность кумовых (рис. 32). Однако высокое содержание $C_{\text{орг.}}$ на станциях 9, 10 и 11 не связана с плотностью поселения кумовых раков. Вероятно, снижение численности кумовых раков вызвано низким уровнем кислорода в данном районе.

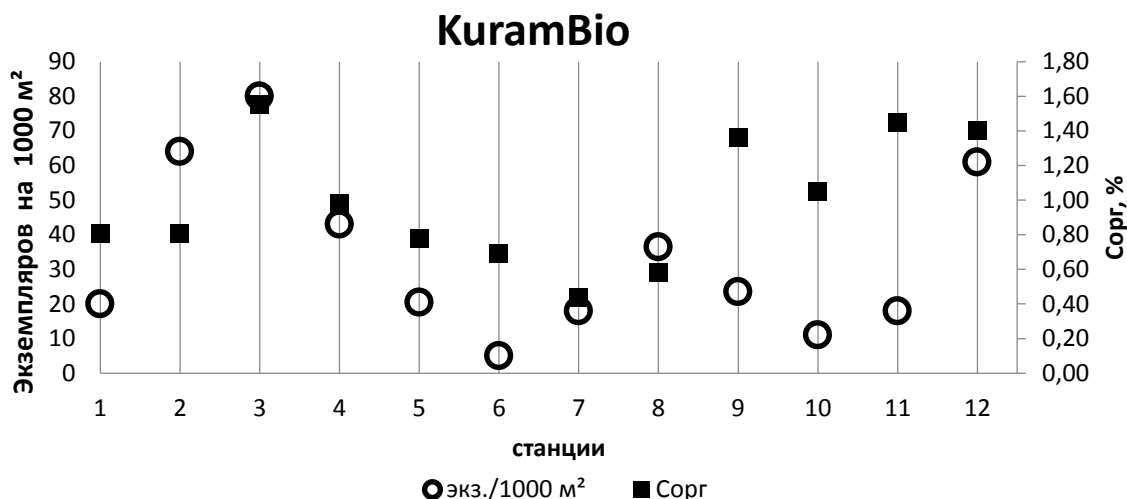


Рисунок 32 – Связь плотности распределения кумовых раков с концентрацией органического углерода в Курило-Камчатском районе (по материалам экспедиции KuramBio)

Состав грунта. При химическом анализе поверхностного слоя грунта были получены данные о содержании ряда химических элементов и их соединений (Sattarova, Artemova, 2015). Статистически значимая корреляция Спирмена плотности распределения кумовых раков наблюдается с оксидом железа, ванадием, скандием, хромом, оксидом титана и оксидом натрия и равна 0,610526, 0,605955, 0,574432, 0,532400, 0,525484 и -0,541301 соответственно.

Тело кумовых раков покрыто карапаксом, для жесткости которого необходим кальций. Не отмечено статистически значимой корреляции плотности распределения кумовых раков с оксидом кальция (коэффициент корреляции Спирмена 0,395797)

Таким образом, между плотностью поселений кумовых раков и содержанием некоторых элементов в поверхностном слое грунта наблюдается связь, однако причина этого не ясна и, возможно, некоторые отмеченные зависимости являются совпадениями.

Грунты в районе KuramBio представлены илами и глинистыми илами. Как отмечают Саттарова и Артемова (2015), единственное исключение составляет станция 10, где поверхностный слой был очень жидким, что

отразилось также и на химическом составе донных отложений: концентрация Na_2O , MgO , кислородный индекс значительно выше, чем на остальных станциях, в то время как другие основные, следовые и редкоземельные элементы имеют более низкую концентрацию (Sattarova, Artemova, 2015).

Глубина. Глубоководная котловина Японского моря изолирована от абиссальных глубин океана мелководными проливами. В конце плейстоцена котловина Японского моря находилась в состоянии стагнации, повлекшей гибель глубоководной фауны (Oba et al., 1991; Tyler, 2002). В настоящее время глубоководная часть моря с оптимальными для жизни условиями находится на ранних стадиях заселения. Лишь один вид *Leucon aff. fulvus* и комплекс видов *Eudorella* spp. (2–3 вида) обнаружены экспедицией SoJaBio на глубинах более 2000 м. Плотность их поселений убывает с глубиной и они были собраны только на одной из 9 станций глубже 3000 м (рис. 33). На наиболее мелководных станциях А2-10 (455–465 м) и В7-7 (470–528 м) плотность поселений кумовых раков высока и составляет 4195 и 4988 экз./1000 м² соответственно (рис. 33).

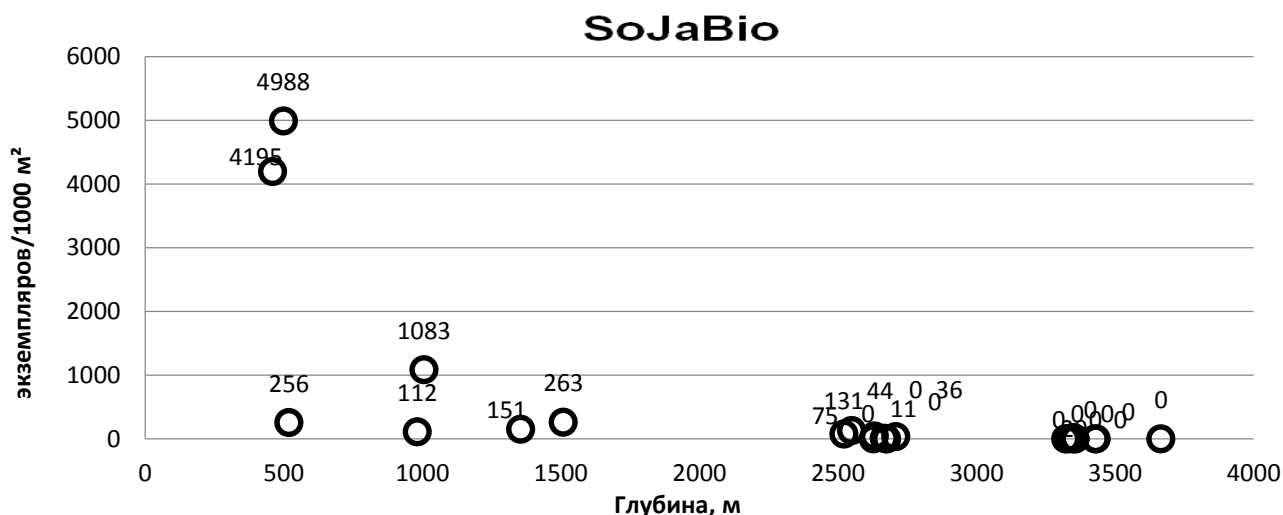


Рисунок 33 – Плотность распределения кумовых раков по глубинам в батииали и псевдоабиссали Японского моря (по материалам экспедиции SoJaBio)

Высокая плотность поселений кумовых на мелководных станциях в районе сборов SoJaBio ($4988 \text{ экз./1000 м}^2 = 5 \text{ экз./м}^2$) вовсе не кажется таковой при сравнении её с данными сублиторальных районов. Максимальная

плотность поселения кумовых на шельфе восточного Сахалина, отмеченная в северном районе в диапазоне 25–30 м – до 92000 экз./м² (Фадеев, 2002). Такую плотность образуют 3 вида кумовых: *Diastylis bidentata*, *Diastylopsis dowsoni*, *Lamprops quadriplicata*. Наиболее высокая плотность поселения у вида *Diastylis bidentata* (Фадеев, 2002). В северной части Японского моря *Diastylis bidentata* достигает 5200 экз./м² (Царева и др., 2013). По данным экспедиции SoJaBio максимальную плотность поселений образует *Leucon aff. fulvus* на станции EBS В7-7, и она составляет 941 экз./1000 м² (менее 1 экз./м²). В Японском море до настоящего исследования измеряли плотность поселений только в литорали и сублиторали, в то время как описание батинальной фауны кумовых производилось по единичным сборам (Царева и др., 2013). На глубинах 20–40 м отмечены максимальные плотности поселений кумовых (Фадеев, 2002), на глубине около 500 м – 4–5 экз./м², а глубже 1000 м менее 1 экз./м² (собственные данные). Для кумовых раков отмечена высокая степень агрегированности микрораспределения (Фадеев, 2002), поэтому даже в одном районе на одинаковой глубине можно обнаружить скопления разной плотности, отличающиеся на порядок.

Глубина – это комплекс факторов, и в исследованиях, проведенных в предыдущем столетии, зачастую из всех абиотических факторов указывается только глубина. Также у кумовых раков редко изучают количественные данные плотности поселений, поэтому проводить сравнения между разными районами можно только путем сравнения их видового богатства. Графики изменения видового богатства (рис. 34) кумовых раков с изменением глубины в разных районах северо-западной части Тихого океана построены следующим образом: в трех открытых районах, где кумовые раки встречаются глубже 5000 м, сублитораль поделена на более узкие диапазоны 0–20 м, 20–40 м, 40–80 м, 80–120 м, 120–250 м, 250–350 м и далее в интервалах по 100 м, а в северном и южном районах Японского моря весь диапазон глубин от 0 до 3360 поделен по 20 м (рис. 34).

При рассмотрении изменения с глубиной видового богатства в северной части Японского моря прослеживаются три пика: на глубине 80–100 м выявлено 44 вида, на глубине 180–220 м – 45 видов, на глубине 460–540 м обнаружено 47 видов. На глубине более 550 м видовое богатство снижается, составляя 38 видов на 800 м, 34 – на 1000 м, 15 – на 1500 м, 4 – на 2000 м, 3 – на 2500 м, 2 – на 3000 м, 1 вид был найден на глубине 3357 м (рис. 34). Максимум видов на глубине 460–540 м, вероятно, связан с границей между промежуточной субарктической и глубинной водной массой (Юрасов, 2014), так как границы ареалов обычно оказываются хорошо сопоставимыми с границами водных масс – основных определяющих при зонально-географическом районировании и в зоне перекрытия ареалов наблюдается максимум видового богатства. Однако количественные изменения видового богатства на глубинах 80–100 м и 180–220 м не привязаны к современным представлениям о глубинах залегания водных масс (Зуенко, 2008; Юрасов, 2014). Возможно, это связано с недоизученностью фауны кумовых сублиторали и верхней батииали, что подтверждается прогностической оценкой видового богатства для верхней батииали (рис. 21).

В южной части Японского моря известно всего 30 видов, однако это говорит не о бедности района, по сравнению с северной частью моря, а о значительной недоизученности фауны кумовых этого региона. В южной части Японского моря почти не было экспедиций – производился лов ночного поверхностного планктона (7 видов известно с глубины 0–1 м), а также сборы на НИС «Tansei-maru», собравшей 18 видов в южной части Японского моря на глубинах 160–1564 м (Gamô, 1960b, 1962a, 1963, 1964d, 1967b; Harada, 1967b; Akiyama, 2014). На глубине 0–20 м отмечено 12 видов, глубже, до 200 м, известно 6 видов. Максимум видов в этом районе обнаружен на глубине 400–800 м (16–17 видов), глубже видовое богатство постепенно снижается, и на 1600 м отмечено 3 вида. Максимальная глубина, на которой были собраны кумовые в этом районе – 3290 м (рис. 34).

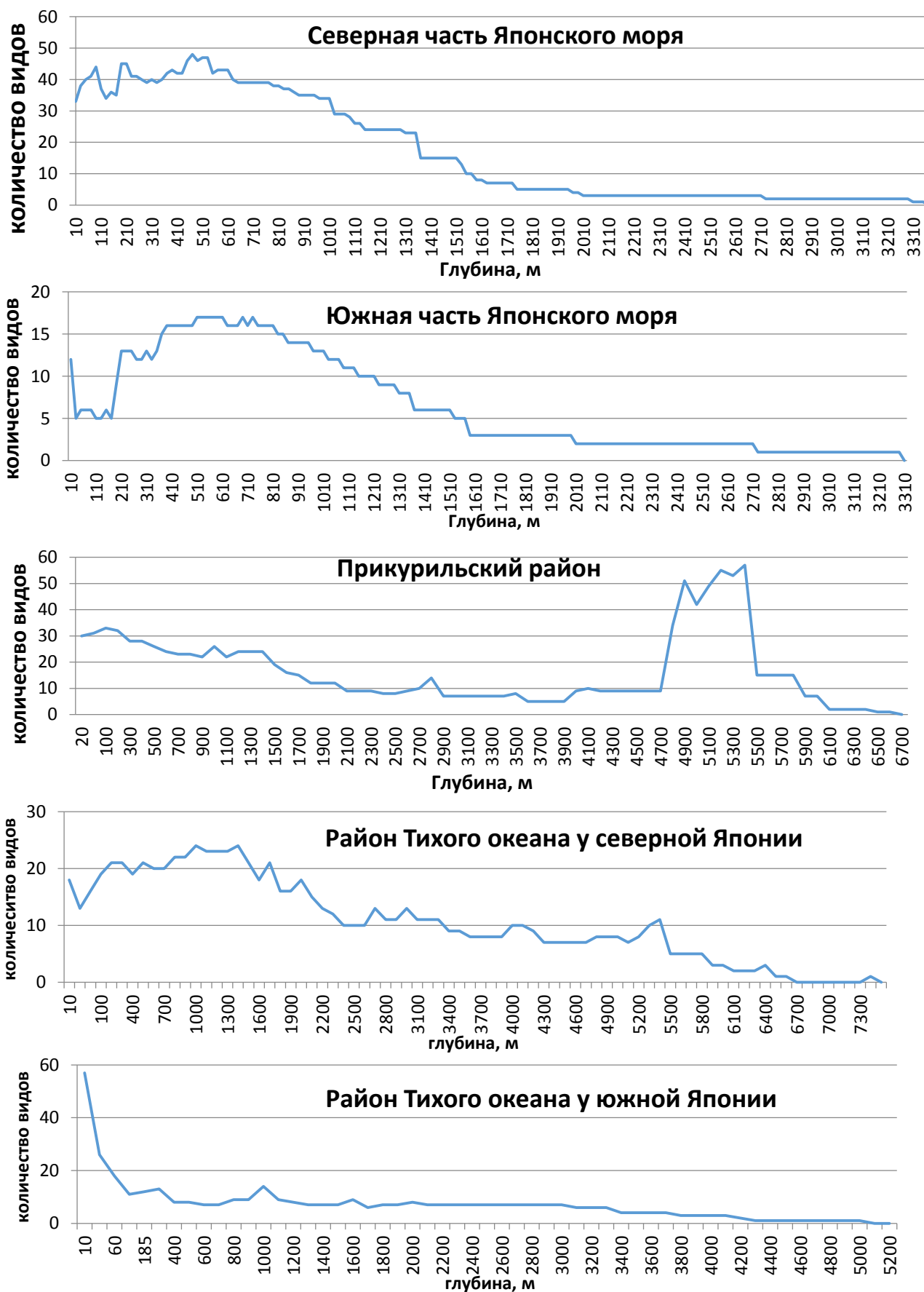


Рисунок 34 – Изменение видового богатства кумовых раков с глубиной в разных районах северо-западной части Тихого океана (Царева и др., 2013; Акиyама, 2014; собственные данные)

На акватории Тихого океана у южной Японии известно 111 видов, почти половина из которых (57 видов) встречаются на глубине до 20 м, 32 из них собраны с глубины 0–1 м путем лова ночного поверхностного планктона (Gamô, 1960a, b, c, 1962a, b, 1963b, 1964a, b, c, d, 1965a, b, 1967a, b, c, d; Harada, 1967b). На глубине 20–40 м отмечено 26 видов, 40–80 м – 18 видов (рис. 34). Глубже 300 м на каждые 100 м глубины зарегистрировано менее 10 видов, лишь на глубине 1000 м обнаружено увеличение до 14 видов (это вызвано тем, что в описаниях нескольких видов Гамо указывал лишь примерную глубину «около 1000 м» (Gamô, 1967c, d, 1968b). Кумовые раки на акватории Тихого океана у южной Японии встречаются до 4990 м (рис. 34). Самый глубоководный вид кумовых в северо-западной Пацифике, *Bytholeucon ultraabyssalis* (Gamô, 1987), встречен в океанической абиссали, восточнее выделенного района на глубине 7530–7560 м (Gamô, 1987b).

На акватории Тихого океана у северной Японии отмечен 71 вид. На глубине 0–20 м – 18 видов; 20–40 м – 13 видов; глубже видовое богатство возрастает и на глубине 1000–1500 м максимально (23–24 вида на 100 м глубины) (рис. 34). Глубже 1500 м видовое богатство постепенно снижается. В этом районе кумовые раки встречаются до глубины 7440 м (Gamô, 1987) (рис. 34).

В прикурильском районе от сублиторали до 4000 м видовое богатство снижается с 33 на глубине 100 м до 5 на 4000 м, в диапазоне 4000–4800 м отмечено 10 видов, а глубже, до ~5800 м, зарегистрирован пик видового богатства в этом районе – до 57 видов на глубине около 5400 м (рис. 34). На 6000 м отмечено 7 видов. Максимальная глубина, на которой собраны кумовые в этом районе – 6571 м (рис. 34). Пик на глубине от 4830 до 5780 м образован видами, собранными в экспедиции KuramBio. Линия тренда демонстрирует тенденцию слабой обратно пропорциональной зависимости между глубиной и плотностью поселений кумовых раков в диапазоне 1000 м (рис. 35А). На станции 2 (4830–4864 м) с минимальной глубиной действительно отмечена высокая плотность поселений кумовых раков, а на станциях 6 (5291–5307 м) и

10 (5248–5265 м), которые находятся на 500 м глубже, численность минимальна, однако на самых глубоких станциях 1 (5412–5429 м) и 4 (5681–5780 м) численность в несколько раз выше, чем на станциях 6 (5291–5307 м) и 10 (5248–5265 м). Таким образом, в океанической абиссали прикурильского района в диапазоне 1000 м глубина в меньшей степени влияет на численность кумовых раков, чем в батиали и псевдоабиссали Японского моря. Такая тенденция наблюдается не только для кумовых раков, но и в целом для макрофауны в районе KuramBio (рис. 35Б), а в псевдоабиссали Японского моря наблюдается увеличение численности за счет изопод (подробнее см. главу «Доля кумовых раков в глубоководных бентосных сообществах»).

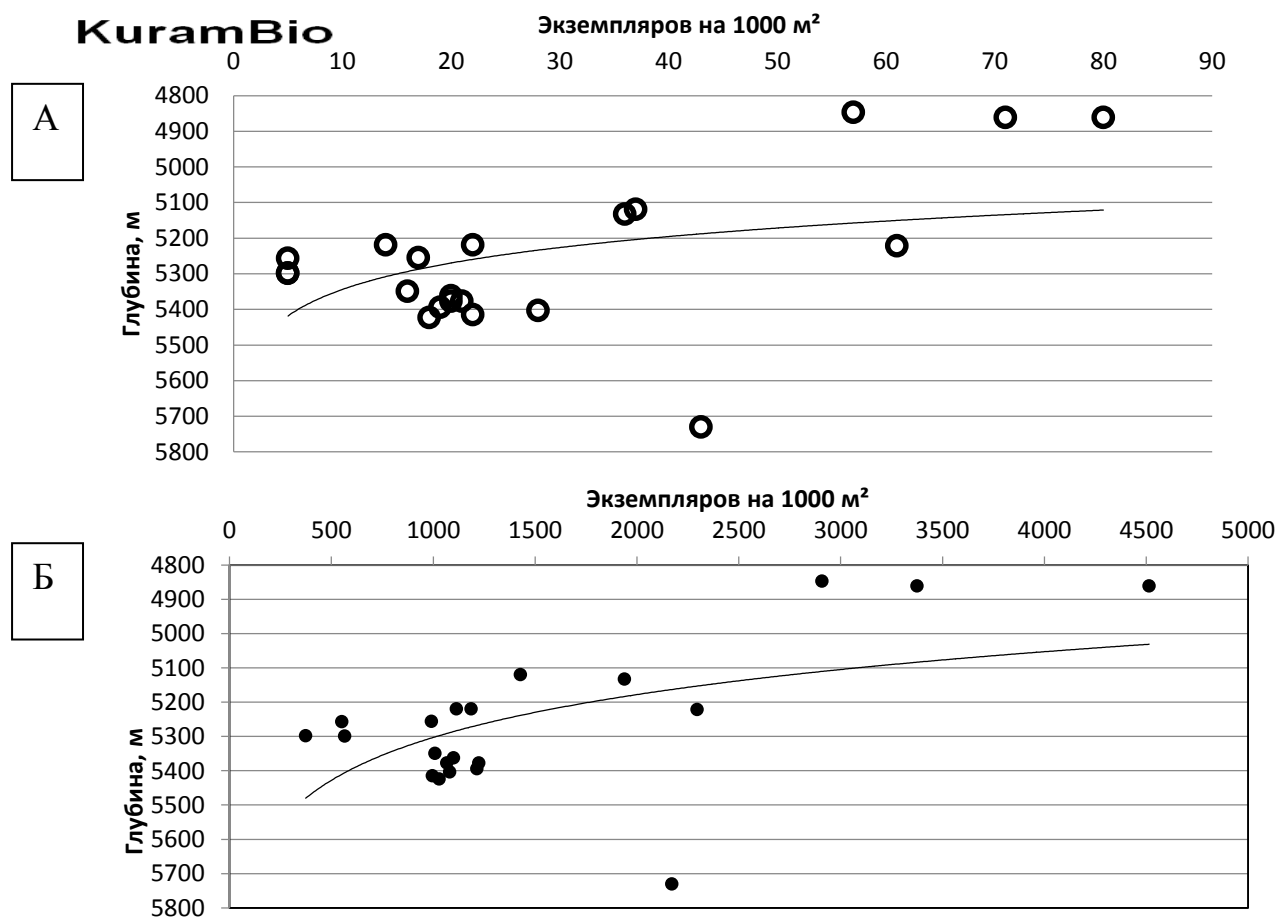


Рисунок 35 – Зависимость плотности распределения от глубины в Курило-Камчатском районе (по материалам экспедиции KuramBio, сборы С-ЕBS): А – для кумовых раков, Б – для всей макрофауны (по: Brandt et al., 2015)

Японские и российские исследователи использовали для сбора материала разные орудия лова, и в каждом районе детальные изучения произведены в разных диапазонах глубин. Наиболее полные данные полученные с использованием одного и того же орудия лова, эпибентосного салазочного трала – это сборы экспедиций SoJaBio и KuramBio.

Вдоль тихоокеанского побережья как северной, так и южной Японии, а также в южной части Японского моря японскими учеными производился сбор ночного поверхностного планктона (Gamô, 1960a, b, c, 1962a, b, 1963, 1964a, b, c, d, 1967b, c, d; Harada, 1967b). На тихоокеанском побережье южной Японии известно больше всего видов, обитающих в верхней сублиторали и поднимающихся в ночное время к поверхности. Российские исследователи находили представителей отряда Cumacea в планктоне (Ломакина, 1958), однако подробные исследования поднимающихся в пелагиаль кумовых в российских водах не проводились.

Согласно проанализированным данным в южных районах (южная часть Японского моря и район Тихого океана у южной Японии) видовое богатство кумовых раков верхней сублиторали выше, чем в северных, а также больше видов, способных к активному плаванию, однако необходимы более детальные сборы во всех районах с применением одинаковой методики сбора материала

Выявление абиотических факторов и их комбинаций, в наибольшей степени определяющих количественное распределение кумовых раков.

Для проверки гипотезы о том, что численность кумовых раков зависит от абиотических факторов среды, проведем статистический анализ и выявим наиболее значимые факторы, если гипотеза будет подтверждена. Имеем данные о плотности распределения кумовых раков на станциях и ряде абиотических факторов (табл. 4). Органический углерод в поверхностном слое грунта замеряли только в экспедиции KuramBio. Материал для химического анализа грунта отбирали при помощи мультикорера (стаканного дночерпателя) и данные о содержании органического углерода на станции использовали вместе с данными о параметрах придонной воды, полученными в ходе тралений EBS.

Значения некоторых абиотических параметров и стандартизированная на 1000 м² плотность распределения кумовых раков в районе Курило-Камчатского желоба (KuramBio) и в глубоководной котловине Японского моря (SoJaBio)

Экспедиция KuramBio						
Траление EBS	Количество кумовых раков, экз./1000 м ²	Придонная температура, °С	Концентрация О ₂ , μМ/л	Течение, см/с	Глубина, м	Органический углерод С _{орг.} , %
01-10	18	1,559	155,3	7,4	5423	0,81
01-11	22	1,558	154,7	4,3	5415	0,81
02-09	57	1,493	156,7	5,9	4847	0,81
02-10	71	1,492	156,7	8	4861	0,81
03-09	80	1,489	160,1	2,1	4861	1,55
04-03	43	1,611	156,4	3,5	5730	0,98
05-09	20	1,554	155,5	3,1	5377	0,78
05-10	21	1,555	155,4	3,8	5377	0,78
06-11	5	1,544	155,8	6,2	5298	0,69
06-12	5	1,543	155,7	4,4	5299	0,69
07-09	14	1,528	157,8	2,3	5219	0,44
07-10	22	1,528	157,8	4	5219	0,44
08-09	36	1,515	157,5	3,3	5132	0,58
08-12	37	1,515	157,6	2,6	5119	0,58
09-09	28	1,543	158,3	3,3	5403	1,36
09-12	19	1,545	158	2,3	5394	1,36
10-09	5	1,536	156,2	5,5	5256	1,05
10-12	17	1,536	156,4	3,7	5255	1,05
11-09	20	1,538	157,6	12,4	5362	1,45
11-12	16	1,535	158,1	11,2	5349	1,45
12-04	61	1,513	160,3	5	5221	1,40

Экспедиция SoJaBio						
Траление EBS	Количество кумовых раков, экз./1000 м ²	Придонная температура, °С	Концентрация О ₂ , μМ/л	Течение, см/с	Глубина, м	Органический углерод С _{орг.} , %
A2-10	4195	0,791	259,4	8,065	460	-
B7-7	4988	0,664	263,5	-	499	-
B7-6 S	256	0,664	264,5	-	519	-
B6-6 S	112	0,396	240,1	4,62	982	-
B6-7	1083	0,38	239,0	5,414	1006	-
A3-10	151	0,196	226,4	4,189	1355	-
A3-11	263	0,195	223,7	2,533	1510	-
A6-7 S	75	0,224	225,5	6,019	2523	-
A6-8	131	0,223	225,0	3,625	2550	-
B5-8	44	0,24	226,0	2,021	2632	-
D2-8	11	0,231	227,5	2,178	2668	-

Траление EBS	Количество кумовых раков, экз./1000 м ²	Придонная температура, °С	Концентрация O ₂ , μМ/л	Течение, см/с	Глубина, м	Органический углерод C _{орг.} , %
C1-9	36	0,239	227,2	2,032	2709	-
A7-8	20	0,281	223,9	5,728	3351	-
D2-7	0	0,23	227,9	1,82	2628	-
B5-7	0	0,237	226,1	4,77	2675	-
C1-8	0	0,237	227,2	2,625	2676	-
B4-8	0	0,282	224,6	2,201	3323	-
B4-7	0	0,281	225,0	2,67	3326	-
A7-9	0	0,289	223,5	4,123	3344	-
D1-3	0	0,288	224,2	2,414	3356	-
D1-4	0	0,287	224,3	3,1	3356	-
C3-4	0	0,294	223,6	2,432	3429	-
C3-3	0	0,296	223,5	1,69	3433	-
B1-7	0	0,317	222,6	8,416	3666	-

Наиболее часто используемым методом корреляционного анализа является вычисление коэффициента корреляции Пирсона. Этот метод предполагает, что значения анализируемых признаков распределены нормально и имеют друг с другом линейную связь (Мастицкий, 2009). Для проверки значений на нормальность распределения можно использовать тест Колмогорова–Смирнова или тест Шапиро–Уилка. Из них наиболее предпочтительным на небольших выборках является тест Шапиро–Уилка, поскольку он чаще выявляет различия между распределениями в тех случаях, когда они действительно есть (Мастицкий, 2009). Среди данных, полученных в ходе KuramBio, лишь значения кислорода и органического углерода распределены нормально, а в районе, исследованном SoJaBio, все значения абиотических параметров распределены ненормально. В подобных ситуациях применение коэффициента Пирсона может приводить к выводам, не соответствующим действительности. Вместо него следует воспользоваться ранговым коэффициентом корреляции Спирмена. Этот метод не требует, чтобы исходные данные распределялись нормально или линейно.

Результаты расчета коэффициентов корреляции Спирмена были ожидаемы: в глубоководной котловине Японского моря количество кумовых

раков сильнее всего коррелирует с глубиной (отрицательная корреляция) и с концентрацией кислорода (положительная корреляция) (табл. 5). Также видим, что с глубиной уменьшается концентрация кислорода. Эти результаты являются статистически значимым, так как для них $P < 0,1$.

Таблица 5

Коэффициенты корреляции Спирмена для глубоководной котловины Японского моря (данные экспедиции SoJaBio). Выделены значения, при которых P (вероятность ошибки для нулевой гипотезы об отсутствии связи между признаками) меньше 0,1

	Придонная температура	Концентрация O ₂	Течение	Глубина
Количество кумовых раков	0,113917	<u>0,587042</u>	0,349352	<u>-0,856061</u>
Придонная температура		0,167936	0,233898	-0,029156
Концентрация O ₂			0,054771	<u>-0,821483</u>
Течение				-0,250777

В районе Курило-Камчатского желоба выявлена статистически значимая положительная корреляция количества кумовых раков с концентрацией кислорода и отрицательная корреляция – с температурой (табл. 6). Также отмечена положительная корреляция концентрации кислорода с глубиной и отрицательная – с органическим углеродом. Кроме того, видим положительную корреляцию температуры с глубиной и отрицательную – с концентрацией кислорода (табл. 6). Наблюдается отрицательная корреляция плотности распределения кумовых раков с глубиной (если $P=0,13$).

Таким образом, удалось установить некоторые зависимости между количеством кумовых раков и абиотическими факторами среды. Однако определить комбинацию факторов, в наибольшей степени влияющих на количественное распределение кумовых раков, нам поможет множественный регрессионный анализ. В модель на каждом шаге будет включаться наиболее значимая переменная.

Таблица 6

Коэффициенты корреляции Спирмена для абиссали района Курило-Камчатского желоба (данные экспедиции KuramBio). Выделены значения, при которых Р (вероятность ошибки для нулевой гипотезы об отсутствии связи между признаками) меньше 0,1

	Придонная температура	Концентрация O ₂	Течение	Глубина	Органический углерод
Количество кумовых раков	<u>-0,449186</u>	<u>0,362215</u>	-0,199219	-0,343862	0,179916
Придонная температура		<u>-0,624349</u>	0,031555	<u>0,936544</u>	-0,041844
Концентрация O ₂			-0,252765	<u>-0,388220</u>	<u>0,393923</u>
Течение				0,064065	0,194710
Глубина					0,214708

По результатам множественного регрессионного анализа было выявлено, что для батимальных и псевдоабиссальных глубин Японского моря модель, включающая два фактора (температуру и глубину), позволяет наиболее точно предсказать количество кумовых раков (табл. 7). При добавлении других абиотических параметров (концентрация O₂, скорость придонного течения) или исключении одного из определяющих факторов точность модели уменьшается.

Таблица 7

Значения скорректированного коэффициента детерминации (R²_{adj}) для модели, описывающей влияние факторов среды на количество кумовых раков для глубоководной котловины Японского моря (данные экспедиции SoJaBio)

Параметры	R ² _{adj}	Количество переменных
Температура	0,834063	1
<u>Температура +Глубина</u>	<u>0,878069</u>	<u>2</u>
Температура +Глубина + Концентрация O ₂	0,871891	3
Температура + Глубина + Концентрация O ₂ + Течение	0,864423	4

Приведенное ниже выражение наиболее достоверно предсказывает количество кумовых раков в глубоководной котловине Японского моря:

$$\text{Количество кумовых (экз./1000м}^2\text{)} = -815,688138 - 5880,51117 *$$

$$* t(^{\circ}\text{C}) - 0,241755609 * \text{глубина(м)}$$

Для абиссали района Курило-Камчатского желоба наиболее значимыми абиотическими факторами являются глубина, температура и концентрация кислорода (табл. 8). Модель, состоящая из четырёх независимых переменных, имеет максимальное значение скорректированного коэффициента детерминации (табл. 8), однако значимость органического углерода в этой модели существенно ниже, чем у остальных абиотических параметров. Поскольку важнее получить регрессионную модель, в которой значимы все предикторы, чем продолжить построение модели (увеличивая коэффициент детерминации) и получить незначимые предикторы, следует рассматривать модель:

$$\text{Количество кумовых (экз./1000м}^2\text{)} = -3007,60426 - 0,235019631 * \\ * \text{глубина(м)} + 11,3753005 * \text{O}_2\text{(}\mu\text{М/л)} + 1619,98909 * \text{t(}^\circ\text{C)}$$

При включении в модель скорости придонного течения, её точность уменьшается.

Таблица 8

Значения скорректированного коэффициента детерминации (R^2_{adj}) для модели, описывающей влияние факторов среды на количество кумовых раков для абиссали района Курило-Камчатского желоба (данные экспедиции KuramBio)

Параметры	R^2_{adj}	Количество переменных
Глубина	0,3269152	1
Глубина + Концентрация O ₂	0,41888461	2
<u>Глубина + Концентрация O₂ + Температура</u>	<u>0,61615285</u>	<u>3</u>
<u>Глубина + Концентрация O₂ + Температура + Органический углерод</u>	<u>0,62627224</u>	<u>4</u>
Глубина + Концентрация O ₂ + Температура + Органический углерод + Течение	0,60285171	5

Однако следует помнить, что все методы регрессионного анализа позволяют обнаружить только числовые зависимости, а не лежащие в их основе причинные связи. Хотя в Японском море и отмечена сильная корреляция количества кумовых раков с температурой и глубиной, основная причина уменьшения численности кумовых с глубиной заключается в изолированности

мелководными проливами батиали и псевдоабиссали моря, которые на данный момент не имеют типичных глубоководных видов и находятся на ранних стадиях заселения.

Плотность распределения кумовых в абиссали Курило-Камчатского района находилась в диапазоне от 5 экз./1000 м² (на станции 6) до 80 экз./1000 м² (на западном склоне желоба – станция 3) и в среднем составляла 29,4 экз./1000 м². В других абиссальных районах Мирового океана плотность распределения представителей отряда Cumacea ниже: в Ангольской котловине от 0,8 до 45 экз./1000 м² и в среднем – 17,3 экз./1000 м² (Brandt et al., 2005), в Южном океане от 0,1 до 85 экз./1000 м², в среднем – 8,3 экз./1000 м² (Brökeland et al., 2007). Тут нужно отметить, что в Курило-Камчатском районе и Ангольской котловине различия по плотности распределения между станциями не столь значительны, как в Южном океане, где на 22 абиссальных станциях плотность распределения менее 10 экз./1000 м², а еще на трех станциях – 21, 50 и 85 экз./1000 м² (Brökeland et al., 2007). Увеличение плотности поселений на этих трех станциях отмечены для всех перакарид (Brökeland et al., 2007). Максимальное видовое богатство кумовых также отмечено для абиссали северо-западной Пацифики – 92 вида (70 видов в сборах KuramBio), в Ангольской котловине – 42 вида (Mühlenhardt-Siegel, 2003, 2005a, b, c, d, e), в Южном океане – 30 видов (Mühlenhardt-Siegel, 2014). Для родственной группы равноногих раков отмечена такая же картина – плотность распределения и видовое богатство в абиссали Курило-Камчатского района выше, чем в других глубоководных районах Мирового океана (Malyutina, Brandt, 2015). Курило-Камчатский район характеризуется средней для абиссали температурой (1,5–1,6 °С) и соленостью (34,67‰), Ангольская котловина – 1,8°С, 34,88‰, Южный океан – -0,5–0,0 °С, 34,65–34,7‰, однако содержание кислорода в Курило-Камчатском районе (154,7–160,3 μМ/л) ниже, чем в среднем в абиссали Мирового океана: в Южном океане – 210–250 μМ/л, в Ангольской котловине – 240 μМ/л (Mantyla, Reid, 1983). В связи с этим кажутся странными максимальная численность и видовое богатство кумовых и изопод в северо-

западной Пацифике, ведь уровень кислорода является одним из определяющих факторов при распределении макробентосных животных. Однако было показано, что в абиссали северо-восточной Атлантики основным фактором, лимитирующим распространение животных инфауны, является в первую очередь наличие пищи, а уже затем – содержание кислорода (Galeron, 2001). Абиссаль района Курило-Камчатского желоба является эвтрофным районом с высоким содержанием органического углерода (Романкевич и др., 1966; Тихий океан, 1970; Sattarova, Artemova, 2015), что благоприятствует формированию высокой численности макробентосных организмов. Так как в данном районе абиссальная фауна не испытывает недостатка в пище, главным фактором, влияющим на распространение кумовых раков, здесь является содержание кислорода, что и наблюдается при расчете коэффициента корреляции Спирмена и проведении множественного регрессионного анализа.

Абиссаль северо-западной Пацифики относится к наиболее древним глубоководным районам Мирового океана (Mantyla, Reid, 1983). Фауна северо-западной части Тихого океана развивалась в течении более длительного геологического времени нежели в других абиссальных районах Мирового океана что, вероятно, и является причиной более высокого видового богатства.

7. СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ КУМОВЫХ РАКОВ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКЕ

Для понимания путей формирования фауны кумовых раков северо-западной части Тихого океана, рассмотрим характер распространения обитающих здесь надвидовых таксонов.

Ввиду неполноты и неравномерности сведений о фауне кумовых северо-западной Пацифики, оказалось невозможным провести анализ изменений видового состава фауны по общепринятым делениям на биогеографические провинции.

Относительно полные сведения имеются по фауне отдельных акваторий: зал. Петра Великого, Дальневосточного морского биосферного заповедника ДВО РАН, Татарского пролива, б. Аккеси (тихоокеанское побережье Хоккайдо); зал. Суруга и Сагами (тихоокеанское побережье Хонсю), прибрежий о. Садо, о. Кинкасан, п-ова Кии (тихоокеанское побережье Хонсю), и п-ова Изу (тихоокеанское побережье Хонсю), Сето (внутреннее Японское море), зал. Онагава (япономорское побережье Хонсю). Фауна остальных акваторий практически не изучена. Благодаря использованию эпибентосного салазочного трала достаточно полные сведения имеются по фауне океанической абиссали, примыкающей к Курило-Камчатскому желобу и батииали Японского моря.

В связи с этим произведено деление изученной акватории на 5 районов (рис. 36). Видовые списки для районов изученной акватории были составлены с использованием собственных данных экспедиций KuramBio, SoJaBio и НИС «Витязь», а также отечественной и зарубежной литературы: Calman 1907, 1910, 1911, 1912; Ломакина, 1958; Gamô, 1958, 1960a, b, c, 1961, 1962a, b, 1963b, 1964a, b, c, d, 1965a, b, 1967a, b, c, d, 1968a, b, 1969, 1974, 1975, 1976, 1977, 1980, 1985a, b, 1986a, b, 1987a, b, 1997, 1998, 1999, 2001; Harada, 1959, 1960, 1962a, b, 1964, 1967b; Tzareva, Vassilenko, 1993, 2006; Царева, 2001, 2004; Vassilenko,

Tzareva, 2004, 2009; Akiyama, Gamô, 2005, 2006, 2012; Akiyama, 2009, 2011, 2012, 2014; Царева и др., 2013.

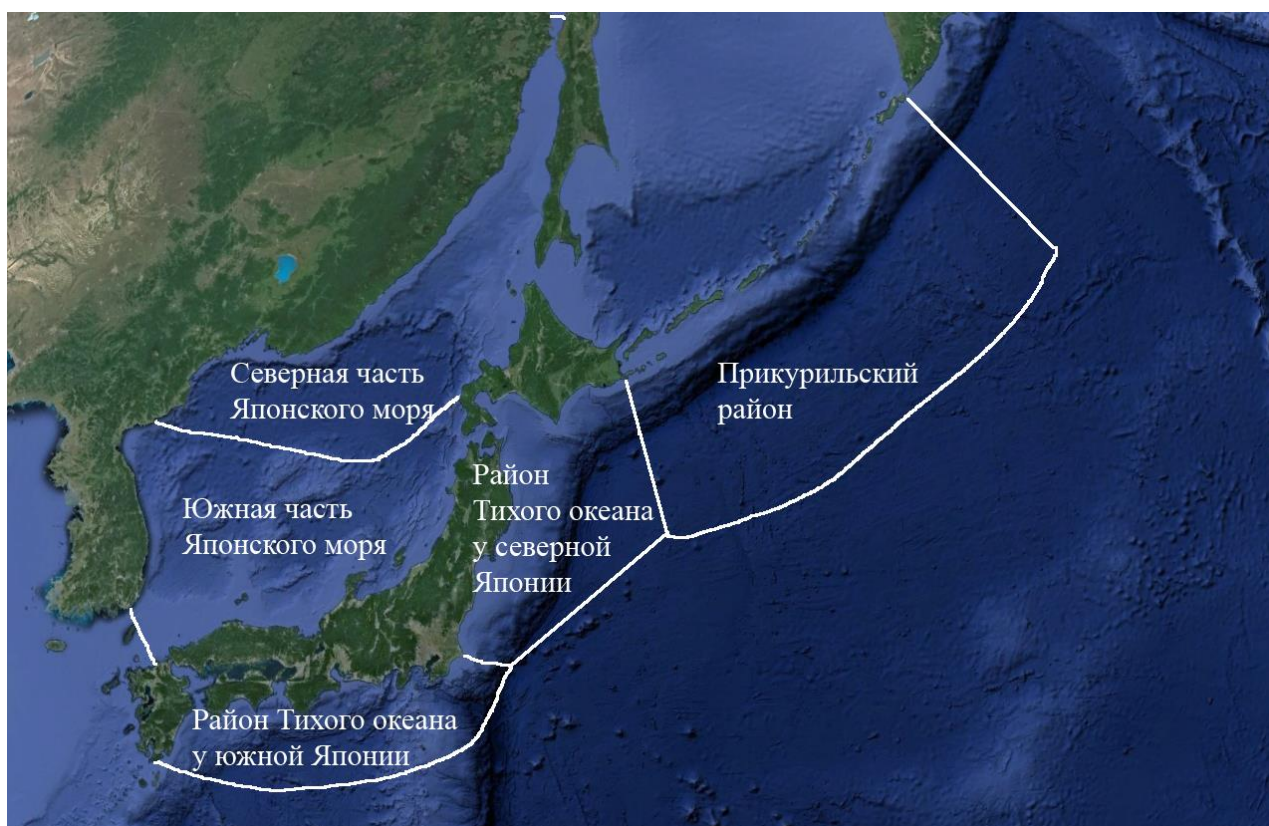


Рисунок 36 – Схема расположения выделенных районов северо-западной Пацифики

Японское море находится в двух климатических зонах: субтропической и умеренной, что определяет контрастность между северной и южной частями моря. Границу между ними (субарктический фронт) обычно проводят по 40° с.ш., при этом у берегов Японии субарктический фронт поднимается до 42° с.ш. По линии субарктического фронта Японское море было разделено на 2 района (рис. 36): северную и южную части моря (табл. 9: коэффициент Серенсена–Чекановского 0,298).

Вдоль тихоокеанского побережья южной Японии идет основной поток теплого течения Куроисио, однако в районе мыса Инубо, на 36° с.ш., Куроисио отворачивает восточнее. В этом районе проходит северный полярный фронт, способствующий резкой смене климатических зон на Японских островах — если на Хоккайдо снежные и морозные зимы, то всего в 1,5 тысячах

километров к югу уже находятся влажные субтропики. Таким образом, по 36° с.ш. было проведено разделение на районы (рис. 36): район Тихого океана у северной Японии и район Тихого океана у южной Японии (табл. 9: коэффициент Серенсена–Чекановского 0,131).

Таблица 9

Коэффициент Серенсена–Чекановского для выделенных районов.

Все глубины	Район Тихого океана у южной Японии	Район Тихого океана у северной Японии	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Прикурильский район
Район Тихого океана у южной Японии					
Район Тихого океана у северной Японии	0,131				
Северная часть Японского моря	<u>0,030</u>	0,272			
Южная часть Японского моря	0,085	0,099	0,298		
Прикурильский район	<u>0,008</u>	0,255	<u>0,361</u>	0,052	
Глубина 0-500 м	Район Тихого океана у южной Японии	Район Тихого океана у северной Японии	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Прикурильский район
Глубина >500 м					
Район Тихого океана у южной Японии		0,107	<u>0,036</u>	0,103	<u>0,014</u>
Район Тихого океана у северной Японии	0,181		0,396	0,178	<u>0,453</u>
Северная часть Японского моря	<u>0,025</u>	<u>0,317</u>		0,239	<u>0,702</u>
Южная часть Японского моря	0,095	0,112	<u>0,444</u>		0,131
Прикурильский район	<u>0</u>	0,271	0,294	0,047	

Район у Курильских островов (рис. 36) соответствует фаунистическим округам, принятым в большинстве отечественных гидробиологических работ (Кусакин, 1956; 1979; Хлебович, 1958; Гульбин, 1974; Скарлато, 1974; Кафанов, 1991). Его фаунистическое сходство с районом Тихого океана у северной

Японии низкое (коэффициент Серенсена–Чекановского 0,255), что является подтверждением необходимости разделения этих районов (табл. 9).

На глубине более 500 м максимальное сходство фаун отмечено в северной и южной частях Японского моря (коэффициент Серенсена–Чекановского 0,444). В сублиторали максимальное фаунистическое сходство отмечено у прикурильского района и северной части Японского моря (коэффициент Серенсена–Чекановского 0,702), также высокое сходство фаун сублиторали этих двух районов наблюдается с районом Тихого океана у северной Японии. Минимальное фаунистическое сходство как в сублиторали, так и на глубине более 500 м отмечено у района Тихого океана у южной Японии с прикурильским районом и с северной частью Японского моря (табл. 9).

Возможно, сходство фаун северной части Японского моря и прикурильского района с районом Тихого океана у северной Японии еще выше, так как японские и российские исследователи часто использовали разные орудия лова: Гамо описал множество видов, собранных планктонной сетью ночью у берега (Gamô, 1960a, b, c, 1962a, b, 1963b, 1964a, b, c, d, 1965a, b, 1967b, c, d). Российские исследователи такую методику сбора материала не использовали, так как поднимаются в планктон в основном самцы, а описания новых видов принято проводить по самкам. Дночерпатель и трал Сигсби, преимущественно используемые русскими карцинологами, являются неэффективными орудиями для сбора подвижных видов, обнаруженных Гамо в ночном планктоне. Именно использованием различных орудий лова следует объяснить большее сходство прикурильского района и изолированной северной части Японского моря, а не прикурильского района и района Тихого океана у северной Японии, которые должны быть наиболее схожи между собой.

Похоже, что в сублиторали северо-западной Пацифики распространение фауны определяется температурой, и большее сходство отмечено у районов, находящихся в одной климатической зоне, а на глубине более 500 м

определяющим фактором становится изоляция Японского моря от Тихого океана, связь с которым осуществляется только через мелководные проливы.

Наибольшая доля видов преимущественно холодноводного семейства Diastylidae отмечена в фауне кумовых прикурильского района и в Тихом океане у северной Японии; холодноводного семейства Leuconidae – в Тихом океане у северной Японии; холодноводного семейства Lampropidae – в северной части Японского моря и в прикурильском районе; тепловодного семейства Nannastacidae – в южной части Японского моря; тепловодного семейства Bodotriidae – в Тихом океане у северной Японии (рис. 37). Семейства Pseudocumatidae и Gynodiastylidae преимущественно населяют южное полушарие и в северо-западной Пацифике встречаются в количестве 2 и 6 видов соответственно.

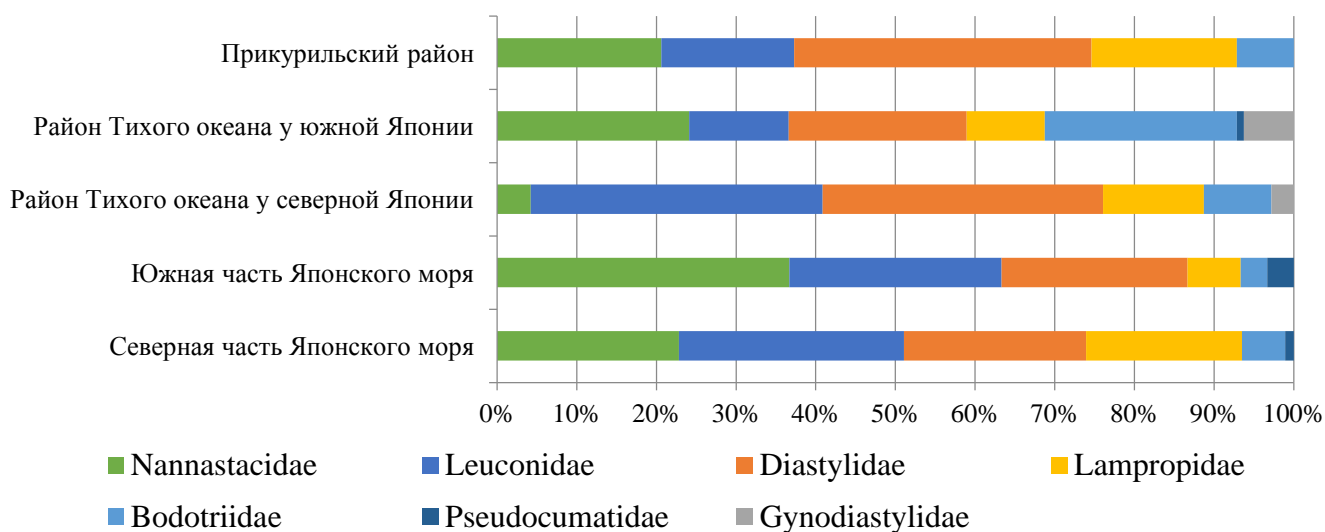


Рисунок 37 – Соотношение количества видов разных семейств в некоторых районах северо-западной Пацифики

Абиссальные глубины Мирового океана – это наиболее обширный и наименее изученный биотоп на планете. В этом и в прошлом столетии выполнены сборы EBS в абиссали северной, центральной и южной Атлантики, Южного океана, центральной Пацифики, однако значительная часть материала по кумовым ракам не была обработана и публикации по результатам некоторых экспедиций включают лишь описание нескольких видов, что не соответствует

реальному видовому богатству этих акваторий. Обработанные и опубликованные данные по кумовым ракам имеются из Ангольской котловины (экспедиция DIVA I) (Mühlenhardt-Siegel, 2003, 2005a, b, c, d, e), где было выполнено 7 тралений EBS на глубинах 5120–5450 м (Brandt et al., 2005), а также из Южного океана (экспедиции ANDEEP I-III) (Mühlenhardt-Siegel, 2014, 2015), где были выполнены траления на 25 абиссальных станциях (2970–6348 м) (Brökeland et al., 2007). Согласно объединенной схеме зоогеографического районирования абиссали и ультраабиссали Мирового океана (Кафанов, Кудряшов, 2000) три рассматриваемых абиссальных района относятся к разным областям: абиссаль северо-западной Пацифики – Тихоокеанско-Североиндийская глубоководная область, абиссаль Ангольской котловины – Атлантическая глубоководная область, абиссаль Южного океана – Антарктическая глубоководная область – и в совокупности дают достаточно полное представление о абиссальной фауне Мирового океана (табл. 10).

Семейство *Bodotriidae* (33 рода, 390 описанных видов) характеризуется высоким уровнем эндемизма (Day, 1978; Naue, 2007). Большинство видов семейства демонстрируют циркумтропическо-субтропический тип распространения, обитают между 20° с.ш. и 50° ю.ш. и не встречаются выше 70° широт обоих полушарий, что позволило предположить, что *Bodotriidae* произошли в теплых водах (Naue, 2007).

Во время мелового периода Атлантика увеличивалась в размере, и локализованные популяции кумовых раков смогли дифференцироваться. Спустя длительное время эти небольшие ограниченные популяции, вероятно, стали предками эндемичных родов, в настоящее время существующих в Средиземном море, а также в южной Атлантике (аргентинское и африканское побережья), и встречающихся в австралийских водах (Naue, 2007). Глубоководная фауна, вероятно, существовала во время мезозоя в насыщенных кислородом водах больших глубин; постмезозойская колонизация батиали и абиссали из моря Тэтис считается менее вероятной (Horne, 1999; Wilson, 1999). Доминирование таксонов с плезиоморфными признаками в Атлантике

позволило предположить, что маршрут дисперсии мелководных бодотриид шел из моря Тэтис через Атлантический океан в Индийский океан (Нае, 2007).

Таблица 10

Список родов и количество видов кумовых раков в некоторых абиссальных районах Мирового океана (Gamô, 1971, 1984, 1985b, 1987b, 1988a, b, 1989b, 1990; Mühlenhardt-Siegel, 2003, 2005a, b, c, d, e, 2014, 2015; Brandt et al., 2005; собственные данные)

Семейство	Кол-во родов	Кол-во видов	Роды, собранные в изучаемых глубоководных районах	Видов в роде	KuramBio	Северо-западная Пацифика	Южный Океан	Ангольская котловина
					(4830-5780 м)	(3000-6000 м)	(2970-6348 м)	(5120-5450 м)
Leuconidae	18	167	<i>Abyssoleucon</i>	1	1	1		
			<i>Bytholeucon</i>	6	1	2	1	1
			<i>Eudorella</i>	43	>1	>5	1	1
			<i>Leucon</i>	90	7	9	11	6
Diastylidae	26	344	<i>Atlantistylis</i>	4	1	1		
			<i>Diastylis</i>	112	6	11	2	1
			<i>Divacuma</i>	2	1	1	1	1
			<i>Leptostylis</i>	40	2	4		
			<i>Leptostyloides</i>	4	2	2		
			<i>Makrokylindrus</i>	79	7	10		12
			<i>Pseudoleptostyloides</i>	3	2	2	1	
			<i>Austrostylis</i>	1				1
			<i>Holostylis</i>	3			1	
Nannastacidae	28	468	<i>Atlantocuma</i>	9	1	1	1	1
			<i>Campylaspis</i>	180	10	11	5	2
			<i>Campylaspides</i>	6				1
			<i>Cumella</i>	100		1	1	1
			<i>Platycuma</i>	11	4	4		3
			<i>Procampylaspis</i>	46	1	1		2
			<i>Styloptocuma</i>	29	4	4		2
Bodotriidae	33	390	<i>Bathycuma</i>	20	7	7		1
			<i>Cyclaspoides</i>	7	1	1		1
			<i>Gaussicuma</i>	6			1	
Lampropidae	16	118	<i>Bathylamprops</i>	9	1	1		
			<i>Hemilamprops</i>	38	5	6	3	2
			<i>Lamprops</i>	25	1	2	1	
			<i>Mesolamprops</i>	7	1	1		
			<i>Paralamprops</i>	21	1	2		1
<i>Platysympus</i>	14	2	2					
Pseudocumatidae	13	37						
Ceratocumatidae	2	12						
Gynodiastylidae	12	105						

Семейство Bodotriidae в северо-западной Пацифике представлено 10 родами и 45 видами. 27 видов бодотриид были встречены с тихоокеанской стороны южного Хонсю и составили четверть всех видов кумовых этого района. Мелководные роды *Cumopsis*, *Cyclaspis*, *Iphinoe* и *Symphodomma* в северо-западной Пацифике отмечены только вдоль тихоокеанского побережья южной Японии. В Японском море обнаружено 3 рода: *Bodotria*, *Gaussicuma* и *Vaunthompsonia* (Царева и др., 2013). В северо-западной Пацифике более половины видов семейства обнаружено в Тихом океане у южной Японии.

Мировая фауна глубоководного рода *Bathycuma* Hansen, 1895 включает 20 описанных видов, населяющих батиаль и абиссаль северной Атлантики, Тихого и Индийского океанов. Пять из них известно в северо-западной Пацифике: *B. declinatum* Gamô, 1989 (3990–6416 м), *B. granulatum* Gamô, 1989 (2968–6416 м), *B. longicaudatum* Calman, 1912 (1000 м в северо-западной Пацифике), *B. okinawaense* Gamô, 1989 (2060–2065 м), *B. rotunditectorum* Gamô, 1988 (1650 м) (Gamô, 1967c, 1988a, 1989b). В сборах KuramBio обнаружено 5 новых видов и 1 вид в сборах НИС «Витязь». Таким образом, в северо-западной Пацифике зарегистрировано 10 видов: *B. longicaudatum* и *B. rotunditectorum* обитают в батии у южного Хонсю (Gamô, 1967c, 1988a), *B. declinatum* и *B. granulatum* населяют абиссаль между Японским и Курило-Камчатским желобами (Gamô, 1989b), 5 новых для науки видов обнаружены в абиссали, примыкающей к Курило-Камчатскому желобу (сборы KuramBio) и 1 вид – в батии на склоне от Симушира к Курило-Камчатскому желобу (в сборах НИС «Витязь»). Ни одного вида не обнаружено в Японском море, в том числе и в сборах SoJaBio. Очевидно, мелководные проливы Японского моря являются биогеографическим барьером для видов глубоководного рода *Bathycuma*.

Глубоководный род *Cyclaspoides* Bonnier, 1896 с типовым видом *Cyclaspoides sarsi* к настоящему времени включает 6 видов. Представители этого рода обитают в умеренных, субтропических и тропических широтах трех океанов: *C. sarsi*, *C. longimerus* и *C. pellucidus* населяют Атлантический океан (Day, 1978; Mühlenhardt-Siegel, 2005a); *C. flokkeri* и *C. pellucidus* – Индийский

океан (*C. pellucidus* обитает вокруг южной части Африки сразу в обоих океанах) (Mühlenhardt-Siegel, 2000, 2005a). В Тихом океане *C. erugatus* и *C. bacescui* встречаются в юго-западной и юго-восточной частях соответственно (Petrescu, 1995; Corbera, 2008).

Вертикальное распространение рода *Cyclaspoides* охватывает глубины от 0,5 до 5387 м. В основном это батимальные и абиссальные виды: *C. bacescui* и *C. erugatus* населяют нижнюю батиаль (Petrescu, 1995; Corbera, 2008), *C. pellucidus* – верхнюю батиаль (Mühlenhardt-Siegel, 2005a), *C. longimerus* и *C. borisovetsi* – абиссальные виды (Mühlenhardt-Siegel, 2005a; Лаврентьева, 2014; Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015), *C. sarsi* обладает широким вертикальным диапазоном (698–4934 м), но также встречается лишь в батимальных и абиссальных водах (Mühlenhardt-Siegel, 2005a). Интересна находка литорального вида *C. flokkeri*, выпадающего из остальной массы глубоководных видов (Mühlenhardt-Siegel, 2000). Хотя вид был отнесен к роду *Cyclaspoides* основываясь на главном признаке рода – слияние трех грудных сегментов с карапаксом, однако ряд значимых характеристик отличает мелководный вид: наличие глазного поля и наличие редуцированных, непигментированных глаз, плеонит 6 короче, чем стебельки уropод (у остальных видов глаза и глазное поле отсутствуют, плеонит 6 длиннее стебелька уropод). Вероятно, *C. flokkeri* следует выделить в самостоятельный род, близкий к роду *Cyclaspoides*.

В северо-западной Пацифике известно 2 вида рода *Cyclaspoides*: *C. borisovetsi* из абиссали, примыкающей к Курило-Камчатскому желобу (Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015), а также *Cyclaspoides* sp., упомянут в работе Акиямы (Akiyama, 2014) из батии (2032–2055 м) Тихого океана к востоку от северной части Хонсю. Не исключено, что это один вид, однако проверить такое предположение пока не представилась возможность.

В Мировом океане известно 6 преимущественно глубоководных видов рода *Gaussicuma* Zimmer, 1907. Пять видов этого рода зарегистрировано на абиссальных глубинах в южном полушарии: *G. gloriosae* Ledoyer, 1988

встречается в абиссали Индийского океана, *G. scabrum* Jones, 1969 и *G. kermadecense* Jones, 1969 обитают в юго-западной Пацифике, *G. dufresnae* Watling et Gerken, 1999 известен из южной Атлантики и *G. vanhoeffeni* Zimmer, 1907 населяет Южный океан (Jones, 1969; Нае, 2007). Только *G. gurjanovae* Lomakina, 1952, населяющий Охотское и северную часть Японского морей, известен из северного полушария и из сублиторально-верхнебатиальных глубин (32–340 м) (Ломакина, 1952; Царева и др., 2013).

В преимущественно сублиторальном роде *Bodotria* Goodsir, 1843 известно 60 видов. Петреску (Petrescu, 1998) разделил род *Bodotria* на 2 подрода. Подрод *Bodotria* включает 32 вида, населяющих главным образом западную Пацифику на глубинах 0–300 м. В северо-западной Пацифике виды подрода обитают в Японском море (Tzareva, Vassilenko, 1993, 2006; Царева и др., 2013) и у тихоокеанского побережья Японии (Harada, 1967b; Gamô, 1964a, 1965a). 13 видов встречается у тихоокеанского побережья южного Хонсю и 12 из них населяют верхнюю сублитораль и лишь *B. spinifera* Gamô, 1986 обнаружен на глубине 125–136 м (Harada, 1967b; Gamô, 1964a, 1965a, 1986a; Tzareva, Vassilenko, 1993, 2006). Подрод *Atlantobodotria* представлен 23 видами, распространенными в Восточной Атлантике и Средиземном море, а также в Индийском океане и Индо-Вест Пацифике обычно на глубинах до 80 м, хотя отдельные виды встречаются вплоть до глубины 550 м (Нае, 2007). В северо-западной Пацифике виды этого подрода не обнаружены.

Мировая фауна сублиторального рода *Cumopsis* G.O. Sars, 1865 представлена 12 видами, большинство из которых обитает на глубинах 0–50 м (иногда до 100 м) главным образом по восточному побережью Атлантического океана (Нае, 2007) и лишь *Cumopsis sarsi* (Miers, 1879) встречается в субтропической зоне западной Пацифики (в т.ч. у тихоокеанского побережья южной Японии) на больших глубинах (до 200 м) (Gamô, 1967a).

Род *Cyclaspis* Sars, 1865 включает 132 преимущественно мелководных вида – это самый богатый видами род в данном семействе. Диагноз рода не очень четкий, он включает виды, имеющие существенные морфологические

отличия, и нуждается в ревизии. Виды рода *Cyclaspis* встречаются во всех океанах, главным образом на глубинах менее 50 м в умеренных широтах южного полушария, в частности у берегов Австралии и в Индо-Вест Пацифике (Нае, 2007). У тихоокеанского побережья южного Хонсю встречается 3 вида рода *Cyclaspis* на глубинах 0–23 м (Gamô, 1962b, 1964c).

Род *Eocuma* Marcusen, 1894 включает 33 преимущественно сублиторальных вида, населяющих западную часть Индийского океана, Индо-Вест и Вест-Пацифику, юго-западную Атлантику, Средиземное и Красное моря, встречается у побережья юго-западной Австралии. Главным образом населяет глубины до 100 м (Нае, 2007), но *E. aculeatum* Day, 1978 встречается до 550 м (Day, 1978). В северо-западной Пацифике встречаются 3 вида, обитающие на глубине до 90 м (Gamô, 1967c). Все 3 вида известны с побережья южного Хонсю, 1 из них также найден у северного побережья Хонсю (Gamô, 1967c).

К мелководному роду *Iphinoe* Vate, 1856 относят 41 вид, обитающие главным образом на глубине до 100 м в восточной Атлантике и западной Пацифике (Нае, 2007). Только *I. producta* Day, 1978 из Южной Африки обитает на бóльших глубинах (200-800 м) (Нае, 2007). В северо-западной Пацифике обитает 1 вид – *I. sagamiensis* Gamô, 1958 известный с тихоокеанского побережья южной Японии с глубины 20 м (Gamô, 1958).

Сублиторально-верхнебатиальный род *Symphodomma* Stebbing, 1912 включает 9 видов, населяющих западную часть Индийского океана, Индо-Вест Пацифику, западную и южную Пацифику на глубинах 11–1158 м (Нае, 2007). У тихоокеанского побережья южного Хонсю встречаются 2 вида: *S. diomedea* (Calman, 1912) обитает на глубине 20–128 м и *S. hatagutoanum* Gamô, 1969 найдена на 300 м (Gamô, 1969).

Зарегистрировано 16 видов преимущественно сублиторального рода *Vaunthompsonia*, Vate, 1858, обычно населяющего глубины до 300 м в Средиземном и Красном морях, Индо-Вест Пацифике, северной части Тихого океана, Карибском море, Индийском и Южном океанах.

В изученной акватории 2 вида обитают в северной части Японского моря на глубинах до 250 м (Царева и др., 2013) и 2 вида – в Тихом океане у южного Хонсю, в том числе широкораспространенный бореально-тропический эврибатный (0–2000 м) вид *V. cristata* Bate, 1858 (Gamô, 1967c).

Таким образом, в северо-западной Пацифике обитают виды батииально-абиссальных родов *Bathycuma* и *Cyclaspoides*, виды сублиторальных родов *Iphinoe*, *Eocuma*, *Cyclaspis*, *Cumopsis*, *Bodotria* и *Symphodomma*, преимущественно абиссальный род *Gaussicuma* представлен единственным сублиторальным видом, по большей части сублиторальный род *Vaunthompsonia* представлен эврибатным видом. На глубине более 500 м обнаружены представители родов *Bathycuma*, *Cyclaspoides* и *Vaunthompsonia*, а на абиссальных глубинах – первые 2 рода. Семейство Bodotriidae в абиссали Южного океана представлено только 1 видом рода *Gaussicuma* (Mühlenhardt-Siegel, 2014), а в Ангольской котловине – двумя видами из родов *Bathycuma* и *Cyclaspoides* (Mühlenhardt-Siegel, 2005a) (табл. 10). Общих для трех глубоководных районов Мирового океана родов не обнаружено, однако наиболее типичными для абиссальных глубин родами семейства являются *Bathycuma* и *Cyclaspoides* (табл. 10).

В семействе Diastylidae (26 родов, 344 описанных вида) в северо-западной Пацифике до экспедиции KuramBio было известно 11 родов: *Atlantistylis*, *Brachydiastylis*, *Diastylis*, *Diastylopsis*, *Dimorphostylis*, *Leptostylis*, *Leptostyloides*, *Makrokylindrus*, *Paradiastylis*, *Paraleptostylis*, *Vemakylindrus*. Роды *Pseudoleptostyloides* и *Divacuma* впервые обнаружены в Тихом океане в сборах экспедиции KuramBio. Больше трети видов семейства в северо-западной Пацифике встречается в прикурильском районе (см. Приложение).

Глубоководный род *Divacuma* был известен для атлантического сектора Южного океана и для Ангольской котловины по единственному виду *D. tuerkayi* (1178–5415 м) (Mühlenhardt-Siegel, 2003). В пробах экспедиции KuramBio впервые в Тихом океане обнаружен вид этого рода – *Divacuma kurambio* (4859–5397 м) (Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015).

Абиссальный род *Leptostyloides* Jones, 1969 был монотипичным на протяжении долгого времени, и представлен *Leptostyloides calcar* из желоба Кермадек (4410–4540 м) (Jones, 1969). Баческу (Bacescu, 1992) объединил роды *Leptostyloides* и *Leptostylis*, но позже Ледоер (Ledoyer, 1997) описал вид *Leptostyloides longiappendiculata* из тропической части северной Атлантики (1000–2100 м) и вновь выделил *Leptostyloides* в самостоятельный род. Мюленхардт-Зигель (Mühlenhardt-Siegel, 2015) провела ревизию родов семейства Diastylidae с «лептостилоидным» видом: важнейшей характеристикой рода *Leptostyloides* она определила наличие нароста (часто несущего шипы) на спинной стороне плеонита 5, после чего выделила *L. longiappendiculata* в отдельный род *Pseudoleptostyloides*. Род *Leptostyloides* включает 3 описанных вида: *L. calcar* Jones, 1969 (желоб Кермадек, 4410–4540 м), *L. secundus* Mühlenhardt-Siegel, 2014 (Аргентинская котловина, 4602–4608 м) и *L. quadridentata* (Gamô, 1985) (Японский желоб, 5350–5370 м) (Jones, 1969; Gamô, 1985b; Bacescu, 1992; Ledoyer, 1997; Mühlenhardt-Siegel, 2015). В северо-западной Пацифике род представлен видом *Leptostyloides quadridentata* из района Курило-Камчатского и Японского желобов и неописанным видом из сборов KuramBio.

Вид рода *Pseudoleptostyloides* Mühlenhardt-Siegel, 2014 был описан из глубоководной Атлантики (3055–5055 м) (Mühlenhardt-Siegel, 2015). Род характеризуется коротким, почти сферическим карапаксом, длинными уropодами, в которых экзопод длиннее эндопода, коротким тельсоном и с окантовкой из квадратных зубцов по нижнему краю карапакса (Mühlenhardt-Siegel, 2015). Очень важной морфологической особенностью является наличие короткого шипа, расположенного на тельсоне между двумя апикальными шипами. Так как тельсон имеет типичную «диастилидную» форму, и общий вид напоминает род *Leptostylis* Sars, 1869, Мюленхардт-Зигель (Mühlenhardt-Siegel, 2015) приняла решение отнести новый род к семейству Diastylidae, несмотря на нехарактерное для данного семейства наличие трех апикальных шипов (2 типичных длинных и 1 срединный, короткий). В материалах

KuramBio обнаружено 2 вида: *Pseudoleptostyloides marinamalyutinae* Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015 (4830–5408 м) и *Pseudoleptostyloides* ? sp. 2 – это первая находка данного рода в Тихом океане (Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015).

Мировая фауна рода *Makrokyllindrus* Stebbing, 1912 насчитывает 72 вида. За редким исключением весь род глубоководный. В северо-западной Пацифике известно 11 видов: *M. hirsutus* (Lomakina, 1955) (Охотское и Японское моря, 34–1525 м) (Ломакина, 1955), *M. jubatus* Gamô, 1988 (Восточно-Китайское море, 1650 м) (Gamô, 1988a), *M. jedsii* Harada, 1962 (Японский желоб, 2350 м) (Harada, 1962b), *M. abyssi* Lomakina, 1955 (Берингово море, 3940 м) (Ломакина, 1955), *M. vitiasi* Lomakina, 1958 (Курило-Камчатский район, 2840 м) (Ломакина, 1958), *M. omorii* (Gamô, 1968) (Тихий океан у северной Японии, 920-4181 м) (Gamô, 1968b), *M. matsuei* (Gamô, 1968) и *M. nitens* (Gamô, 1968) (Тихий океан у северной Японии, 1000 м) (Gamô, 1968b), *M. utinomii* (Gamô, 1968) (Тихий океан у северной Японии, 1000–4128 м) (Gamô, 1968b), *M. hystrix* Gamô, 1985 (Японский желоб, 6380–6450 м) (Gamô, 1985b), *M. micracanthus* Gamô, 1989 (абиссаль к востоку от Японского желоба, 5349-5368 м) (Gamô, 1989b). Только *M. hirsutus*, известный в северной части Японского и в Охотском морях (Ломакина, 1955), встречается в сублиторали, а остальные виды населяют батиналь и абиссаль. По 5 видов рода известно с тихоокеанской стороны у северной и южной Японии (Harada, 1962b; Gamô, 1968b, 1985b, 1989b), 10 видов (в т.ч. 7 неописанных) – из прикурильского района (Ломакина, 1958; собственные данные).

Известно около 105 видов рода *Diastylis* Say, 1818, распространенных в холодных и умеренных водах как северного, так и южного полушарий. Виды этого эврибатного рода встречаются от литорали до абиссали, однако чаще на глубинах более 1000 м (Day, 1980; Jones, 1969; Alberico, Mühlenhardt-Siegel, 2010). В северо-западной Пацифике, согласно литературным данным, обитает 14 видов, из которых 8 – эврибатные: *D. aspera* Calman, 1912 (Берингово и Охотское моря, у берегов Аляски, 96–2530 м) (Ломакина, 1958), *D. bidentata*

Calman, 1912 (Берингово, Охотское, Японское, Чукотское и Восточно-Сибирское моря, Тихий океан у Северной Америки, 4–2500 м) (Ломакина, 1958), *D. dalli* Calman, 1912 (Берингово, Охотское, Японское моря, 24–2350 м) (Ломакина, 1958), *D. loricata* Lomakina, 1955 (Охотское, Японское, Желтое моря, 120–1011 м) (Ломакина, 1958), *D. moskalevi* Vassilenko et Tzareva, 2004 (Японское море, Тихий океан, 365–2720 м) (Vassilenko, Tzareva, 2004), *D. samurai* Zimmer, 1943 (Японское море, Тихий океан у северной Японии, 320–1511 м) (Gamô, 1968b), *D. paraspinulosa* Zimmer, 1926 (Берингово, Охотское, Японское моря, Тихий океан у берегов Северной Америки, 53–2500 м) (Ломакина, 1958).

В северных районах известно больше видов этого холодноводного рода, чем в южных: северная часть Японского моря – 13 видов (Царева и др., 2013, Akiyama, 2014), южная часть Японского моря – 3 вида (Akiyama, 2014); тихоокеанская сторона северной Японии – 11 видов (Gamô, 1968b; Akiyama, 2009), с тихоокеанской стороны южной Японии виды рода *Diastylis* не известны, что, возможно, связано с недоизученностью этого региона; в прикурильских водах Тихого океана отмечено 23 вида, из которых 10 обнаружены только на абиссальных глубинах (7 из них – неописанные виды из сборов KuramBio и НИС «Витязь») (Ломакина, 1958; собственные данные).

Род *Leptostylis* Sars, 1869 (38 видов) населяет все океаны, встречаясь от литорали до глубины 7440 м. В северо-западной Пацифике известно 2 вида: *L. villosa* Sars, 1869 (широко распространенный бореально-арктический вид, 9–1356 м) и *L. spinescens* Gamô, 1987 (Японский желоб, 7420–7440 м) (Gamô, 1987b; Царева и др., 2013). В океанической абиссали, прилегающей к Курило-Камчатскому желобу, обнаружено 2 вида: *L. neleae* Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015 и *Leptostylis* ? sp. 2, также по 1 неопisanному виду обнаружено на склоне от Хонсю к Японскому желобу (Akiyama, 2009) и на склоне от Симушира к Курило-Камчатскому желобу (сборы НИС «Витязь», собственные данные).

Батиально-абиссальный род *Atlantistylis* Reyss, 1975 отличается коротким тельсоном (длина равна ширине) и самцами без плеоподов (единственный род без плеоподов в этом семействе) (Reyss, 1975) и в настоящее время включает 3 описанных и 1 неописанный вид из сборов экспедиции KuramBio. Если у *A. chauvini* Reyss, 1975 (северная Атлантика, 1295–1796 м) тельсон имеет типичную «диастилидную» форму с парой крупных апикальных щетинок (Reyss, 1975), то *A. borealis* Shalla et Bishop, 2005 (тропическая Атлантика, 587–3730 м), имеет тельсон, сходный с таковым у видов семейства Pseudocumatidae и несет маленькие апикальные щетинки (Shalla, Bishop, 2005). Сами авторы (Shalla, Bishop, 2005) отмечают, что тельсон слишком маленький для этого семейства и этот род, вероятно, следует перенести в семейство Leuconidae. *A. borealis* и неописанный вид из района Курило-Камчатского желоба безусловно принадлежат к одному роду но, по моему мнению, их морфология близка к семейству Pseudocumatidae. Вид *A. japonica* Gamô, 2001 описан с тихоокеанской стороны южного побережья Хонсю (зал. Суруга, 314–320 м) по одному поврежденному экземпляру без плеона (Gamô, 2001), поэтому до нахождения неповрежденного экземпляра невозможно рассуждать о систематическом положении этого вида.

Род *Vemakylindrus* Vacescu, 1961 был изначально описан как подрод рода *Makrokylindrus* Stebbing, 1912, но позже Дэй (Day, 1980) выделила таксон в отдельный род. Род включает 16 видов, главным образом населяющих глубины от 300 до 3700 м, однако известны и мелководные находки с глубины 63 м и 135–143 м. Максимальная глубина, на которой был обнаружен род – 5395 м (Mühlenhardt-Siegel, 2005e). В Атлантическом океане известно 7 видов рода, в Тихом – 9 видов. В Тихом океане у северной Японии обитают 2 вида: *V. chernyshevi* Vassilenko et Tzareva, 2009 (504 м) и *V. oxycanthus* Gamô, 1988 (1270–1280 м) (Gamô, 1988a; Vassilenko, Tzareva, 2009), а у южной Японии 3 вида: *V. gymnocephalus* Gamô, 1998 (304–313 м), *V. multiuncifer* Gamô, 1998 (314–320 м) и *V. grandidentatus* Gamô, 1988 (1270–1280 м) (Gamô, 1998).

Сублиторально-батиальный род *Brachydiastylis* Stebbing, 1912 включает 2 вида: широкораспространенный бореально-арктический *B. resima* (Krøyer, 1846) (6–1733 м) и западнотихоокеанский высокобореальный *B. hexaceros* Lomakina, 1952 (83–2680 м) (Ломакина, 1958). На изученной акватории оба вида обитают только в северных районах: в северной части Японского моря, у северной Японии и в прикурильских водах (Ломакина, 1958; Царева и др., 2013).

Холодноводный сублиторально-батиальный род *Diastylopsis* Smith, 1880 включает 9 видов, обитающих в антарктической, нотальной и бореальной зонах: 3 вида описаны из прибрежных вод Антарктиды, 3 вида – из Новой Зеландии, 2 вида – из северной Пацифики и 1 вид – из северной Атлантики (www.marinespecies.org, 2015). В северо-западной Пацифике известен 1 подвид, *Diastylopsis dawsoni calmani* Derzhavin, 1926, встречающийся на глубинах 3–1960 м в северной части Японского моря, в Тихом океане у северной Японии и в прикурильских водах (Ломакина, 1958; Царева и др., 2013).

Мелководный и теплолюбивый род *Dimorphostylis* включает 30 видов, половина из которых известна с южной стороны тихоокеанского побережья Хонсю (13 сублиторальных, 2 батиальных) (Gamô, 1960a, 1962b; Harada, 1960; Akiyama, 2011). В сублиторали Японского моря обитает 2 вида (Царева и др., 2013), в районе северного Хонсю и у побережья южных Курильских островов встречается 1 вид на глубинах 0–100 м (Ломакина, 1958).

Род *Paradiastylis* Calman, 1904 включает 8 видов, населяющих сублитораль Индо-Вост. Пацифики, за исключением 1 батиального вида *P. bathyalis* Jones, 1969 (Jones, 1969). Корбера и Мартин (Corbera, Martin, 2002) указывают на ряд отличий видов *P. bathyalis* и *P. capillata* Corbera et Martin, 2002, однако не выделили их в отдельный род, из-за недостатка информации для вида *P. bathyalis*. *P. longipes* Calman, 1905 встречается в прибрежных тихоокеанских водах южного Хонсю (0–32 м) (Gamô, 1968b), что является самой северной находкой этого рода.

Род *Paraleptostylis* Vassilenko, 1990 включает 2 вида: сублиторальный *P. arctica* Vassilenko, 1990 из моря Лаптевых и *P. vityazi* Vassilenko et Tzareva, 2004 из Японского моря (201–1130 м) (Василенко, 1990; Царева и др., 2013).

В северо-западной Пацифике обитают виды абиссальных родов *Leptostyloides* и *Pseudoleptostyloides*, батинально-абиссальных родов *Atlantistylis*, *Divacuma*, *Makrokylindrus*, виды сублиторально-батинальных родов *Brachydiastylis*, *Diastylopsis*, *Paradiastylis*, *Paraleptostylis*, *Dimorphostylis*, виды сублиторально-батинально-абиссальных родов *Diastylis*, *Leptostylis* и *Vemakylindrus*. На глубине более 500 м обнаружены представители всех вышеперечисленных родов, кроме *Paradiastylis*. На абиссальных глубинах обитают виды из родов *Atlantistylis*, *Divacuma*, *Makrokylindrus*, *Leptostyloides*, *Pseudoleptostyloides*, *Diastylis* и *Leptostylis*.

Во всех трех рассматриваемых глубоководных районах Мирового океана обнаружены виды родов *Diastylis* и *Divacuma* (Mühlenhardt-Siegel, 2005e, 2015; Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015) (табл. 10). Представители рода *Pseudoleptostyloides* известны также для абиссальных глубин Южного океана (Mühlenhardt-Siegel, 2014, 2015) (табл. 10). Представители рода *Makrokylindrus* обнаружены в Ангольской котловине (Mühlenhardt-Siegel, 2005e) (табл. 10). Род *Makrokylindrus* хоть и не найден в абиссали Южного океана, в Мировом океане представлен несколькими десятками абиссальных видов и является типичным для глубоководных районов. Монотипичный род *Austrostylis* пока найден только в Ангольской котловине (Mühlenhardt-Siegel, 2014). Вид рода *Vemakylindrus* обнаружен в Ангольской котловине на максимальной для рода глубине 5395 м. Род *Holostylis*, эндем Антарктических и субантарктических вод, обнаружен там также на абиссальных глубинах (Mühlenhardt-Siegel, 2014). Виды рода *Leptostyloides* обнаружены в абиссали северо-западной и юго-западной Пацифики, а также – юго-западной Атлантики (Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015); представители рода *Atlantistylis* – в абиссали тропической Атлантики (Shalla, Bishop, 2005); род *Leptostylis* – в абиссали юго-западной Пацифики (Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015) (табл. 10). Таким образом, ни

один род семейства Diastylidae не является эндемичным для северной Пацифики.

Семейство Leuconidae (18 родов, 167 описанных видов) главным образом населяет холодные воды: глубоководные районы и бореально-арктические широты (Jones, 1969; Vacescu, 1988). Новый род *Abyssoleucon* был описан из Курило-Камчатского желоба. В северо-западной Пацифике известно 7 родов: *Abyssoleucon*, *Bytholeucon*, *Eudorella*, *Eudorellopsis*, *Leucon*, *Nippoleucon* и *Pseudoleucon*. В северо-западной Пацифике большая часть видов семейства обнаружена в северной части Японского моря и в Тихом океане у северной Японии (см. Приложение).

Вид нового для науки рода *Abyssoleucon* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 был обнаружен и описан из проб экспедиции KuramBio (Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015). Новый род имеет общие с родом *Bytholeucon* Watling, 1991 морфологические признаки: зубцы на вентральной стороне псевдорострума, зубцы на базальном членике экзоподита максиллипеда 3 и переопода 1; добавочный жгутик антенны 1 почти равен по длине базальному членику основного жгутика. Однако ряд значимых отличительных параметров позволил выделить новый род: отсутствие плеопод у самцов (одна пара у *Bytholeucon*), антеннальный вырез уже у нового рода; у нового рода антеннальный вырез достигает уровня задней половины лобного поля (у *Bytholeucon* максимум достигает глазного поля); у *Abyssoleucon* субростральный зуб относительно маленький, не заходит за уровень глазного поля (у *Bytholeucon* зуб крупный, почти достигает конца псевдорострума); у нового рода больше дорзомедиальных зубцов (21), чем у всех известных видов рода *Bytholeucon* (максимум 14). Некоторые другие роды тоже характеризуются отсутствием плеопод у самцов, но только *Hemileucon* Calman, 1907, как и новый род, имеет длинный ряд дорзомедиальных зубцов. Также оба рода обладают двучленистым эндоподом уропода и добавочным жгутиком, равным по длине базальному членику основного жгутика. В роде *Hemileucon* 3 вида: *H. comes* Calman, 1907 и *H. uniplicatus* Calman, 1907 описаны с мелководья Новой

Зеландии, *H. bidentatus* Liu et Liu, 1990 обнаружен на литорали Желтого моря (Liu, Liu, 1990; Watling, 1991b). Последний, вероятно, не относится к роду *Hemileucon* (Dr. Roccatagliata, персональное сообщение). Виды из Новой Зеландии имеют боковые складки на карапаксе, вид из Желтого моря имеет 2 (самка) или не имеет (самец) дорзомедиальных зубцов на карапаксе (Liu, Liu, 1990; Watling, 1991b). Все 3 вида имеют короткий субростральный зуб, заканчивающийся на уровне глазного поля, что надежно отличает их от *Abyssoleucon*.

Род *Bytholeucon* Watling, 1991 включает 5 описанных глубоководных видов. В материалах KuramBio обнаружен 1, предположительно новый, вид рода. Род был отделен Ватлингом (Watling, 1991b) от *Paraleucon* Calman 1907. В обоих родах самцы имеют только одну пару плеопод (Watling, 1991b). *Bytholeucon* отличается от *Paraleucon* длинной антенной 2 самца и коротким исхиумом переопода 2 (Watling, 1991b). Так как по этим параметрам разделить самок видов *Bytholeucon* и *Leucon* невозможно, Мюленхардт-Зигель предложила внести новую морфологическую характеристику – угол между условными линиями карапакса: линия вдоль верхнего края псевдорострума и линия от субрострального зуба вдоль нижнего края антеннального выреза (Mühlenhardt-Siegel, 2011). Я тоже считаю этот параметр достоверным: угол меньше 40° – род *Leucon*, больше 40° – *Bytholeucon*. Ватлинг перенес из рода *Paraleucon* в род *Bytholeucon* виды *B. hiscens* (Bishop, 1981) (северная Атлантика) и *B. ultraabyssalis* (Gamô, 1987) (Японский желоб, 7530–7560 м) (Gamô, 1987b; Watling, 1991b). Два вида были описаны из юго-восточной Атлантики *B. angolensis* Mühlenhardt-Siegel, 2005 (5387–5390 м), и *B. hartmannorum* Mühlenhardt-Siegel, 2011 (2965–4928) и 1 вид из Южного океана *B. kaingo* Mühlenhardt-Siegel, 2011 (5054–5142) (Mühlenhardt-Siegel, 2005c, 2011). Неописанный вид *Bytholeucon* sp. 1 из KuramBio имеет значительное морфологическое сходство с *B. ultraabyssalis*, однако последний описан по одному сильно поврежденному экземпляру (Gamô, 1987b). Судя по тому, что вид из проб KuramBio имеет вздернутый псевдорострум, а у вида из Японского

желоба он почти прямой, вероятно, это разные виды, но из-за повреждений карапакса, переона, плеона и конечностей *B. ultraabyssalis* более точная дифференцировка обоих видов затруднительна.

Виды рода *Eudorella* Norman, 1867 населяют все глубины от литорали до абиссали. Род включает 43 вида, из которых 17 видов обитают в водах северо-западной Пацифики. Видовая идентификация этого рода очень сложная, и границы между многими видами нечеткие, особенно учитывая, что основным морфологическим параметром для этого традиционно является конфигурация субрострального выреза, который также обладает внутривидовой изменчивостью и зависит от возраста и пола, поэтому в обработанном мной материале этот род я не разделяла на виды. По литературным данным в северной части Японского моря известен 1 сублиторальный и 3 эврибатных вида, в южной его части – 3 эврибатных вида, в Тихом океане у северной Японии известно 11 видов (2 сублиторальных и 9 эврибатных), а вдоль южного Хонсю – 10 видов (3 сублиторальных и 7 эврибатных), из прикурильского района известно 2 описанных эврибатных вида (Gamô, 1967c; Ломакина, 1958; Hong, Park, 1999; Akiyama, Gamô, 2012; Царева и др., 2013).

Род *Leucon* Krøyer, 1846 включает около 90 описанных видов из 6 подродов, встречающихся от литорали до абиссали. В северо-западной Пацифике обнаружены виды подродов *Macrauloleucon*, *Leucon* и *Crymoleucon*; известно 11 описанных видов и 21 предположительно новый вид (Akiyama, 2009, 2014; собственные данные экспедиций SoJaBio, KuramBio, и НИС «Витязь»). Возможно, виды из SoJaBio, отмеченные мной как новые – это виды, обнаруженные Акиямой (Akiyama, 2009, 2014), но так как японский автор лишь упомянул о новых видах без подробного описания, рисунков или фотографий, то до уточнения этого вопроса решено учитывать их как самостоятельные неописанные виды. В северной части Японского моря отмечено 15 видов (11 видов, если предположить, что все виды, упомянутые Акияма, и виды сборов SoJaBio – одинаковые), в южной части Японского моря – 4 вида, в Тихом океане у северной Японии известно 10 видов, на акватории Тихого океана у

южного Хонсю – 1 вид, в прикурильском районе обнаружено 11 видов (Ломакина, 1958; Gamô, 1967с; Akiyama, 2009, 2014; Царева и др., 2013; собственные данные).

Сублиторально-батиальный род *Eudorellopsis* Sars, 1882 встречается только в Тихом океане и представлен 8 видами. В северо-западной Пацифике известно 6 видов на глубинах 1–1737 м (Царева и др., 2013), 1 вид обитает в северо-восточной и 1 вид – в юго-западной Пацифике (www.marinespecies.org, 2015). Из северной части Японского моря известно 6 видов рода, на акватории Тихого океана вдоль северной Японии зарегистрировано 3 вида, в прикурильском районе отмечено 5 видов (Царева и др., 2013).

Ватлинг (Watling, 1991) отделил 2 вида, принадлежащие роду *Hemileucon* Calman, 1907, в отдельный род *Nippoleucon* Watling, 1991. Вид *N. enoshimensis* (Gamô, 1967) известен с тихоокеанского побережья южной Японии (0–1 м), а *N. hinumensis* (Gamô, 1967) – с побережья северной и южной Японии (0–10 м) (Gamô, 1967с). Биологии кумовых раков посвящено очень мало статей, однако жизненный цикл *N. hinumensis* во внутреннем Японском море изучен подробно (Akiyama, Yamamoto, 2004a, b). *N. projectus* Lee et Lee, 2006 был описан позднее из сублиторали Желтого моря (Lee, Lee, 2006).

Род *Pseudoleucon* Zimmer, 1903 встречается только в северо-западной Пацифике. В роде 2 вида: *P. japonicus* Gamô, 1964 (0–1 м), встречающийся в южной части Японского моря, и *P. sorex* Zimmer, 1903, известный с тихоокеанского побережья южной Японии (0–23 м) (Gamô, 1967с).

В северо-западной Пацифике обитают виды абиссальных родов *Abyssoleucon* и *Bytholeucon*, виды сублиторально-батиального рода *Eudorellopsis*, виды сублиторальных родов *Pseudoleucon* и *Hemileucon*, виды эврибатных родов *Leucon* и *Eudorella*, встречающихся от литорали до абиссали. На глубине более 500 м обнаружены представители родов *Eudorellopsis*, *Abyssoleucon*, *Bytholeucon*, *Leucon* и *Eudorella*. В абиссали обнаружены виды четырех последних родов.

Виды родов *Bytholeucon*, *Leucon* и *Eudorella* обнаружены в Ангольской котловине и в абиссали Южного океана (Mühlenhardt-Siegel, 2005c, 2014). Эти три рода типичны для глубоководных районов Мирового океана. Новый род *Abyssoleucon* является эндемом абиссали Курило-Камчатского района. Однако весьма вероятно обнаружение новых видов рода в других абиссальных районах Мирового океана.

Семейство Nannastacidae (28 родов, 468 описанных видов). В северной части Тихого океана впервые зарегистрирован род *Styloptocuma*. В северо-западной Пацифике большинство видов семейства обнаружено на акватории Тихого океана у южной Японии и в прикурильском районе (см. Приложение).

Род *Atlantocuma* Vacescu et Muradian, 1974 включает 8 описанных видов из батииали и абиссали Атлантики, Антарктики, западной части Индийского океана, южной и северо-западной Пацифики (Vacescu, Muradian 1974; Jones, 1984; Vacescu, 1988; Ledoyer, 1988, 1993; Petrescu, 1995; Mühlenhardt-Siegel, 2005a; Akiyama, 2012; Gerken, 2012). *Atlantocuma* имеет спорное положение в современной системе кумовых раков. Авторы, описавшие род, не указали семейство, в которое они предлагают его поместить. Джонс (Jones, 1984) отнес род *Atlantocuma* к семейству Nannastacidae, упомянув «aberrant member of Bodotridae», основываясь на внешнем виде и строении ротовых частей. Баческу (Vacescu, 1988) поместил род в семейство Bodotridae, и эту точку зрения поддержали в своих работах Петреску (Petrescu, 1995) и Мюленхардт-Зигель (Mühlenhardt-Siegel, 2005a), однако Ледоер (Ledoyer, 1988, 1993) продолжал придерживаться предложенной Джонсом принадлежности *Atlantocuma* к Nannastacidae. Хайе (Haye, 2007) в работе, посвященной филогении Bodotridae, предложила вывести род *Atlantocuma* из семейства бодотриид. Геркен (Gerken, 2012) и Акияма (Akiyama, 2012), описывая новые виды рода, относили их к семейству Nannastacidae.

В настоящий момент большинство авторов относят род *Atlantocuma* к семейству Nannastacidae на основании: 1) отсутствия у самцов плеопод, 2) наличия одночленикового эндоподита уропода (Haye, 2007; Akiyama, 2012;

Gerken, 2012). Хотя Хайе (Haye, 2007) считает, что род *Atlantocuma* (и родственный ему род *Picrocuma*) не относится к семейству Bodotriidae, сходство с родом *Spilocuma* (сем. Bodotriidae) и сходство с родами *Hypocuma* и *Arocuma* из семейства Bodotriidae нельзя игнорировать, и вопрос о принадлежности рода *Atlantocuma* остается открытым (Akiyama, 2012).

В водах северо-западной Пацифики известно 3 вида рода *Atlantocuma*. Два вида описано с тихоокеанской стороны южного Хонсю: *A. gamoi* Akiyama, 2012 (781–789 м), *A. ojii* Akiyama, 2012 (781–861 м) (Akiyama, 2012). Последний очень похож на вид рода *Atlantocuma*, обнаруженный в пробах KuramBio. Основное морфологическое отличие этих двух видов – отсутствие щетинок на экзоподе уропода у всех экземпляров нового вида и наличие минимум трех щетинок у *A. ojii*. Отсутствие вооружения на карапаксе и конечностях и сходные пропорции усложняют идентификацию видов рода, однако, принимая во внимание то, что Акияма (Akiyama, 2012) выносит количество щетинок на экзоподе уропода в диагноз вида, я склоняюсь к тому, чтобы считать вид из KuramBio новым для науки.

Семь видов глубоководного рода *Platycuma* Calman, 1905 известно по литературным данным: *P. candidum* Jones, 1984 (северо-восточная Атлантика), *P. hessleri* Jones, 1973 (восточная и западная Атлантика), *P. holti* Calman, 1905 (северная и юго-западная Атлантика), *P. marginale* Zimmer, 1943 (северо-западная Атлантика), *P. sandersi* Jones, 1973 (северная и юго-западная Атлантика), *P. triangularis* Mühlenhardt-Siegel, 2005d (юго-восточная Атлантика), *P. japonicum* Akiyama, 2009 (Тихий океан у северо-восточного Хонсю, 1700–2183 м) (Mühlenhardt-Siegel, 2005b, d; Akiyama, 2009).

В северо-западной Пацифике обитает *P. japonicum* Akiyama, 2009 на акватории Тихого океана у северного Хонсю (Akiyama, 2009). Еще 4 вероятно новых вида обнаружены в прикурильском районе.

Батиально-абиссальный род *Procampylaspis* Bonnier, 1896 широко распространен в Атлантике и Пацифике и включает 45 описанных видов, из которых 3 встречаются в северо-западной Пацифике: *P. unicornis* Gamô, 1977

(Восточно-Китайское море, 1700 м), *P. rigens* Gamô, 1989 (желоб Окинава, 2060–2065 м), *P. tetrastachya* Gamô, 1989 (желоб Окинава, 2060–2065 м) (Gamô, 1977, 1989a). В исследуемых районах северо-западной Пацифики обнаружен 1 вид в прикурильском районе.

Батиально-абиссальный род *Styloptocuma* Vacescu et Muradian, 1974 включает 25 описанных видов из северной и южной Атлантики и южной Пацифики. В водах северной Пацифики 4 вида этого рода обнаружены впервые в материалах экспедиции KuramBio. Джонс (Jones, 1984) предложил считать род *Styloptocuma* синонимом *Cumella*, из-за недостаточного количества признаков для разделения этих родов, и Ледоер (Ledoyer, 1983, 1997) поддержал его точку зрения. Ватлинг (Watling, 1991a) заключил, что *Styloptocuma* является подродом *Cumella*, однако Петреску (Petrescu, 2000) переописал несколько видов, тщательно изучил не только внешний вид *Styloptocuma*, но и особенности строения конечностей, и переписал диагноз, добавив особенности строения максиллипед, антенны 1 и ротовых частей, и сделал вывод, что *Styloptocuma* представляет собой род, находящийся между родами *Cumella* и *Nannastacus*, и разделяет некоторые признаки как одного, так и другого.

В роде *Cumellopsis* Calman, 1905 7 видов, 6 из которых населяют батиальные и абиссальные глубины, и только *C. australiensis* Hale, 1949 с побережья юго-восточной Австралии описан из сублиторали – с глубины 80 м (Jones, 1984; Gamô, 1985a). В северной Пацифике известен один вид – *C. surugaensis* Gamô, 1985 с глубины 700–740 м из залива Суруга (акватория Тихого океана у юго-восточного Хонсю) (Gamô, 1985a).

В роде *Campylaspis* G.O. Sars, 1865, населяющем глубины от сублиторали до абиссали, описано 170 видов, 21 из которых известен в северо-западной части Тихого океана. Еще 4 вероятно новых вида обнаружены в Японском море (Akiyama, 2014; собственные данные) и 11 видов – в сборах KuramBio. В северной части Японского моря отмечено 15 видов, в южной части Японского моря – 5 видов, на акватории Тихого океана у северной Японии – 1 вид, а вдоль

южного Хонсю – известно 10 видов, в прикурильском районе обнаружено 14 видов (Ломакина, 1958; Gamô, 1960b, 1967d; Akiyama, 2014; Царева и др., 2013; Лаврентьева, Царева, 2013; собственные данные).

В роде *Cumella* G.O. Sars, 1865 почти 100 видов, обитающих главным образом в сублиторали и батiali, изредка встречающихся в абиссали, в пределах рода выделяют 3 подрода. Виды из северо-западной Пацифики относятся к подродам *Cumella* и *Cumewingia*. В изученных районах северо-западной части Тихого океана известно 13 видов. В Тихом океане у северной Японии описано 6 видов (по мнению Мюленхардт-Зигель, *Cumella hystrix* Gamô, 1997 относится к роду *Styloptocuma*, однако это замечание не опубликовано, поэтому в данной работе рассматривается принадлежность спорного вида к роду *Cumella*), а с акватории у юго-восточного Хонсю – 1 вид, в северной части Японского моря зарегистрировано 4 вида, в южной части Японского моря – 1 вид, а в прикурильском районе – 2 вида (1 из них, очевидно, новый) (Gamô, 1962b, 1963, 1964b, 1965b, 1967d; Akiyama, 2014; Царева и др., 2013; собственные данные).

Мировая фауна сублиторального рода *Nannastacus* Vate, 1865 представлена 40 видами, из которых 9 обитают в изученных районах северо-западной Пацифики на глубинах 0–30 м (Gamô, 1962b, 1967d). Все 9 видов известны с юго-восточного побережья Хонсю, в южной части Японского моря известно 3 вида, а в северной части Японского моря – *N. pruinosis* Gamô, 1962 (0–1 м) (Gamô, 1962b, 1967d).

Сублиторальный западнотихоокеанский бореальный род *Pavlovskeola* Lomakina, 1955 включает 2 вида: *P. campylaspoides* Lomakina, 1955 обитает в Охотском море (150–185 м), *P. bicostata* Vassilenko et Tzareva, 1990 встречается в верхней сублиторали северной части Японского моря (10–62 м) (Ломакина, 1958; Царева и др., 2013).

Сублиторальный род *Schizotrema* Calman, 1911 включает 16 видов, 10 из которых обитают в Индийском океане, 4 – в тропической Атлантике, 1 вид известен из юго-западной Пацифики, самое северное нахождение этого рода –

S. sakaii Gamô, 1964 – из южной части Японского моря (0–1 м) (Gamô, 1964d; www.marinespecies.org, 2015).

В северо-западной Пацифике обитают представители батимально-абиссальных родов *Atlantocuma*, *Platycuma*, *Procampylaspis*, *Styloptocuma* и *Cumellopsis*, сублиторально-батимально-абиссального рода *Campylaspis*, сублиторально-батимального рода *Cumella*, сублиторальных родов *Nannastacus*, *Pavlovskeola* и *Schizotrema*. На глубине более 500 м обнаружены виды родов *Atlantocuma*, *Platycuma*, *Procampylaspis*, *Styloptocuma*, *Cumellopsis*, *Campylaspis* и *Cumella*. В абиссали северо-западной Пацифики обитают виды следующих родов: *Atlantocuma*, *Platycuma*, *Procampylaspis*, *Styloptocuma*, *Campylaspis* и *Cumella* (табл. 10). Виды родов *Atlantocuma*, *Campylaspis* и *Cumella* обнаружены в Ангольской котловине и в абиссали Южного океана (Mühlenhardt-Siegel, 2005a, b, d, 2014). Представители родов *Platycuma*, *Procampylaspis* и *Styloptocuma* также отмечены в Ангольской котловине (Mühlenhardt-Siegel, 2005b, d) (табл. 10). Эти три рода, хоть и не встечены в абиссали Южного океана, но типичны для глубоководных районов Атлантики и Пацифики. На абиссальных глубинах в Ангольской котловине обнаружен вид рода *Campylaspides* (Mühlenhardt-Siegel, 2005b), встречающегося в батииали и абиссали Атлантического и Индийского океанов (www.marinespecies.org, 2015). Типичными для абиссали Мирового океана являются виды родов *Atlantocuma* и *Campylaspis*, для абиссали Атлантики и Пацифики – *Platycuma*, *Procampylaspis* и *Styloptocuma*.

Мировая фауна семейства Lamproidae включает 16 родов и 118 описанных видов, большинство из которых – глубоководные (Corbera, 2006). В северо-западной Пацифике встречаются виды 6 родов. Роды *Lamprops* Sars, 1863, *Hemilamprops* Sars, 1883 и *Mesolamprops* Given, 1964 очень похожи и отличаются плеоподами самцов: плеоподы отсутствуют у *Lamprops*, 3 пары плеопод у *Hemilamprops* и 2 пары у *Mesolamprops*. Идентифицировать самку без самца представителей вышеперечисленных родов практически невозможно (Haye, Gerken, 2005; Shalla, Bishop, 2007). Половина из 12 обнаруженных в

экспедиции KuramBio видов найдена в одном экземпляре и поэтому их родовая принадлежность под вопросом. В северо-западной Пацифике большая часть видов семейства обитает в прикурильском районе и в северной части Японского моря (см. Приложение).

Род *Bathylamprops* Zimmer, 1908 включает 8 видов, населяющих батимальные и абиссальные глубины: *B. calmani* Zimmer, 1908 (Индийский океан), *B. michelae* Reyss, 1978 (северная Атлантика), *B. motasi* Vacescu et Muradian, 1976 (западная тропическая Атлантика), *B. natalensis* Jones, 1969 (Атлантический и Индийский океаны вокруг южной Африки), *B. scaperatus* Corbera, 2008, *B. pagesi* Corbera, 2008 и *B. scaber* Corbera, 2006 – Индо-Вест Пацифика (Jones, 1969; Corbera, 2006; www.marinespecies.org, 2015). Новый вид рода обнаружен в сборах KuramBio на глубинах 5218–5221 м – это первая находка *Bathylamprops* в северной Пацифике.

Род *Paralamprops* Sars, 1887 включает 20 видов, встречающихся на глубинах от 232 до 5395 м (Mühlenhardt-Siegel, 2005a). Два вероятно новых для науки вида собраны R/V «Tansei-maru» в верхней батии северной части Японского моря и 1 из них также обнаружен в южной части моря, *P. corollifera* Gamô, 1984 известен на акватории Тихого океана у северной Японии (5349–5368 м) (Gamô, 1984) и 1 вид обнаружен в пробах KuramBio.

Род *Hemilamprops* G.O. Sars, 1883 имеет широкий географический и вертикальный диапазон – от Арктики до Антарктики и от сублиторали до 5368 м. Из 29 описанных видов рода, 8 населяют северо-западную Пацифику. Еще 9 вероятно новых видов рода обнаружены в материалах экспедиций SoJaBio и KuramBio, в сборах НИС «Витязь» (собственные данные) и R/V «Soyo-maru» (Akiyama, 2009).

В северной части Японского моря отмечено 2 вида: *H. pectinatus* Lomakina, 1955 (31–1356 м) и *Hemilamprops* из сборов SoJaBio (470–528 м); в южной части Японского моря род *Hemilamprops* не зарегистрирован; в Тихом океане у северной Японии: *H. emiensis* Gamô, 1999 (145–150 м) и неописанный *Hemilamprops* с глубины 3990–4181 м; в Тихом океане вдоль южного Хонсю: *H.*

tanseianus Gamô, 1967 (1000 м), *H. californicus* (Zimmer, 1936) (13–30 м), *H. izuanus* Harada, 1959 (50 м), *H. miyakei* Gamô, 1967 (1000 м), *H. japonicus* (Harada, 1959) (0–10 м), *H. pacificus* (Harada, 1959) (90 м); в прикурильском районе обнаружено 8 видов (*H. pectinatus* и 7 неописанных из сборов KuramBio и НИС «Витязь») (Harada, 1959; Gamô, 1967d, 1999; Akiyama, 2009; Царева и др., 2013; собственные данные).

Род *Mesolamprops* Given, 1964 обитает в северном полушарии от сублиторали до абиссали и включает 6 описанных видов: *M. bispinosus* Given, 1964 (северо-восточная Пацифика, 30–100 м); *M. dillonensis* Gladfelter, 1975 (северо-восточная Пацифика, 13–22 м); *M. abyssalis* Reyss, 1978 (северо-западная Атлантика, 4667–4862 м); *M. denticulatus* Ledoyer, 1983 (Средиземное море, северо-восточная Атлантика, 259–753 м); *M. hartleyi* Shalla et Bishop, 2007 (северо-восточная Атлантика, 155–240 м), *M. bacescui* Gamô, 1999 (у северо-восточного Хонсю, 1642–1659 м), и *M. japonicus* (Zimmer, 1937), обитающий в северной части Японского моря (22 м), который был перемещен из рода *Lamprops* в род *Mesolamprops* после нахождения самцов этого рода (Царева, 1999; Gamô, 1999).

Hemilamprops (?) *abyssi* Gamô, 1989 из Японского желоба был описан по самке (Gamô, 1989b), в пробах KuramBio обнаружен незрелый самец с бугорками плеопод на плеонитах 1–2, поэтому вид *Hemilamprops* (?) *abyssi* Gamô, 1989 следует перевести в род *Mesolamprops*.

Род *Platysympus* Stebbing, 1912 включает 12 описанных видов, встречающихся от сублиторали до абиссали. Четыре вида найдены на тихоокеанском побережье южной Японии на глубинах 0–480 м (Gamô, 1975, 1980, 1987a); еще 2 неописанных вида обнаружены в пробах KuramBio на глубинах 4859–4863 м.

Сублиторально-батиальный род *Lamprops* G.O. Sars, 1863 включает 24 вида, 23 из которых населяют северное полушарие, встречаясь главным образом в высоких широтах. Всего в северо-западной Пацифике зарегистрировано 14 описанных и 4 неописанных вида. В северной части

Японского моря известно 13 видов рода, населяющих глубины 0–528 м, а в южной части моря – 1 вид (203–258 м) (Царева и др., 2013; Akiyama, 2014). В тихоокеанских водах у северной Японии известно 4 вида (3 сублиторальных и 1 батииальный), а у южной Японии – 1 вид (0–1 м) (Gamô, 1967d). В прикурильском районе известно 10 видов рода (8 сублиторальных описанных, 1 батииальный из сборов НИС «Витязь» и 1 абиссальный из KuramBio) (Ломакина, 1958; Petryashov et al., 2013). Вид, обнаруженный в океанической абиссали экспедицией KuramBio, возможно, относится к родам *Hemilamprops* или *Mesolamprops*, что тем более вероятно, принимая во внимание преимущественно мелководный характер фауны этого рода.

В северо-западной части Тихого океана обитают виды батииально-абиссальных родов *Bathylamprops* и *Paralamprops*, сублиторально-батииально-абиссальных родов *Hemilamprops*, *Mesolamprops* и *Platysympus*, сублиторально-батииального рода *Lamprops*. Представители всех этих родов встречаются в абиссали северо-западной Пацифики.

Представители рода *Hemilamprops* обнаружены в Ангольской котловине и в абиссали Южного океана (Mühlenhardt-Siegel, 2005a, 2014) (табл. 10). Вид рода *Lamprops* также обнаружен в абиссали Южного океана (Mühlenhardt-Siegel, 2014). Род *Paralamprops* также известен из Ангольской котловины (Mühlenhardt-Siegel, 2005a) (табл. 10). Виды родов *Bathylamprops*, *Mesolamprops* и *Platysympus* не отмечены в абиссали Южного океана и Ангольской котловине, однако они известны для других глубоководных районов Атлантики и Пацифики (www.marinespecies.org, 2015).

Семейство Pseudocumatidae включает 37 видов из 13 родов, распространённых главным образом в северо-восточной Атлантике, Средиземноморском и Понто-Каспийском регионах, включая Каспийское, Азовское и Черное моря и впадающие в них реки (Bacescu, 1951, 1992; Ekman, 1953; Ломакина, 1958; Gerken, McCarthy, 2008; Jaume, Voxshall, 2008). Псевдокуматиды населяют мелководье, за исключением нескольких видов, встречающихся за пределами самого населенного семейством района –

Средиземноморья и Понто-Каспийского участка. 9 видов, обитающих в Понто-Каспийском регионе, населяют глубины до 30 м, а еще 5 видов встречаются до глубин 50–264 м (Bacescu, 1992). *Monopseudocuma gilsoni* (Bacescu, 1950) из северо-восточной Атлантики обладает широким вертикальным диапазоном и, в дополнение к первоописанию с глубины 20–34 м обнаружена на максимальной для семейства глубине 2200–2765 м (Akiyama, Gerken, 2012).

В Тихом океане встречаются 2 рода: *Petalosarsia* Stebbing, 1863 и *Kerguelenica* Ledoyer, 1977. В северной части Тихого океана обитает 5 видов рода *Petalosarsia* (Akiyama, Gerken, 2012). Виды этого рода предпочитают глубины более 200 м. На изученной акватории встречаются 2 вида: *Petalosarsia brevirostris* Gamô, 1986, обитающий напротив южной Японии (126–135 м) (Gamô, 1986a), и *Petalosarsia declivis* (Sars, 1865) (18–1356 м), обладающий широко распространенным бореально-арктическим ареалом и встреченный в северной и южной частях Японского моря, а также у южного Хонсю и Сикоку (Akiyama, Gerken, 2012). На акватории Тихого океана у северной Японии и в прикурильском районе *P. declivis* не был найден, однако это связано скорее с недоизученностью, так как находки его в северной и западной частях Охотского моря, на западном побережье Камчатки (Ломакина, 1958), а также на юге Японии (Akiyama, 2014) свидетельствуют о том, что, вероятнее всего, он обитает и в исследуемых северных тихоокеанских районах.

Небольшое, мелководное семейство Gynodiastylidae включает 105 видов из 12 родов (Gerken, 2001). На глубине более 2000 м представители этого семейства не обнаружены. Виды Gynodiastylidae распространены главным образом в южном полушарии, также несколько видов известно у тихоокеанского побережья Японии, Тайланда и Персидского залива на глубинах 0–37 м (Gerken, 2001). В северо-западной Пацифике известно 2 рода: *Gynodiastylis* и *Zimmeriana*.

Мировая фауна рода *Gynodiastylis* Calman, 1911 включает 40 видов, встречающихся на глубинах 1–1264 м (Gerken, 2001). В северо-западной Пацифике известно 6 видов, населяющих глубины 0–37 м, глубоководных

видов рода здесь нет (Gamô, 1961; Harada, 1962a). Все виды рода, встречающиеся на изученной акватории, обитают у южной Японии, а два из них обнаружены также у северной Японии (Gamô, 1961; Harada, 1962a).

Род *Zimmeriana* Hale, 1946 представлен 6 мелководными тихоокеанскими видами, обитающими преимущественно в южном полушарии на глубинах 5–220 м (чаще на глубине 10–50 м) (Gerken, 2001). В северо-западной части Тихого океана известен только *Z. azumai* Gamô, 1986, который описан с глубины 30–35 м к северо-западу от Кюсю (Gamô, 1986b).

В изученных районах северо-западной Пацифики обитают виды из 7 семейств и 49 родов кумовых раков: абиссальных – 5 родов, батимальных – 1, батимально-абиссальных – 12, сублиторально-батимальных – 9, сублиторальных – 13, глубины от сублиторали до абиссали населяют 7 родов, от литорали до абиссали – 2 рода. В абиссали отмечена половина родов: абиссальных – 7, батимально-абиссальных – 11, сублиторально-батимальных – 2 (встречающиеся в абиссали виды – исключения для этих родов), 3 рода населяют глубины от сублиторали до абиссали, 2 рода – от литорали до абиссали.

Таким образом, проведенный нами анализ показал, что на открытой океанической абиссальной равнине северо-западной Пацифики обитают виды 18 типично-глубоководных родов и 7 родов, представители которых также распространены в сублиторали. В псевдоабиссали Японского моря встречаются виды двух эврибатных родов. У родственной группы равноногих ракообразных наблюдается сходная картина: псевдоабиссальные глубины Японского моря населены эврибатными видами, встречающимися от верхней батииали (Elsner et al., 2015; Golovan et al., 2015), а в абиссали Курило-Камчатского района обитают представители глубоководных и эврибатных родов (Malyutina, Brandt, 2015). При этом в Курило-Камчатском районе глубоководная фауна как кумовых раков, так и изопод представлена преимущественно эндемичными видами (~90% кумовых раков, ~70% изопод), но широко распространенными родами, обитающими также в абиссали Южного и Атлантического океанов (Malyutina, Brandt, 2007, 2015).

Установлены особенности распределения надвидовых таксонов кумовых раков в северо-западной Пацифике. Сублиторальные роды *Pseudoleucon* и *Nippoleucon* (Leuconidae), *Pavlovskeola* (Nannastacidae) и абиссальный *Abyssoleucon* (Leuconidae) – эндемы северо-западной Пацифики. Шесть родов повсеместно встречаются в северо-западной части Тихого океана (табл. 11): богатые видами, широко распространенные роды *Campylaspis* (Nannastacidae), *Eudorella* и *Leucon* (Leuconidae), включающие преимущественно эврибатные виды; богатый видами, широко распространенный, представленный главным образом мелководными видами род *Cumella* (Nannastacidae); тепловодный род *Dimorphostylis* (Diastylidae), представленный 16 видами в южных районах северо-западной Пацифики и 1 – в северных; холодноводный род *Lampropops* (Lampropidae) (по 1 виду в южных районах северо-западной Пацифики).

Таблица 11

Список родов и количество видов кумовых раков в северо-западной части Тихого океана

Семейство	Род	Район Тихого океана у южной Японии	Район Тихого океана у северной Японии	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Прикурильский район
Leuconidae	<i>Abyssoleucon</i>	—	—	—	—	1
	<i>Bytholeucon</i>	1	—	—	—	1
	<i>Eudorella</i>	10	12	5	3	3
	<i>Eudorellopsis</i>	—	3	6	—	5
	<i>Leucon</i>	1	10	15	4	11
	<i>Nippoleucon</i>	2	1	—	—	—
	<i>Pseudoleucon</i>	1	—	—	1	—
Nannastacidae	<i>Atlantocuma</i>	2	—	—	—	1
	<i>Campylaspis</i>	10	1	15	5	14
	<i>Cumella</i>	6	1	4	1	2
	<i>Cumellopsis</i>	—	—	—	1	—
	<i>Nannastacus</i>	9	—	1	3	—
	<i>Pavlovskeola</i>	—	—	1	—	—
	<i>Platycuma</i>	—	1	—	—	4
	<i>Procampylaspis</i>	—	—	—	—	1
	<i>Schizotrema</i>	—	—	—	1	—
	<i>Styloptocuma</i>	—	—	—	—	4

Семейство	Род	Район Тихого океана у южной Японии	Район Тихого океана у северной Японии	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Прикурильский район
Diastylidae	<i>Atlantistylis</i>	1	—	—	—	1
	<i>Brachydiastylis</i>	—	2	2	—	2
	<i>Diastylis</i>	—	11	13	3	23
	<i>Diastylopsis</i>	—	1	1	—	1
	<i>Divacuma</i>	—	—	—	—	1
	<i>Dimorphostylis</i>	15	1	2	2	1
	<i>Leptostylis</i>	—	3	1	1	4
	<i>Leptostyloides</i>	—	—	—	—	2
	<i>Makrokylindrus</i>	5	5	1	—	10
	<i>Paradiastylis</i>	1	—	—	—	—
	<i>Paraleptostylis</i>	—	—	1	1	—
	<i>Pseudoleptostyloides</i>	—	—	—	—	2
<i>Vemakylindrus</i>	3	2	—	—	—	
Bodotriidae	<i>Bathycuma</i>	2	2	—	—	8
	<i>Bodotria</i>	13	2	2	1	—
	<i>Cumopsis</i>	1	—	—	—	—
	<i>Cyclaspis</i>	3	—	—	—	—
	<i>Cyclaspoides</i>	—	1	—	—	1
	<i>Eocuma</i>	3	1	—	—	—
	<i>Gaussicuma</i>	—	—	1	—	—
	<i>Iphinoe</i>	1	—	—	—	—
	<i>Sympodomma</i>	2	—	—	—	—
	<i>Vaunthompsonia</i>	2	—	2	—	—
Lampropidae	<i>Bathylamprops</i>	—	—	—	—	1
	<i>Hemilamprops</i>	6	2	2	—	8
	<i>Lamprops</i>	1	4	13	1	10
	<i>Mesolamprops</i>	—	2	1	—	1
	<i>Paralamprops</i>	—	1	2	1	1
	<i>Platysympus</i>	4	—	—	—	2
Gynodiastylidae	<i>Gynodiastylis</i>	6	2	—	—	—
	<i>Zimmeriana</i>	1	—	—	—	—
Pseudocumatidae	<i>Petalosarsia</i>	1	—	1	1	—

Род *Paraleptostylis* (Diastylidae) на изученной акватории обнаружен только в Японском море (табл. 11), хотя не является его эндемом, встречаясь также в море Лаптевых. Роды *Gaussicuma* (Bodotriidae) и *Pavlovskeola*

(Nannastacidae) в северо-западной Пацифике встречаются в северной части Японского и Охотском морях. Род *Pseudoleucon* (Leuconidae) обитает только в двух южных районах северо-западной Пацифики (табл. 11). Глубоководный род *Bathycuma* (Bodotriidae) встречается в трех выделенных районах Тихого океана, однако не способен преодолеть мелководные проливы, чтобы населить батиаль и псевдоабиссаль Японского моря (табл. 11). В трех северных районах встречаются виды холодноводных родов *Brachydiastylis* и *Diastylopsis* (Diastylidae), *Mesolamprops* (Lampropidae), *Eudorellopsis* (Leuconidae) (табл. 11).

На акватории Тихого океана у южной Японии известны 6 преимущественно сублиторальных тепловодных родов, не встречающихся в других районах северо-западной Пацифики: *Cumopsis*, *Cyclaspis*, *Iphinoe* и *Symphodoma* (Bodotriidae), *Paradiastylis* (Diastylidae) и *Zimmeriana* (Gynodiastylidae) (табл. 11).

В прикурильском районе обнаружены 7 глубоководных родов, не встречающихся в других районах северо-западной Пацифики: *Abyssoleucon* (Leuconidae), *Bathylamprops* (Lampropidae), *Divacuma*, *Leptostyloides* и *Pseudoleptostyloides* (Diastylidae), *Procampylaspis* и *Styloptocuma* (Nannastacidae) (табл. 11).

В северо-западной Пацифике виды кумовых раков составляют от 3 до 42% от общего числа видов в семействах. Среди 5 крупных эврибатных семейств виды, принадлежащие Bodotriidae и Nannastacidae и обитающие в северо-западной Пацифике, составляют наименьшую долю от мировой фауны этих тепловодных семейств (12% и 16% соответственно), в то время как в холодноводном семействе Lampropidae 42% известных видов встречаются в северо-западной части Тихого океана (табл. 12). Nannastacidae при этом характеризуются максимальной долей глубоководных родов от родов, населяющих северо-западную Пацифику, по сравнению с остальными семействами (табл. 12). В изученных районах северо-западной Пацифики, лежащих в бореальной (преимущественно) и субтропической областях, обитают главным образом глубоководные роды молодого тепловодного

семейства Nannastacidae. Доля абиссальных видов от всех видов семейств в северо-западной Пацифике составляет от 22% (Bodotriidae) до 38% (Diastylidae) (табл. 12).

Согласно молекулярным данным (Haye et al., 2004) самое древнее семейство кумовых – Pseudocumatidae, за ним следует Gynodiastylidae. Это небольшие мелководные семейства, преимущественно населяющие южное полушарие и не встречающиеся в абиссали. За ними семейства располагаются в следующей последовательности (от древнего к молодому): Diastylidae, Lampropidae, Bodotriidae, Leuconidae, Nannastacidae (Haye et al., 2004).

Таблица 12

Количество родов и видов кумовых раков, населяющих северо-западную часть Тихого океана, и их доля от мировой фауны Cumacea

	Количество родов в северо-западной Пацифике (% от мировой фауны)	Количество абиссальных и баттально-абиссальных родов в северо-западной Пацифике (% от всех родов, обитающих в северо-западной Пацифике)	Количество видов в северо-западной Пацифике (% от мировой фауны)	Количество видов, обнаруженных в абиссали северо-западной Пацифики (% от всех видов, обитающих в северо-западной Пацифике)
Nannastacidae	10 (36%)	5 (50%)	75 (16%)	22 (29%)
Leuconidae	7 (39%)	2 (28%)	62 (37%)	18 (29%)
Bodotriidae	10 (30%)	2 (20%)	45 (12%)	10 (22%)
Lampropidae	6 (38%)	2 (33%)	50 (42%)	15 (30%)
Diastylidae	13 (50%)	5 (38%)	85 (25%)	33 (38%)
Gynodiastylidae	2 (17%)	0 (0%)	7 (7%)	0 (0%)
Pseudocumatidae	1 (8%)	0 (0%)	1 (3%)	0 (0%)

Diastylidae, самое древнее из пяти крупных (богатых видами, широко распространенных и эврибатных) семейств, является полифилетическим (Haye et al., 2004) и более древние его роды сублиторальные или сублиторально-баттальные (*Oxyurostylis*, *Diastylopsis*, *Colurostylis*), а более молодой род (*Diastylis*) обитает от сублиторали до абиссали, преимущественно глубже 1000 м. Похоже, что заселение абиссали Мирового океана происходило

за счет эволюционно более молодых семейств. Существуют разные точки зрения на проблему колонизации ракообразными океанических глубин. Кусакин (1988) придерживался мнения, что эволюционно более молодые группы изопод населяют абиссаль и ультраабиссаль Мирового океана, в то время как Бирштейн (1971) считал обитающих на больших глубинах изопод остатками древней фауны. В настоящее время установлено, что в абиссали Мирового океана обитают преимущественно представители древних подотрядов и семейств равноногих ракообразных, однако высокую численность и видовое богатство на больших глубинах образуют более молодые и продвинутые роды разных семейств (Malyutina, Brandt, 2007, 2015).

По количеству видов и родов среди кумовых раков доминируют семейства *Nannastacidae* и *Diastylidae* (и в Мировом океане, и в северо-западной Пацифике как в целом, так и в абиссали). Среди 5 крупных семейств связь между древностью-молодостью семейств и количеством в них видов и родов не выявлена, однако 2 базальных семейства характеризуются малым количеством видов и родов: *Pseudocumatidae* (13 родов, 37 видов) и *Gynodiastylidae* (12 родов, 105 видов). Возможно, среди крупных семейств связь древности-молодости и видового богатства не прослеживается по причине того, что семейства *Diastylidae* и *Vodotriidae* являются полифилетическими.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа значительно расширила наши знания по фауне глубоководных кумовых раков северо-западной части Тихого океана.

По литературным данным до настоящего исследования было известно 15 видов кумовых раков, обитающих в Японском море глубже 500 м. В сборах SoJaBio обнаружено 26 видов кумовых раков из 13 родов и 5 семейств. С учетом этого и данных недавней японской экспедиции (Akiyama, 2014) список видов кумовых раков батиаля и псевдоабиссали Японского моря к настоящему времени включает 45 видов, однако, возможно, некоторые виды, собранные японскими исследователями, окажутся общими с видами из материалов SoJaBio. После экспедиции SoJaBio в глубоководной котловине Японского моря видовой список увеличен на 15 видов, не менее 7 видов обнаружены нами в Японском море впервые. Виды родов *Lamprops* и *Cumella*, как и семейства Pseudocumatidae (род *Petalosarsia*), впервые отмечены для Японского моря глубже 500 м.

В результате биогеографического анализа выявлено, что в фауне кумовых раков, населяющих Японское море во всем диапазоне глубин, преобладают эндемичные бореальные тихоокеанские виды. Этот тип распространения преобладает в каждом семействе, кроме Pseudocumatidae. В северной части моря основу фауны составляют эндемичные бореальные тихоокеанские виды, в то время как в южной части моря преобладают виды, распространенные как в бореальных, так и в субтропических водах. На глубинах более 500 м возрастает доля видов, относящихся к биогеографической группе «эндемы холодных и умеренных вод северного полушария, выходящие за пределы северной части Тихого океана». 16 видов и 1 подвид (20,5%) кумовых раков – эндемы Японского моря, что является сравнительно высокой степенью эндемизма. Эндемичными для Японского моря преимущественно являются виды эволюционно молодых семейств Nannastacidae и Leuconidae.

В котловине Японского моря выделяются две батиметрические зоны: верхняя батиаль (450–1500 м), где встречается 26 видов кумовых, и нижняя батиаль с псевдоабиссалью (2500–3360 м), где обнаружены только *Leucon* aff. *fulvus* и видовой комплекс *Eudorella* spp. (~3 вида). Установлено, что нижнюю батиаль и псевдоабиссаль Японского моря населяют эврибатные батимальные виды из широкораспространенных богатых видами родов холодноводных семейств кумовых раков. Основное влияние на состав глубоководной фауны кумовых раков Японского моря оказывает изолированность глубоководной котловины мелководными проливами. Малое количество видов и их принадлежность к батимальным эндемам, вероятно, свидетельствует о том, что батиаль и псевдоабиссаль Японского моря находятся на начальной стадии заселения и в настоящее время на максимальных глубинах идут процессы видообразования.

В Японском море прослеживается отрицательная корреляция плотности поселений кумовых раков с глубиной и положительная корреляция с концентрацией кислорода, однако первопричина уменьшения количества кумовых с глубиной, скорее всего, кроется в ранних стадиях заселения котловины моря, изолированной мелководными проливами от океанической абиссали.

На основании прогностической оценки видового богатства установлено, что дальнейшее исследование сублиторали и верхней батиаля должно принести сборы новых видов кумовых, в то время как нижняя батиаль и псевдоабиссаль Японского моря изучены достаточно полно.

Впервые проведен анализ состава и распределения фауны кумовых раков абиссали Тихого океана, примыкающей к Курило-Камчатскому желобу. В Курило-Камчатском районе было известно лишь 2 глубоководных вида кумовых. В результате настоящего исследования в районе, изученном в ходе экспедиции KuramBio, обнаружено 72 вида кумовых раков из 24 родов и 5 семейств, из которых 93% составляет новые для науки виды. При этом согласно прогностической оценке видового богатства на данной акватории должно

обитать не менее 85 видов. Впервые в исследованном районе зарегистрированы представители 6 родов кумовых раков: виды родов *Pseudoleptostyloides* и *Platycuma* впервые обнаружены в Тихом океане, виды родов *Cyclaspoides*, *Bathylamprops* и *Styloptocuma* впервые собраны в северной Пацифике, род *Abyssoleucon* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015 описан как новый для науки.

На изученной KuramBio акватории выделяется два абиссальных района, разделенные ультраабиссалью Курило-Камчатского желоба: западный склон желоба и океаническая абиссальная равнина, примыкающая с востока. Ограничивающее действие ультраабиссальных глубин наблюдается на абиссальных представителях отряда Cumacea и других ракообразных надотряда Peracarida (Isopoda, Amphipoda) (Elsner et al., 2015; Jażdżewska, 2015).

Глубоководная фауна кумовых раков океанической абиссали Курило-Камчатского района представлена эндемичными видами (93%), однако из эндемиков родового ранга можно назвать только описанный нами род *Abyssoleucon* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015, а в целом абиссальная фауна Cumacea как Курило-Камчатского района, так и всего Мирового океана представлена широкораспространенными как глубоководными, так и эврибатными родами (при этом глубоководных родов больше), что характерно также и для родственного отряда перакарид – равноногих ракообразных (Malyutina, Brandt, 2007, 2015).

Впервые проанализировано распространение мировой абиссальной фауны отряда Cumacea и отмечено, что для абиссали Мирового океана наиболее типичными являются роды *Bathycuma* и *Cyclaspoides* (Bodotriidae), *Makrokylindrus*, *Diastylis* и *Divacuma* (Diastylidae), *Bytholeucon*, *Leucon* и *Eudorella* (Leuconidae), *Hemilamprops* (Lampropidae), *Campylaspis* и *Atlantocuma* (Nannastacidae). Шесть из них – глубоководные (абиссальные или батиально-абиссальные роды) и 5 – эврибатные (встречаются от литорали или от сублиторали до абиссали). Выяснено, что заселение абиссальных глубин

Мирового океана происходило и происходит главным образом за счет эволюционно молодых семейств кумовых раков.

В выделенных для сравнения районах северо-западной Пацифики (северная часть Японского моря, южная часть Японского моря, район Тихого океана у южной Японии, район Тихого океана у северной Японии и прикурильский район) на глубине менее 500 м большее сходство фаун отмечено у районов, находящихся в одной климатической зоне. Вероятно, распространение кумовых раков в сублиторали определяется температурой, а на глубинах более 500 м определяющим фактором становится изоляция Японского моря от батиали и абиссали Тихого океана, связь с которым осуществляется через мелководные проливы.

В абиссали Курило-Камчатского района отмечено наибольшее влияние на плотность поселений кумовых раков глубины, температуры и концентрации кислорода. В абиссали Атлантического океана основным фактором, лимитирующим распространение животных инфауны, является в первую очередь наличие пищи, а уже затем – содержание кислорода (Galeron, 2001). В эвтрофной зоне океана, прилегающей к Курило-Камчатскому желобу, отмечено более высокое содержание органического углерода и более низкий уровень кислорода, чем в других абиссальных районах Мирового океана (Mantyla, Reid, 1983), в связи с чем, основным фактором, влияющим на численность кумовых раков в абиссали Курило-Камчатского района, является содержание кислорода.

В 2015 г. в ходе международной экспедиции SokhoBio («Sea of Okhotsk Biodiversity Studies») были выполнены комплексные работы на 11 станциях в Курильской котловине Охотского моря на глубинах 1700–3366 м, в проливе Буссоль (2346 м), связывающим море с Тихим океаном, и на склоне Курило-Камчатского желоба (4760 м). Охотское море по гидрологическим характеристикам занимает промежуточное положение между районами, изученными в диссертационной работе. Охотское море связано мелководными проливами с Японским морем и глубоководными проливами с океанической абиссалью, поэтому его фауна также занимает промежуточное положение

между уже изученными районами (Зенкевич, 1963), что подтвердилось после предварительной обработки проб в экспедиции. После окончательной обработки материала из глубоководной части Охотского моря появится возможность сравнить фауну бассейнов Японского и Охотского морей, а также океанической абиссали, обладающих разным геологическим прошлым, установить связи глубоководной фауны Охотского моря с другими дальневосточными районами, выяснить пути расселения глубоководных кумовых раков в северо-западной Пацифике.

ВЫВОДЫ

1. В абиссали района Курило-Камчатского желоба обнаружено 72 вида отряда Cumacea из 24 родов и 5 семейств, из них 67 видов (93%) – новые для науки. Найден новый для науки род *Abyssoleucon* Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015, роды *Pseudoleptostyloides* и *Platycuma* впервые отмечены в Тихом океане, роды *Cyclaspoides*, *Bathylamprops* и *Styloptocuma* впервые собраны в северной Пацифике.

В Японском море глубже 500 м обитает не менее 37 видов из 14 родов и 5 семейств кумовых раков. Впервые в Японском море на глубине более 500 м обнаружены роды *Lamprops*, *Cumella* и *Petalosarsia*.

2. В абиссали Курило-Камчатского района и в батии и псевдоабиссали Японского моря максимальная численность отмечена для семейства Leuconidae, а наибольшее количество видов – для семейств Diastylidae и Nannastacidae.

3. В районе, исследованном KuramBio, по сходству видового состава кумовых раков выделяются 2 района, разделенные ультраабиссалью Курило-Камчатского желоба: абиссаль западного склона желоба и океаническая абиссаль Тихого океана с востока от желоба.

В северной части Японского моря глубже 500 м по сходству видового состава кумовых выделяются: верхняя батиаль и нижняя батиаль с псевдоабиссалью.

4. В фауне кумовых раков северной части Японского моря преобладают эндемичные бореальные тихоокеанские виды, что характерно и для фауны Японского моря в целом, несмотря на то, что в южной части моря наибольшую долю составляют виды, обитающие в бореальных и субтропических водах. На глубинах более 500 м по сравнению с сублиторалью на 8–14% возрастает доля видов, относящихся к биогеографической группе «эндемы холодных и умеренных вод северного полушария, выходящие за пределы северной части Тихого океана».

Эндемы Японского моря (16 видов и 1 подвид; 20,5%) преимущественно являются видами эволюционно молодых семейств кумовых раков Nannastacidae и Leuconidae.

5. В Японском море на глубинах свыше 500 м численность отряда Cumacea составляет 7,7% от общей численности макробентоса и 19% от надотряда Peracarida, а в океанической абиссали, прилегающей к Курило-Камчатскому желобу – 2% от макробентоса и 9% от перакарид.

6. В абиссали Курило-Камчатского района отмечена отрицательная корреляция плотности поселений кумовых раков с глубиной и температурой и положительная – с концентрацией кислорода.

Бедность фауны и низкая плотность поселений кумовых раков глубоководной котловины Японского моря объясняется начальной стадией заселения ими батииали и псевдоабиссали, изолированной от океанических глубин мелководными проливами.

7. Установлено, что для абиссали всего Мирового океана наиболее типичными являются виды 6 глубоководных и 5 эврибатных родов: *Bathycuma* и *Cyclaspoides* (Bodotriidae), *Makrokyllindrus*, *Diastylis* и *Divacuma* (Diastylidae), *Bytholeucon*, *Leucon* и *Eudorella* (Leuconidae), *Hemilamprops* (Lampropidae), *Campylaspis* и *Atlantocuma* (Nannastacidae).

Виды, обитающие в абиссали северо-западной Пацифики, относятся к 18 типично-глубоководным и 7 эврибатным родам. Псевдоабиссаль Японского моря населяют эврибатные батииальные виды широкораспространенных эврибатных родов *Leucon* и *Eudorella*.

8. По материалам глубоководных экспедиций описаны новый род *Abyssoleucon* (Leuconidae) и 8 новых для науки видов кумовых раков: *Pseudoleptostyloides marinamalyutinae*, *Leptostylis neleae*, *Diastylis galtsevorum*, *Divacuma kurambio*, *Bathycuma sonne*, *Cyclaspoides borisovetsi*, *Abyssoleucon tzarevae*, *Campylaspis vassilenkoae* (Лаврентьева, Царева, 2013; Lavrenteva, Mühlenhardt-Siegel, 2015; Mühlenhardt-Siegel, Lavrenteva, 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арсеньев В.С., Леонтьева В.В. Водные массы южной части Курило-Камчатского желоба летом 1966 г. // Труды Института океанологии АН СССР. 1970. Т. 86. С. 10–20.
2. Безруков П.Л. Донные отложения Курило-Камчатской впадины // Труды Института океанологии АН СССР. 1955. Т. 12. С. 97–129.
3. Безруков П.Л., Мурдмаа И.О. Донные осадки северокурильского района // Труды Института океанологии АН СССР. 1959. Т. 36. С. 169–190.
4. Беляев Г.М. Научно-исследовательское судно «Витязь» и его экспедиции (1949–1979 гг.). Москва: Наука, 1983. 392 с.
5. Беляев Г.М. Глубоководные океанические желоба и их фауна. Москва: Наука, 1989. 255 с.
6. Бирштейн Я.А. Глубоководные равноногие ракообразные северо-западной части Тихого океана. Москва: Издательство АН СССР, 1963. 214 с.
7. Бирштейн Я.А. Дополнения к фауне равноногих ракообразных (Crustacea, Isopoda) Курило-Камчатского желоба. Часть I // Труды Института океанологии АН СССР. 1970. Т. 86. С. 292–340.
8. Бирштейн Я.А. Дополнения к фауне равноногих ракообразных (Crustacea, Isopoda) Курило-Камчатского желоба. Часть II. Asellota-2 // Труды Института океанологии АН СССР. 1971. Т. 92. С. 162–238.
9. Бирштейн Я.А., Романова Н.Н. Отряд кумовые раки. Cumacea // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. Москва: Пищевая промышленность, 1968. С. 227–241.
10. Василенко С.В. Фауна кумовых раков (Cumacea) шельфа западного и южного Сахалина // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина. Ленинград: Наука, 1985. С. 259–291.
11. Василенко С.В. Фауна Cumacea моря Лаптевых, Новосибирского мелководья и прилегающей глубоководной части Северного Ледовитого океана // Исследования фауны морей. 1990. Т. 37, № 45. С. 210–234.

12. Василенко С.В. Кумовые раки как индикаторы атлантических вод на континентальном склоне Северного Ледовитого океана // Биология моря. 2002. Т. 28, № 1. С. 13–18.
13. Василенко С.В. Закономерности распределения и биогеографическая структура фауны Cumacea моря Лаптевых, северо-западной части Восточно-Сибирского моря и прилегающей глубоководной части Северного Ледовитого океана в связи с особенностями гидрологического режима // Исследования фауны морей. 2004. Т. 54, № 62. С. 15–57.
14. Василенко С.В., Царева Л.А. Новые виды Cumacea из южной части залива Петра Великого (Японское море) // Систематика и экология беспозвоночных дальневосточных морей и эстуариев. Ленинград: Издательство Зоологического института АН СССР, 1990. С. 54–74.
15. Васильковский Н.П., Деркачев А.Н. Главные элементы рельефа дна и морфоструктурное районирование // Основные черты геологического строения дна Японского моря. Москва: Наука, 1978. С. 6–10.
16. Виноградова Н.Г. Некоторые особенности распространения морской глубоководной фауны // Труды Института океанологии АН СССР. 1955. Т. 13. С. 56–66.
17. Головань О.А. *Mirabilicoxa kussakini* sp. nov., новый вид азеллот глубоководного сем. Desmosomatidae (Crustacea, Isopoda, Asellota) из батиали Японского моря // Биология моря. 2007. Т. 33, № 6. С. 408–416.
18. Головань О.А., Малютина М.В. Биота Российских вод Японского моря. Isopoda. Владивосток: Дальнаука, 2010. 357 с.
19. Гульбин В.В. К вопросу о биогеографическом районировании верхних отделов шельфа Курильских островов // Тезисы доклада Всесоюзного симпозиума «Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана». Ленинград: Наука, 1974. С. 58–59.
20. Гурьянова Е.Ф. К фауне равноногих раков (Isopoda) Тихого океана. II. Новые виды *Gnatiidae* и *Asellota* // Исследования морей СССР. 1933. Т. 19. С. 79–91.

21. Гурьянова Е.Ф. Равноногие дальневосточных морей. Москва, Ленинград: Наука, 1936. 280 с.
22. Гурьянова Е.Ф. Бокоплавцы морей СССР и сопредельных вод: Определители по фауне СССР. Москва, Ленинград: Издательство АН СССР, 1951. 1029 с.
23. Гурьянова Е.Ф. Бокоплавцы северной части Тихого океана (Amphipoda, Gammaridea) Часть 1: Определители по фауне СССР. Москва, Ленинград: Издательство АН СССР, 1962. 440 с.
24. Державин А.Н. Malacostraca пресных вод Камчатки // Русский гидробиологический журнал. 1923. Т. 2, № 8–10. С. 180–194.
25. Державин А.Н. Материалы по понто-азовской карцинофауне // Русский гидробиологический журнал. 1925. Т. 4, № 1–2. С. 10–35.
26. Державин А.Н. Cumacea Камчатской экспедиции // Русский гидробиологический журнал. 1926. Т. 5, № 7–9. С. 174–182.
27. Державин А.Н. Арктические элементы в фауне Peracarida Японского моря // Русский гидробиологический журнал. 1930. Т. 8, № 10–12. С. 326–329.
28. Державин А.Н. Отряд кумовые (Cumacea) // Животный мир Азербайджана. Баку: Издательство Академии наук Азербайджанской ССР, 1951. С. 451–453.
29. Дерюгин К.М. Тихоокеанская экспедиция Государственного гидрологического института // Исследования морей СССР. 1933. Т. 19. С. 5–31.
30. Дерюгин К.М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море) // Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича (1885–1939). Москва, 1939. С. 115–143.
31. Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР. Москва: Издательство МГУ, 1982. 192 с.
32. Догель В.А. Зоология беспозвоночных / под ред. Ю.И. Полянского. Москва: Высшая школа, 1981. Вып. 7. 606 с.
33. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. Москва: Издательство АН СССР, 1963. 740 с.

34. Зенкевич Л.А. Избранные труды. Т. 1. Москва: Наука, 1977. 244 с.
35. Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. 227 с.
36. Кафанов А.И. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография северной Пацифики. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 196 с.
37. Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. Москва: Наука, 2000. 176 с.
38. Кудинова-Пастернак Р.К. Tanaidacea (Crustacea, Malacostraca) Японского Моря // Зоологический журнал. 1984. Т. 63. С. 6–12.
39. Кусакин О.Г. К фауне и флоре осушной зоны острова Кунашир // Труды проблемных и тематических совещаний Зоологического института АН СССР. 1956. Т. 6. С. 98–115.
40. Кусакин О.Г. Дополнения к фауне равноногих ракообразных (Crustacea, Isopoda) Курило-Камчатского желоба. Часть III. Flabellifera и Valvifera // Труды Института океанологии АН СССР. 1971. Т. 92. С. 239–273.
41. Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Т. I. Подотряд Flabellifera // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. 1979. Т. 122. С. 472.
42. Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Т. II. Подотряды Anthuridea, Microcerberidea, Valvifera и Tyloidea. Ленинград: Наука, 1982. 463 с.
43. Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Т. III. Подотряд Asellota. Ч. 1. Семейства Janiridae, Santidae, Dendrotionidae, Munnidae, Paramunnidae, Naplomunnidae, Mesosignidae, Naploniscidae. Ленинград: Наука, 1988. 502 с.
44. Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Т. III. Подотряд

- Asellota. Ч. 2. Семейства Joeropsididae, Nannoniscidae, Desmosomatidae, Macrostylidae. Санкт-Петербург: Наука, 1999. 385 с.
45. Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Т. III. Подотряд Asellota. Ч. 3. Семейство Munnopsidae. Санкт-Петербург: Наука, 2003. 381 с.
46. Лаврентьева А.В. Первая находка кумового рака (Cumacea, Peracarida, Malacostraca) из рода *Cyclaspoides* в северной части Тихого океана // Материалы региональной научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых учёных по естественным наукам. Владивосток: Дальневосточный федеральный университет, 2014. С. 17–20.
47. Лаврентьева А.В., Царева Л.А. Биогеографическая структура фауны кумовых раков (Cumacea) северо-западной части Японского моря // I межрегиональная молодежная школа-конференция «Актуальные проблемы биологических наук». Владивосток: Русский остров, 2013. С. 141–147.
48. Лаврентьева А.В., Царева Л.А. *Campylaspis vassilenkoeae* sp. n. – новый вид кумовых раков (Cumacea: Nannastacidae) из батииали Японского моря // Биология моря. 2013. Т. 39, № 3. С. 186–195.
49. Лаврентьева А.В., Царева Л.А., Кепель А.А. Состав и распределение кумовых раков (Cumacea) Дальневосточного морского биосферного заповедника (по данным дночерпательных сборов 2005-2008 гг.) // X Дальневосточная конференция по заповедному делу. Благовещенск: Издательство БГПУ, 2013. С. 190–192.
50. Ларина Н.И. Расчет площадей Тихого океана, его морей и ряда котловин // Океанология. 1968. Т. 8, № 4. С. 646–658.
51. Леонов А.К. Японское море // Региональная океанография. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1960. С. 291–463.
52. Ломакина Н.Б. Новые виды кумовых раков из дальневосточных морей // Труды Зоологического института АН СССР. 1952. Т. 12. С. 155–170.
53. Ломакина Н.Б. Кумовые раки (Cumacea) дальневосточных морей // Труды Зоологического института АН СССР. 1955. Т. 18. С. 112–165.

54. Ломакина Н.Б. Кумовые раки (Cumacea) морей СССР. Определитель по фауне СССР. Москва, Ленинград: Издательство АН СССР, 1958. Вып. 66. 303 с.
55. Лучин В.А., Манько А.Н. Водные массы // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Санкт-Петербург: Гидрометеоздат, 2003. С. 243–256.
56. Мастицкий С.Э. Методическое пособие по использованию программы STATISTICA при обработке данных биологических исследований. Минск: РУП «Институт рыбного хозяйства», 2009. 76 с.
57. Мокиевская В.В. Химическая характеристика водных масс Японского моря // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. Москва: Издательство АН СССР, 1961.
58. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Романова Н.Н. Новый вид и род кумовых раков (Cumacea) из Каспийского моря // Зоологический журнал. 1973. Т. 3. С. 429–432.
59. Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г. Макрозообентос залива Петра Великого Японское море): состав, распределение, ресурсы // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). 2005. Т. 140. С. 170–195.
60. Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г. Некоторые результаты бонитировки бентоса в российских водах дальневосточных морей: состав и количественное распределение (Берингово море) // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). 2008. Т. 153. С. 264–282.
61. Надточий В.А., Будникова Л.Л., Кобликов В.Н., Безруков Р.Г. Современные данные о составе и количественном распределении макробентоса охотоморского шельфа о. Сахалин // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). 2004. Т. 139. С. 317–339.
62. Панфилова С.Г. Температура вод // Тихий океан. 1961. Т. 2. С. 70–112.
63. Петряшев В.В. Отряд Mysidacea // Биота российских вод Японского моря. Ракообразные (ветвистоусые, тонкопанцирные, мизиды, эвфаузииды) и морские пауки / под ред. О.Г. Кусакина. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 179.

64. Петряшев В.В. Биogeографическое районирование сублиторали и верхней батиали северной части Тихого океана по фауне Mysidacea (Crustacea: Mysidacea) и Anomura (Crustacea: Decapoda: Reptantia: Anomura) // Биология моря. 2005. Т. 31, № 4. С. 233–250.
65. Радзиховская М.А. Водные массы Японского моря // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря / под ред. В.Н. Степанова. Москва: Издательство АН СССР, 1961. С. 108–131.
66. Романкевич Е.А., Безруков П.Л., Баранов В.И., Христианова Л.А. Стратиграфия и абсолютный возраст глубоководных осадков западной части Тихого океана // Океанология. 1966. Т. 14. С. 1–157.
67. Сизова Ю.В. Циркуляция вод Японского моря // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. Москва: Издательство АН СССР, 1961. С. 146–154.
68. Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Владивосток, 1974. 35 с.
69. Скорнякова Н.С. Донные осадки // Основные черты геологии и гидрогеологии Японского моря. Москва: Издательство АН СССР, 1961. С. 23–33.
70. Тихий океан: Осадкообразование в Тихом океане / под ред. П.Л. Безрукова. Москва: Наука, 1970. 419 с.
71. Удинцев Г.Б. Рельеф Курило-Камчатской впадины // Труды Института океанологии АН СССР. 1955. Т. 12. С. 16–61.
72. Фадеев В.И. Исследования бентоса в районе питания охотско-корейской популяции серого кита в 2001 году. Владивосток, 2002. 109 с.
73. Хлебович В.В. Анализ фауны многощетинковых червей (Polychaeta) литорали Курильских островов // Доклады АН СССР. 1958. Т. 120, № 6. С. 1370–1373.
74. Царева Л.А. Систематическое положение кумового рака *Lamprops(?) japonica* // Биология моря. 1999. Т. 25, № 5. С. 400–402.

75. Царева Л.А. Кумовый рак *Lamprops pumilio* – новый вид для Японского моря // Биология моря. 2001. Т. 27, № 4. С. 306–307.
76. Царева Л.А. Отряд Cumacea – кумовые раки // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 243–247.
77. Царева Л.А., Василенко С.В., Чернышев А.В. Биота российских вод Японского моря. Кумовые раки (Cumacea) / под ред. В.В. Петряшёва. Владивосток: Дальнаука, 2013. 274 с.
78. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2001. 580 с.
79. Юрасов Г.И. Характеристики водных масс, фронтов и течений Японского моря по среднемноголетним данным // Океанологические исследования дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана / под ред. В.А. Акуличева. Владивосток: Дальнаука, 2013. С. 130–145.
80. Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 176 с.
81. Яричин В.Г. Состояние изученности циркуляции вод Японского моря // Труды ДВНИГМИ. 1980. Т. 80. С. 46–61.
82. Akiyama T. Biological rhythms synchronized with tidal cycles and seasonal modifications of their patterns // Aquabiology. 1991. Vol. 13, № 4. P. 262–265.
83. Akiyama T. Circatidal swimming activity rhythm in a subtidal cumacean *Dimorphostylis asiatica* (Crustacea) // Marine Biology. 1995. Vol. 123. P. 251–255.
84. Akiyama T. Tidal adaptation of a circadian clock controlling a crustacean swimming behavior // Zoological Science. 1997. Vol. 14, № 6. P. 901–906.
85. Akiyama T. Entrainment of the circatidal swimming activity rhythm in the cumacean *Dimorphostylis asiatica* (Crustacea) to 12.5-hour hydrostatic pressure cycles // Zoological Science. 2004. Vol. 21, № 1. P. 29–38.
86. Akiyama T. Deep-sea cumacean crustaceans (Peracarida) collected from Pacific coast of northern Honshu, Japan // Deep-Sea Fauna and Pollutants off Pacific

Coast of Northern Japan / ed. T. Fujita. National Museum of Nature and Science Monographs, 2009. Vol. 39. P. 483–493.

87. Akiyama T. The Cumacean *Dimorphostylis elegans* Gamô, 1960 (Crustacea), *D. bathyelegans* n. sp. and *D. brevicarpus* n. sp. from Japan // Zootaxa. 2011. № 2994. P. 45–59.

88. Akiyama T. Two new species of *Atlantocuma* (Crustacea: Cumacea), and a new genus and species from Japan, Northwest Pacific, with observations on the degeneration of mouthparts in ovigerous females // Zootaxa. 2012. № 3400. P. 20–42.

89. Akiyama T. Deep-sea cumacean crustacea from the Sea of Japan based on the specimens collected by R/V «Tansei-maru» (Cruise KT-11-9) // Deep-sea Fauna of the Sea of Japan / ed. T. Fujita. National Museum of Nature and Science Monographs, 2014. Vol. 44. P. 157–176.

90. Akiyama T., Gamô S. Cumacean genus *Eudrella* (Crustacea, Cumacea, Leuconidae) from Japanese waters // Zoological Science. 2004. Vol. 21. № 12. P. 1270–1270.

91. Akiyama T., Gamô S. A new species of deep-sea cumacean genus *Eudrella* from Okinawa Trough, Northwest Pacific // Deep-Sea Fauna and Pollutants in Nansei Islands / ed. K. Hasegawa, G. Shinohara, M. Takeda. Tokio: National science museum monographs, 2005. Vol. 29. P. 261–269.

92. Akiyama T., Gamô S. A new species of *Eudrella* (Crustacea, Cumacea) from the Seto Inland Sea, Japan // Bulletin of the National Science Museum Series A (Zoology). 2006. Vol. 32. № 2. P. 39–46.

93. Akiyama T., Gamô S. The cumacean genus *Eudorella* (Crustacea: Peracarida) from Japanese Waters, Northwest Pacific, and *E. suluensis* sp. nov. from the Sulu Sea, Indo-West Pacific // Zootaxa. 2012. № 3319. P. 1–56.

94. Akiyama T., Gerken S. The Cumacean (Crustacea: Peracarida) genus *Petalosarsia* (Pseudocumatidae) from the Pacific Ocean // Zootaxa. 2012. № 3320. P. 1–35.

95. Akiyama T., Yamamoto M. Life history of *Nippoleucon hinumensis* (Crustacea: Cumacea: Leuconidae) in Seto Inland Sea of Japan. II. Non-diapausing subpopulation // Marine Ecology Progress Series. 2004a. Vol. 284. P. 227–235.
96. Akiyama T., Yamamoto M. Life history of *Nippoleucon hinumensis* (Crustacea: Cumacea: Leuconidae) in Seto Inland Sea of Japan. I. Summer diapause and molt cycle // Marine Ecology Progress Series. 2004b. Vol. 284. P. 211–225.
97. Akiyama T., Yoshida M. The nocturnal emergence activity rhythm in the cumacean *Dimorphostylis asiatica* (Crustacea) // The Biological Bulletin. 1990. Vol. 179, № 2. P. 178–182.
98. Alberico N., Mühlenhardt-Siegel U. Two new *Diastylis* (Cumacea: Diastylidae) from Antarctic waters: *Diastylis andeepae* and *D. catalinae* // Zootaxa. 2010. Vol. 2440. P. 33–48.
99. Arntz W., Brey T., Gallardo V. Antarctic zoobenthos // Oceanography and Marine Biology. 1994. Vol. 32. P. 241–304.
100. Bacescu M. Fauna Republicii Populare Române. IV Crustacea. I Cumacea. Bucharest: Academiei Republicii Populare Române, 1951. 96 pp.
101. Bacescu M. Cumacea I (Fam. Archaeocumatidae, Lampropidae, Bodotriidae, Leuconidae). SPB Academic Publishing, 1988. 173 pp.
102. Bacescu M. Cumacea II (Fam. Nannastacidae, Diastylidae, Pseudocumatidae, Gynodiastylidae et Ceratocumatidae) // Crustaceorum Catalogus. 1992. Vol. 8. P. 178–468.
103. Bacescu M., Muradian Z. *Campylaspis*, *Styloptocuma*, *Atlantocuma*, new genera of cumacea from the deep waters of the Atlantic // Revue Roumaine de Biology. 1974. Vol. 19, № 2. P. 71–79.
104. Blazewicz-Paszkowycz M., Ligowski R. Diatoms as food source indicator for some Antarctic Cumacea and Tanaidacea (Crustacea) // Antarctic Science. 2002. Vol. 14. P. 11–15.
105. Brandt A., Barthel D. An improved supra- and epibenthic sledge for catching Peracarida (Crustacea, Malacostraca) // Ophelia. 1995. Vol. 43. № 1. P. 15–23.

106. Brandt A., Błażewicz-Paszkowycz M., Bamber R., Mühlenhardt-Siegel U., Malyutina M.V., Kaiser S., Broyer C.D., Havermans C. Are there widespread peracarid species in the deep sea (Crustacea: Malacostraca)? // *Polish Polar Research*. 2012. Vol. 33. № 2. P. 139–162.
107. Brandt A., Brenke N., Andres H.-G., Brix S., Guerrero-Kommritz J., Mühlenhardt-Siegel U., Wägele J.-W. Diversity of peracarid crustaceans (Malacostraca) from the abyssal plain of the Angola Basin // *Organisms, Diversity and Evolution*. 2005. Vol. 5. P. 105–112.
108. Brandt A., Brökeland W., Choudhury M., Brix S., Kaiser S., Malyutina M.V. Deep-sea isopod biodiversity, abundance and endemism in the Atlantic sector of the Southern Ocean – results from the ANDEEP I - III expeditions // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2007a. Vol. 54. P. 1760–1775.
109. Brandt A., Broyer C. De, Gooday A.J., Hilbig B., Thomson M.R. Introduction to ANDEEP (ANtarctic benthic DEEP-sea biodiversity: colonization history and recent community patterns) – a tribute to Howard L. Sanders // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2004. Vol. 51, № 14. P. 1457–1465.
110. Brandt A., Broyer C. De, Mesel I. De, Ellingsen K.E., Gooday A.J., Hilbig B., Linse K., Thomson M., Tyler P.A. The deep benthos // *Antarctic Ecology: From Genes to Ecosystems* / ed. A. Rogers. London: Royal Society, 2007b. P. 39–66.
111. Brandt A., Elsner N.O., Golovan O.A., Malyutina M.V., Riehl T., Schwabe E., Würzberg L., Brenke N. Epifauna of the Sea of Japan collected via a new epibenthic sledge equipped with camera and environmental sensor systems // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2013. Vol. 86–87. P. 43–55.
112. Brandt A., Elsner N.O., Malyutina M.V., Brenke N., Golovan O.A., Lavrenteva A.V., Riehl T. Abyssal macrofauna of the Kuril-Kamchatka Trench area (Northwest Pacific) collected by means of a camera-epibenthic sledge // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2015. Vol. 111. P. 175–187.
113. Brandt A., Gooday A.J., Brandao S.N., Brix S., Brökeland W., Cedhagen T., Choudhury M., Cornelius N., Danis B., Mesel I. De, Diaz R.J., Gillan D.C., Ebbe B., Howe J., Janussen D., Kaiser S., Linse K., Malyutina M.V., Pawlowski J., Raupach

- M., Vanreusel A. The Southern Ocean deep sea: first insights into biodiversity and biogeography // *Nature*. 2007c. Vol. 447. P. 307–311.
114. Brandt A., Havermans C., Janussen D., Jörger K.M., Meyer-Löbbecke A., Schnurr S., Schüller M., Schwabe E., Brandao S., Würzberg L. Composition and abundance of epibenthic-sledge catches in the South Polar Front of the Atlantic // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2014. Vol. 108. P. 69–75.
115. Brandt A., Linse K., Weber U. Abundance and diversity of peracarid taxa (Crustacea, Malacostraca) along a transect through the Beagle Channel, Patagonia // *Polar Biology*. 1997. Vol. 18. P. 83–90.
116. Brandt A., Malyutina M. V. The German-Russian deep-sea expedition KuramBio (Kurile Kamchatka biodiversity studies) on board of the RV *Sonne* in 2012 following the footsteps of the legendary expeditions with RV *Vityaz* Introduction // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2015. Vol. 111. P. 1–9.
117. Brandt A., Piepenburg D. Peracarid crustacean assemblages of the Kolbeinsey-Ridge, north of Iceland // *Polar Biology*. 1994. Vol. 14. P. 97–105.
118. Brandt A., Schnack K. Macrofaunal abundance at 79 N off East Greenland: opposing data from epibenthic-sledge and box-corer samples // *Polar Biology*. 1999. Vol. 22, № 2. P. 75–81.
119. Brattegard T., Fossa J.H. Replicability of an epibenthic sampler // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1991. Vol. 71. P. 153–166.
120. Bray J.R., Curtis J. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // *Ecological Monographs*. 1957. Vol. 27. P. 325–349.
121. Brenke N. An epibenthic sledge for operations on marine soft bottom and bedrock // *Marine Technology Society Journal*. 2005. Vol. 39. P. 10–19.
122. Brökeland W., Choudhury M., Brandt A. Composition, abundance and distribution of Peracarida from the Southern Ocean deep sea // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2007. Vol. 54, № 16. P. 1752–1759.

123. Calman W.T. On new or rare Crustacea of the order Cumacea from the collection of the Copenhagen Museum. Part I. The families Bodotriidae, Vauntomponiidae, and Leuconiidae // Transactions of the Zoological Society of London. 1907. Vol. 18, № 1. P. 1–58.
124. Calman W.T. On *Heterocuma sarsi* Miers // The Annals and Magazine of Natural History. 1910. Vol. 8, № 6. P. 612–616.
125. Calman W.T. On new or rare Crustacea of the order Cumacea from the collection of the Copenhagen Museum. Part II. The families Nannastacidae and Diastylidae // Transactions of the Zoological Society of London. 1911. Vol. 18, № 1. P. 341–398.
126. Calman W.T. The Crustacea of the order Cumacea in the collection of the United States National Museum // Proceedings of the U.S. National Museum. 1912. Vol. 41. P. 603–676.
127. CeDAMar (Census of Diversity of Abyssal Marine Life) [Electronic resource]. URL: <http://www.cedamar.org/en/> (дата обращения: 30.11.2015).
128. Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability // Biometrics. 1987. P. 783–791.
129. Clarke A., Johnston N.M. Antarctic marine benthic diversity // Oceanography and marine biology. 2003. Vol. 41. P. 47–114.
130. Corbera J. Lampropidae (Crustacea, Peracarida, Cumacea) from deep waters of New Caledonia // Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle. 2006. Vol. 193. P. 143–162.
131. Corbera J. Clase Malacostraca. Orden Cumacea // Revista IDE@-SEA. 2015. P. 1–11.
132. Dahl E. The distribution of deep-sea Crustacea // On the distribution and origin of the deep sea bottom fauna. International Union Biological Sciences, Series B. 1954. Vol. 16. P. 43–48.
133. Danovaro R., Fabiano M., Albertelli G., Croce N. Della. Vertical distribution of meiobenthos in bathyal sediments of the eastern Mediterranean sea: relationship

with labile organic matter and bacterial biomasses // *Marine Ecology*. 1995. Vol. 16. P. 103–116.

134. Day J. Southern African Cumacea. Part 2. Family Bodotriidae, Subfamily Bodotriinae // *Annals of the South African Museum*. 1978. Vol. 75. P. 159–290.

135. Day J. Southern African Cumacea. Part 4. Families Gynodiastylidae and Diastylidae // *Annals of the South African Museum*. 1980. Vol. 82, № 6. P. 187–292.

136. Downey R.V., Janussen D. New insights into the abyssal sponge fauna of the Kurile-Kamchatka plain and trench region (Northwest Pacific) // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2015. Vol. 111. P. 34–43.

137. Ebbe B., Billett D.S.M., Brandt A., Ellingsen K.E., Glover A., Keller S., Malyutina M.V., Martinez Arbizu P., Molodtsova T., Rex M.A., Smith C., Tselepides A. Diversity of Abyssal Marine Life // *Life in the World's Oceans* / ed. A.D. McIntyre. Blackwell Publishing, 2010. P. 139–160.

138. Ekman S. *Zoogeography of the sea*. London: Sidgwick and Jackson, 1953. 417 pp.

139. Elsner N.O., Malyutina M.V., Golovan O.A., Brenke N., Riehl T., Brandt A. Deep down: Isopod biodiversity of the Kuril-Kamchatka abyssal area including a comparison with data of previous expeditions of the RV *Vityaz* // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2015. Vol. 111. P. 210–219.

140. Fage L. Les Cumacés du plancton nocturne des côtes d'Annam // *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*. 1945. Vol. 84, № 3. P. 165–224.

141. Fukuoka K., Murano M. Taxonomy of the genus *Meterythrop* (Crustacea: Mysida: Mysidae), with a redescription of *M. microphthalmus* and description of two new species // *Journal of Natural History*. 2006. Vol. 40, № 27–28. P. 1641–1674.

142. Gage J.D., Tyler P.A. *Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press, 1991. 504 pp.

143. Galeron J., Sibuet M., Vanreusel A., Mackenzie K., Gooday A.J., Dinet A., Wolff G.A. Temporal patterns among meiofauna and macrofauna taxa related to changes in sediment geochemistry at an abyssal NE Atlantic site // *Progress in Oceanography*. 2001. Vol. 50. P. 303–324.

144. Gamô S. On some species of cumacean Crustacea from Sagami Bay // Zoological Magazine. 1958. Vol. 67, № 12. P. 383–389.
145. Gamô S. Five new species of cumacean Crustacea, genus *Dimorphostylis* (Diastylidae) from Sagami Bay // Zoological Magazine. 1960a. Vol. 69, № 3. P. 101–111.
146. Gamô S. On six new species of cumacean Crustacea, genus *Campylaspis* (Nannastacidae) from Japan // Zoological Magazine. 1960b. Vol. 69, № 12. P. 369–387.
147. Gamô S. On three new species of cumacean Crustacea genus *Campylaspis* from Tanabe Bay, Kii Peninsula // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1960c. Vol. 8, № 1. P. 153–161.
148. Gamô S. On two new species of cumacean Crustacea, genus *Gynodiastylis* (Diastylidae) from Sagami Bay // Zoological Magazine. 1961. Vol. 70, № 4. P. 105–109.
149. Gamô S. Two new species of Japanese cumacean Crustacea, *Leucon simanensis* sp. nov. and *L. varians* sp. nov. // Zoological Magazine. 1962a. Vol. 71, № 8. P. 256–261.
150. Gamô S. On the cumacean Crustacea from Tanabe Bay, Kii Peninsula // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1962b. Vol. 10, № 2. P. 153–210.
151. Gamô S. On the cumacean Crustacea obtained from Amami-Oshima Island, southern Japan // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1963. Vol. 10. P. 29–60.
152. Gamô S. On some cumacen Crustacea from Sagami bay, with the description of two new species // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1964a. Vol. 11. P. 17–28.
153. Gamô S. A new cumacean Crustacea, *Cumella alveata* sp. nov., from Sagami Bay // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 1964b. Vol. 23, № 5. P. 23–28.

154. Gamô S. *Cyclaspis purpurascens* sp. nov., a new cumacean Crustacea from Tanabe Bay, Kii Peninsula // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1964c. Vol. 12, № 2. P. 191–200.
155. Gamô S. On three new species of Cumacea from the southern Sea of Japan // Crustaceana. 1964d. Vol. 7. № 4. P. 241–253.
156. Gamô S. Cumacean Crustacea from Akkeshi Bay, Hokkaido // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1965a. Vol. 13, № 3. P. 187–219.
157. Gamô S. On three new species of Cumacea, Crustacea, from Akkeshi Bay // Publications from the Akkeshi Marine Biological Station. 1965b. Vol. 14. P. 1–21.
158. Gamô S. Notes on some species of Cumacea (Malacostraca, Crustacea) collected by RV Tansei Maru from Sagami Bay // Information Bulletin on Planktology in Japan. 1967a. P. 17–24.
159. Gamô S. Notes on the Cumacea from the southern part of the Sea of Japan // Researches on Crustacea. Carcinological society Japan, Tokyo. 1967b. Vol. 3. P. 26–31.
160. Gamô S. Studies on the Cumacea (Crustacea, Malacostraca) of Japan. Part I // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1967c. Vol. 15, № 2. P. 133–163.
161. Gamô S. Studies on the Cumacea (Crustacea, Malacostraca) of Japan. Part II // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1967d. Vol. 15, № 4. P. 245–274.
162. Gamô S. Notes on the cumacean Crustacea from Suruga Bay // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1968a. Vol. 14. P. 1–6.
163. Gamô S. Studies on the Cumacea (Crustacea, Malacostraca) of Japan. Part III // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1968b. Vol. 16, № 3. P. 147–192.
164. Gamô S. *Sympodomma hatagumoana* sp. nov., a new Cumacea from Sagami Bay // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 1969. Vol. 17, № 3. P. 175–182.

165. Gamô S. Rapport préliminaire sur quatre espèces de Cumacés des eaux profondes du Japon // Zoological Magazine (Dobutsugaku Zasshi). 1971. Vol. 80. P. 251–255.
166. Gamô S. A new cumacean Crustacea *Hemilamprops bigibba* sp. nov. from Sagami Bay // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1974. № 22. P. 1–6.
167. Gamô S. *Platysympus japonicus* sp. nov., a new cumacean Crustacea from Sagami Bay // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1975. Vol. 22, № 5. P. 229–235.
168. Gamô S. *Eocuma spinifera* sp. nov., a new cumacean Crustacea from Japan // Bulletin of the National Science Museum. Series A, Zoology. 1976. Vol. 2, № 2. P. 93–102.
169. Gamô S. *Procampylaspis unicornis* sp. nov., a new cumacean Crustacea from the East China Sea // Publications of the Seto Marine Biology Laboratory. 1977. Vol. 24. P. 133–139.
170. Gamô S. *Platysympus muranoi* sp. nov. (Cumacea, Crustacea) from Japan // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1980. Vol. 27. P. 1–6.
171. Gamô S. A new abyssal cumacean, *Paralamprops corollifera* sp. nov. (Crustacea) from east of the Japan Trench // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 1984. Vol. 39, № 4. P. 21–25.
172. Gamô S. *Cumellopsis surugaensis* sp. nov. (Crustacea, Cumacea) from Japan // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 1985a. Vol. 40, № 7. P. 51–55.
173. Gamô S. *Makrokylindrus (Makrokylindrus) hystrix* sp. nov. and *Leptostylis quadridentata* sp. nov., two new abyssal cumaceans from the Japan Trench (Crustacea) // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1985b. Vol. 32. P. 1–10.
174. Gamô S. *Bodotria spinifera* and *Petalosarsia brevirostris*, two new cumacean crustaceans from Japan // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1986a. Vol. 33. P. 1–11.

175. Gamô S. A new cumacean, *Zimmeriana azumai* sp. nov. (Crustacea) from Japan // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 1986b. Vol. 41, № 5. P. 37–43.
176. Gamô S. Two new cumacean crustaceans, *Platysympus ovalis* sp. nov. and *P. quadrangulatus* sp. nov. from Suruga Bay // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1987a. Vol. 34. P. 1–14.
177. Gamô S. Two new cumacean crustaceans, *Paraleucon? ultraabyssalis* sp. nov. and *Leptostylis? spinescens* sp. nov. from the Japan Trench // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 1987b. Vol. 42. P. 43–48.
178. Gamô S. Four new deep-sea cumacean crustaceans from Japanese waters // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1988a. Vol. 35. P. 1–21.
179. Gamô S. A new abyssal cumacean crustacean, *Leucon stenorhynchus* sp. nov. (Leuconidae) from the Japan Trench // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 1988b. Vol. 43, № 4. P. 25–28.
180. Gamô S. Some bathyal cumacean and isopod crustaceans from the Okinawa Trough, the East China Sea, with descriptions of a new genus and five new species // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 1989a. Vol. 44. P. 85–104.
181. Gamô S. Four new species of deep-sea Cumacea (Crustacea) from the Japan Trench // Science Reports of the Yokohama National University, Section II Biology and Geology. 1989b. Vol. 36. P. 11–33.
182. Gamô S. Some deep-sea cumacean crustaceans from the Japan Trench // Aquabiology. 1990. Vol. 12, № 1. P. 8–16.
183. Gamô S. Some deep-sea cumacean crustaceans from the Okinawa Trough, the East China Sea // Aquabiology. 1992. Vol. 14, № 5. P. 328–333.
184. Gamô S. A new cumacean crustacean, *Cumella hystrix* (Nannastacidae) from the bathyal depth in Suruga Bay // Bulletin of the National Science Museum Series A (Zoology). 1997. Vol. 23, № 4. P. 177–184.

185. Gamô S. Two new cumacean crustaceans, *Vemakylindrus multiuncifer* and *V. gymnocephalus* (Diastylidae) from the bathyal depth in Suruga Bay // Bulletin of the National Science Museum Series A (Zoology). 1998. Vol. 24, № 4. P. 213–223.
186. Gamô S. *Hemilamprops emiensis* and *Mesolamprops bacescui*, two new lampropid cumacean crustaceans from Japanese waters // Bulletin of the National Science Museum Series A (Zoology). 1999. Vol. 25, № 4. P. 243–257.
187. Gamô S. *Atlantistylis japonica*, a new diastylid cumacean crustacean from Japan // Bulletin of the National Science Museum Series A (Zoology). 2001. Vol. 27, № 3. P. 211–215.
188. Gerken S. The Gynodiastylidae (Crustacea: Cumacea) // Memoirs of Museum Victoria. 2001. Vol. 59. P. 1–276.
189. Gerken S. New Zealand Ceratocumatidae and Nannastacidae (Crustacea: Cumacea) // Zootaxa. 2012. Vol. 3524. P. 1–124.
190. Gerken S., McCarthy A. *Kerguelenica petrescui* (Crustacea: Cumacea), a new species from Australian waters // Journal of Crustacean Biology. 2008. Vol. 28. P. 564–571.
191. Golovan O.A. Desmosomatidae (Isopoda: Asellota) from the abyssal plain to the east of the Kuril-Kamchatka Trench: New data on diversity with the description of two new species // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2015. Vol. 111. P. 256–278.
192. Golovan O.A., Błażewicz-Paszkowycz M., Brandt A., Budnikova L.L., Elsner N.O., Ivin V.V., Lavrenteva A.V., Malyutina M.V., Petryashov V.V., Tzareva L.A. Diversity and distribution of peracarid crustaceans (Malacostraca) from the continental slope and the deep-sea basin of the Sea of Japan // Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2013. Vol. 86-87. P. 66–78.
193. Gray J.S. The ecology of marine sediments: an introduction to the structure and function of benthic communities // CUP Archive. 1981. Vol. 2.
194. Gutu M., Iliffe T.M. Description of a new hirsutiid (n.g., n. sp.) and reassignment of this family from order Mictacea to the new order, Bochusacea

- (Crustacea, Peracarida) // Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». 1998. Vol. 40. P. 93–120.
195. Harada I. Cumacean fauna of Japan. I. Family Lampropidae // Japanese Journal of Zoology. 1959. Vol. 12. № 3. P. 229–246.
196. Harada I. Cumacean fauna of Japan II. Family Diastylidae (Part 1) genus *Dimorphostylis* // Science Reports of the Tokyo Kyoiku Daigaku. Section B. 1960. Vol. 141. № 9. P. 199–225.
197. Harada I. Cumacean fauna of Japan II. Family Diastylidae (Part 2) genus *Gynodiastylis* // Japanese Journal of Zoology. 1962a. Vol. 13, № 2. P. 293–306.
198. Harada I. Cumacean Crustacea in the collection of the Japanese expedition of deep sea // Annotationes Zoologicae Japonenses. 1962b. Vol. 35, № 3. P. 170–175.
199. Harada I. Cumacean fauna of Japan III Family Bodotriidae (Part 1). Genus *Heterocuma* Miers and *Sympodomma* Stebbing // Japanese Journal of Zoology. 1964. Vol. 14, № 2. P. 97–107.
200. Harada I. Postlarval development and growth-stages in cumacean Crustacea // Japanese Journal of Zoology. 1967a. Vol. 15, № 3. P. 343–347.
201. Harada I. Cumacean fauna of Japan III. Family Bodotriidae. (Part 2). Genus *Bodotria* Goodsir, 1843 // Japanese Journal of Zoology. 1967b. Vol. 15. P. 221–248.
202. Haye P.A. Systematics of the genera of Bodotriidae (Crustacea: Cumacea) // Zoological Journal of the Linnean Society. 2007. Vol. 151. P. 1–58.
203. Haye P.A., Gerken S. A new species of Cumacea (Crustacea: Peracarida) from Chile, *Lamprops kensleyi* // Proceedings of the Biological Society of Washington. 2005. Vol. 118, № 1. P. 30–37.
204. Haye P.A., Kornfield I., Watling L. Molecular insights into Cumacean family relationships (Crustacea, Cumacea) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 30. P. 798–809.
205. Hessler R.R. The structure of deep benthic communities from central oceanic waters // The Biology of the Oceanic Pacific. Proceedings of the 33rd Annual Biology Colloquium / ed. C.B. Miller. Corvallis: Oregon State University Press, 1974. P. 79–93.

206. Hessler R.R., Strömberg J.-O. Behaviour of janiroidean isopods (Asellota), with special reference to deep-sea genera // *Sarsia*. 1989. Vol. 74. P. 145–159.
207. Hessler R.R., Thistle D. On the place of origin of deep-sea isopods // *Marine Biology*. 1975. Vol. 32. P. 155–165.
208. Hessler R.R., Wilson G.D.F. The origin and biogeography of malacostracan crustaceans in the deep sea // *Evolution, Time and Space: The emergence of the biosphere* / ed. R.W. Sims, J.H. Price, P.E.S. Whalley. London, New York: Academic Press. 1983. P. 227–254.
209. Holladay B.A., Norcross B.L. August diet of age-0 Pacific halibut in nearshore waters of Kodiak Island, Alaska // *Environmental biology of fishes*. 1995. Vol. 44, № 4. P. 403–416.
210. Holthuis L.B. The earliest published record of a cumacean // *Crustaceana*. 1964. Vol. 7. № 4. P. 317–318.
211. Hong J.S., Park M.R. The genus *Eudorella* (Crustacea: Cumacea) from the Yellow Sea, with description of a new species // *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 1999. Vol. 79. P. 445–457.
212. Hong J.S., Park M.R., Choi K. Four species of the family Diastylidae (Crustacea: Cumacea) from the Yellow Sea // *Journal of the Korean Society of Oceanography*. 1998. Vol. 33, № 3. P. 100–112.
213. Horne D.J. Ocean circulation modes of the Phanerozoic: implications for the antiquity of deep-sea benthonic invertebrates // *Crustaceana*. 1999. Vol. 72. P. 999–1018.
214. Jaume D., Boxshall G.A. Global diversity of cumaceans & tanaidaceans (Crustacea: Cumacea & Tanaidacea) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 595. P. 225–230.
215. Jazdzewska A. Kuril-Kamchatka deep sea revisited – insights into the amphipod abyssal fauna // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2015. Vol. 111. P. 294–300.
216. Jones N.S. The systematics and distribution of Cumacea from depths exceeding 200 meters // *Galathea Report*. 1969. Vol. 10. P. 99–180.

217. Jones N.S. The Family Nannastacidae (Crustacea, Cumacea) from the deep-Atlantic // *Bulletin of British Museum (Natural History) Zoology*. 1984. Vol. 46. P. 207–289.
218. Jorissen F.J., Stigter H.C. De, Widmark J.G. V. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats // *Marine Micropaleontology*. 1995. Vol. 26. P. 3–15.
219. Kaiser S., Barnes D.K.A., Brandt A. Slope and deep-sea abundance across scales: Southern Ocean isopods show how complex the deep sea can be // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2007. Vol. 54. P. 1776–1789.
220. Kaiser S., Barnes D.K.A., Linse K., Brandt A. Epibenthic macrofauna associated with the shelf and slope of a young and isolated Southern Ocean island // *Antarctic Science*. 2008. Vol. 20, № 3. P. 281–290.
221. Kaiser S., Barnes D.K.A., Sands C.J., Brandt A. Biodiversity of the Amundsen Sea (Southern Ocean): spatial patterns of richness and abundance in shelf isopods // *Marine Biodiversity*. 2009. Vol. 39. P. 27–43.
222. Kamenev G.M. Composition and distribution of bivalves of the abyssal plain adjacent to the Kuril-Kamchatka Trench (Pacific Ocean) // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2015. Vol. 111. P. 188–197.
223. Kang B.J., Lee K.S. Three species of the genus *Dimorphostylis* (Crustacea Cumacea, Diastylidae) new to Korea // *Korean Journal of Systematic Zoology*. 1995a. Vol. 11, № 2. P. 167–182.
224. Kang B.J., Lee K.S. Two species of the family Bodotriidae (Crustacea, Malacostraca, Cumacea) from Korea // *Korean Journal of Zoology*. 1995b. Vol. 38. P. 531–541.
225. Kang B.J., Lee K.S. A new species of the genus *Diastylis* (Cumacea, Diastylidae) from Korea // *Korean Journal of Systematic Zoology*. 1996. Vol. 12, № 3. P. 211–220.
226. Kensley B., Schotte M., Schilling S. World list of marine, freshwater and terrestrial isopod crustaceans [Electronic resource]. URL: <http://www.nmnh.si.edu/iz/isopod>. (дата обращения: 15.11.2015).

227. Krøyer H.N. Carcinologiske bidrag // Naturhistor Tidsskrift. 1846. Vol. 2. P. 123–211.
228. Lavrenteva A.V. First data on the Cumacea fauna based on materials collected during the Russian-German KuramBio expedition // Proceedings of the Russian-German Workshop «Future Vision II» – Deep-Sea Investigations in the Northwestern Pacific. Vladivostok: Dalnauka, 2013. P. 64–69.
229. Lavrenteva A.V., Mühlenhardt-Siegel U. Three new species and one new genus of abyssal Cumacea (Crustacea, Malacostraca, Peracarida) from the Kuril–Kamchatka Trench area // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2015. Vol. 111. P. 301–324.
230. Lavrenteva A.V., Tzareva L.A. A preliminary analysis of the Cumacea fauna (Crustacea, Peracarida) from deep water basin of the Sea of Japan based on the material of the Russian-German SoJaBio 2010 Expedition // Proceedings of the Russia-China Bilateral Symposium on Marine Ecosystems under the Global Change in the Northwestern Pacific. Vladivostok: Dalnauka, 2012. P. 99–102.
231. Ledoyer M. Contribution to the ecology of the deep vagile fauna of the northwestern Mediterranean Sea. 2. Cumacea (Crustacea) // TETHYS. 1983. Vol. 11, № 1. P. 67–81.
232. Ledoyer M. Cumacés (Crustacea) profonds de la région de l'île de Mayotte, canal de Mozambique, Océan Indien (Campagne Benthedi, 1977) // Mésogée. 1988. Vol. 48. P. 131–172.
233. Ledoyer M. Cumacea (Crustacea) de la compagne EPOS 3 du RV Polarstern en mer de Weddell, Antarctique // Journal of Natural History. 1993. Vol. 27, № 5. P. 1041–1096.
234. Ledoyer M. Les Cumacés (Crustacea) des campagnes Eumeli 2, 3 et 4 au large du Cap Blanc (est Atlantique tropical) // Journal of Natural History. 1997. Vol. 31. P. 841–886.
235. Lee C.M., Hong S.S., Lee K.S. A new record of *Gynodiastylis platycarpus* (Cumacea: Gynodiastylidae) from Korea // The Korean Journal of Systematic Zoology. 2011. Vol. 27, № 1. P. 109–113.

236. Lee C.M., Kim Y.H., Lee K.S. Three new records of gynodiastylid cumaceans (Cumacea, Gynodiastylidae) from Korea // The Korean Journal of Systematic Zoology. 2002. Vol. 18, № 1. P. 99–120.
237. Lee C.M., Kim Y.H., Lee K.S. Two new records of *Dimorphostylis* (Crustacea, Cumacea, Diastylidae) from Korea // Korean Journal of Biological Sciences. 2003. Vol. 7, № 2. P. 93–103.
238. Lee C.M., Kim Y.H., Lee K.S. Redescription of *Bodotria ovalis* (Cumacea: Bodotriidae) from Korea // The Korean Journal of Systematic Zoology. 2008. Vol. 24, № 1. P. 1–7.
239. Lee C.M., Lee K.S. Two species of the genus *Bodotria* (Cumacea, Bodotriidae) from Korea // The Korean Journal of Systematic Zoology. 1997. Vol. 13, № 3. P. 259–267.
240. Lee C.M., Lee K.S. Three species of cumaceans (Crustacea, Cumacea) from Korean waters // The Korean Journal of Systematic Zoology. 1998. Vol. 14, № 2. P. 71–89.
241. Lee C.M., Lee K.S. Cumacean fauna of southern coast and Chejudo Island in Korea // The Korean Journal of Systematic Zoology. 1999. Vol. 15, № 1. P. 83–105.
242. Lee C.M., Lee K.S. Two species of the genus *Cumella* (Cumacea, Nannastacidae) from Korea // The Korean Journal of Systematic Zoology. 2001. Vol. 17, № 1. P. 121–139.
243. Lee C.M., Lee K.S. A new species of the genus *Dimorphostylis* (Cumacea, Diastylidae) from Korea // Korean Journal of Biological Sciences. 2002. Vol. 6, № 1. P. 23–33.
244. Lee C.M., Lee K.S. A new record of genus *Nippoleucon* (Cumacea: Leuconidae) from Korea // The Korean Journal of Systematic Zoology. 2003. Vol. 19, № 2. P. 257–265.
245. Lee C.M., Lee K.S. *Nippoleucon projectus*, a new species of leuconid cumaceans (Cumacea, Leuconidae) from Korea // Integrative Biosciences. 2006. Vol. 10, № 2. P. 93–101.

246. Lee C.M., Lee K.S. Taxonomic notes on two species of the genus *Dimorphostylis* (Crustacea, Cumacea, Diastylidae) from Korea // Integrative Biosciences. 2007. Vol. 11, № 2. P. 235–246.
247. Lee C.M., Lee K.S. A new species and a new record of the Diastylidae (Crustacea: Cumacea) from Korea // Animal Systematics, Evolution and Diversity. 2012. Vol. 28, № 2. P. 71–83.
248. Lörz A.-N., Brandt A. Composition of suprabenthic Peracarida (Crustacea, Malacostraca) during the Antarctic autumn // Antarctic Science. 2003. Vol. 15. P. 433–438.
249. Malyutina M.V., Brandt A. Diversity and zoogeography of Antarctic deep-sea Munnopsidae (Crustacea, Isopoda, Asellota) // Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2007. Vol. 54. P. 1790–1805.
250. Malyutina M.V., Brandt A. Introduction to SoJaBio (Sea of Japan Biodiversity Studies) // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2013. Vol. 86–87. P. 1–9.
251. Malyutina M.V., Brandt A. Composition and distribution of Munnopsidae (Crustacea, Isopoda, Asellota), collected during the KuramBio expedition 2012 from the Kuril-Kamchatka Trench area // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2015. Vol. 111. P. 245–255.
252. Malyutina M.V., Golovan O.A., Elsner N.O. Description of *Baeonectes brandtae* sp. nov. and redescription of *Eurycope spinifrons* Gurjanova, 1933 (Crustacea, Isopoda, Munnopsidae) from the deep-sea basin of the Sea of Japan // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2013. Vol. 86–87. P. 79–102.
253. Mantyla A.W., Reid J.L. Abyssal characteristics of the World Ocean waters // Deep Sea Research. 1983. Vol. 30, № 8. P. 805–833.
254. Martin J.W., Davis G.E. An Updated Classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, California, 2001. 124 pp.
255. Marukawa H. Cumacea // Illustrated Encyclopedia of the Fauna of Japan. Hokuryukan. 1927. P. 856–857.

256. Meland K., Willassen E. The disunity of “Mysidacea”(Crustacea) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2007. Vol. 44, № 3. P. 1083–1104.
257. Mühlenhardt-Siegel U. A new Cumacea genus (Crustacea: Peracarida: Diastylidae) from the deep-sea expedition DIVA-1 with RV «Meteor» to the Angola Basin // *Beaufortia*. 2003. Vol. 53, № 7. P. 159–165.
258. Mühlenhardt-Siegel U. New Cumacea species (Crustacea: Peracarida) from the deep-sea expedition DIVA-1 with RV «Meteor» to the Angola Basin in July 2000. Families Lampropidae, Bodotriidae // *Organisms, Diversity and Evolution*. 2005a. Vol. 5. P. 113–130.
259. Mühlenhardt-Siegel U. New species of the family Nannastacidae (Crustacea: Peracarida: Cumacea) from the Angola Basin, south-eastern Atlantic. Deep-Sea Expedition DIVA-1. Addendum // *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*. 2005b. Vol. 102. P. 85–97.
260. Mühlenhardt-Siegel U. Cumacea species (Crustacea: Peracarida) from the deep-sea expedition DIVA-1 with RV “Meteor” to the Angola Basin in July 2000. Family Leuconidae // *Organisms, Diversity and Evolution*. 2005c. Vol. 5. P. 131–149.
261. Mühlenhardt-Siegel U. Cumacea species (Crustacea: Peracarida) from the deep-sea expedition DIVA-1 with RV «Meteor» to the Angola Basin in July 2000. Family Nannastacidae // *Organisms, Diversity and Evolution*. 2005d. Vol. 5. P. 151–170.
262. Mühlenhardt-Siegel U. Cumacea species (Crustacea: Peracarida) from the Deep-Sea Expedition DIVA-1 with RV «Meteor» to the Angola Basin in July 2000. Family Diastylidae // *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*. 2005e. Vol. 102. P. 99–152.
263. Mühlenhardt-Siegel U. Deep-sea Leuconidae (Cumacea, Peracarida) in the south-eastern Atlantic // *Marine Biodiversity*. 2011. Vol. 41, № 2. P. 211–260.
264. Mühlenhardt-Siegel U. 5.20. Southern Ocean Cumacea // *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean* / ed. C. De Broyer, P. Koubbi. Cambridge: Scientific Committee on Antarctic Research, 2014. P. 181–184.

265. Mühlenhardt-Siegel U. Some remarks on selected diastylid genera. Part I: *Leptostyloides*, *Divacuma*, *Austrostylis* n. gen. and *Pseudoleptostyloides* n. gen. (Crustacea, Cumacea, Diastylidae) from the deep South Atlantic // *Marine Biodiversity*. 2015. Vol. 45. P. 287–310.
266. Mühlenhardt-Siegel U., Lavrenteva A.V. Selected species of the family Diastylidae (Cumacea, Peracarida, Crustacea) from the deep-sea of the NW Pacific // *Zootaxa*. 2015. Vol. 3956, № 3. P. 345–373.
267. Murano M. Mysidacea from the Central and Western Pacific. I. Genus *Pseudomma* (tribe Erythropini) // *Publications of the Seto Marine Biology Laboratory*. 1972. Vol. 24. P. 287–334.
268. Murano M. Mysidacea from the Central and Western Pacific. IV. Genera *Euchaetomera*, *Euchaetomeropsis*, *Arachnomysis*, *Caesaromysis*, *Echinomysides*, *Meterythrops* and *Nipponerythrops* (tribe Erythropini) // *Publications of the Seto Marine Biology Laboratory*. 1977. Vol. 24. P. 141–192.
269. Nishimura S. The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part III // *Publications of the Seto Marine Biology Laboratory*. 1966. Vol. 13. P. 365–384.
270. Nishimura S. The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part IV // *Publications of the Seto Marine Biology Laboratory*. 1968. Vol. 15. P. 329–352.
271. Nishimura S. The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part V // *Publications of the Seto Marine Biology Laboratory*. 1969. Vol. 17. P. 67–142.
272. Nishimura S. Okhotsk Sea, Japan Sea, East China Sea // *Ecosystems of the World. Estuaries and Enclosed Seas* / ed. B.H. Ketchum. Amsterdam: Elsevier, 1983. Vol. 26. P. 375–402.
273. Oba T., Kato M., Kitazato H., Koizumi I., Omura A., Sakai T., Takayama T. Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85,000 years // *Paleoceanography*. 1991. Vol. 6, № 4. P. 499–518.
274. Park M.R., Hong J.S. Three species of the genus *Diastylis* (Crustacea: Cumacea) from the Yellow Sea // *Journal of Natural History*. 1999. Vol. 33, № 7. P. 979–998.

275. Park M.R., Hong J.S., Choi K. The bodotriid Cumacea (Crustacea: Malacostraca) from the Yellow Sea // *Journal of Fisheries Science and Technology*. 1998. Vol. 1, № 1. P. 94–112.
276. Petrescu I. Cumaceans (Crustacea: Peracarida) from the South American coasts collected by the R/V «Vema» // *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*. 1995. Vol. 35. P. 49–86.
277. Petrescu I. Cumaceans (Crustacea: Cumacea) collected by the expedition of «Grigore Antipa» National Museum of Natural History from the coast of Tanzania (1973–1974). Part I. Family Bodotriidae // *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*. 1998. Vol. 40. P. 227–310.
278. Petrescu I. Remarks on the genera *Schizocuma* Bacescu, 1972 and *Styloptocuma* Bacescu & Muradian, 1974 (Crustacea, Cumacea) // *Bulletin of the Natural History Museum Zoology Series*. 2000. Vol. 66. P. 147–166.
279. Petryashov V.V., Vassilenko S.V., Tzareva L.A. Order Cumacea // *Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas* / ed. B.I. Sirenko. St. Petersburg: Zoological Institute RAS, 2013. P. 139–140.
280. Piepenburg D., Ambrose W.G., Brandt A., Renaud P.E., Ahrens M.J., Jensen P. Benthic community patterns reflect water column processes in the Northeast Water Polynya (Greenland) // *Journal of Marine Systems*. 1997. Vol. 10, № 1. P. 467–482.
281. Poore G.C.B., Avery L., Błażewicz-Paszkowycz M., Browne J., Bruce N.L., Gerken S., Glasby C., Greaves E., McCallum A.W., Staples D., Syme A., Taylor J., Walker-Smith G., Warne M., Watson C., Williams A., Wilson R.S., Woolley S. Invertebrate diversity of the unexplored marine western margin of Australia: taxonomy and implications for global biodiversity // *Marine Biodiversity*. 2015. Vol. 45. P. 271–286.
282. Relexans J.C., Deming J., Dinet A., Gaillard J.F., Sibuet M. Sedimentary organic matter and micro-meiofauna with relation to trophic conditions in the tropical northeast Atlantic // *Deep Sea Research Part I*. 1996. Vol. 43. P. 1343–1368.
283. Rex M.A., Etter R.J., Morris J.S., Crouse J., McClain C.R., Johnson N.A., Stuart C.T., Deming J., Thies R., Avery R. Global bathymetric patterns of standing

- stock and body size in the deep-sea benthos // *Marine Ecology–Progress Series*. 2006. Vol. 317. P. 1–8.
284. Rex M.A., Etter R.J., Stuart C.T. Large-scale patterns of species diversity in the deep-sea benthos // *Marine Biodiversity: Patterns and Processes* / ed. R.F.G. Ormond, J.D. Gage, M. Angel. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. P. 94–122.
285. Richardson H. Isopods collected in the northwest Pacific by the U.S. Bureau of Fisheries steamer «Albatross» in 1906 // *Proceedings US National Museum*. 1909. Vol. 37. P. 75–129.
286. Rothlisberg P.C., Percy W.G. An epibenthic sampler to study the ontogeny of vertical migration of *Pandalus joidani* (Decapoda, Caridea) // *Fisheries Bulletin of the United States*. 1977. Vol. 74. P. 994–997.
287. Rowe G.T. Biomass and production in the deep-sea macrobenthos // *The sea. Deep-sea biology* / ed. G.T. Rowe. New York: John Wiley Interscience Publications, 1983. P. 97–121.
288. Saito N., Itani G., Nunomura N. A preliminary check list of isopod crustaceans in Japan // *Bulletin of the Toyama Science Museum*. 2000. Vol. 23, № 3. P. 11–107.
289. Sattarova V.V., Artemova A.V. Geochemical and micropaleontological character of Deep-Sea sediments from the Northwestern Pacific near the Kuril-Kamchatka Trench // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2015. Vol. 111. P. 10–18.
290. Shalla S.H., Bishop J.D. Lampropidae (Crustacea: Cumacea) from the deep north-east Atlantic and the North Sea, with two new species of *Hemilamprops* and *Mesolamprops* // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2007. Vol. 87, № 5. P. 1191–1200.
291. Shirayama Y. Vertical distribution of meiobenthos in the sediment profile in bathyal, abyssal and hadal deep sea systems of the Western Pacific // *Oceanologica Acta*. 1984. Vol. 7. P. 123–129.

292. Thiel H. Meiobenthos and nanobenthos of the deep-sea // *The sea. Deep-sea biology* / ed. G.T. Rowe. New York: John Wiley Interscience Publications, 1983. P. 167–230.
293. Tyler P.A. Deep-sea eucaryote ecology of the semi-isolated Basins off Japan // *Journal of Oceanography*. 2002. Vol. 58. P. 333–341.
294. Tzareva L.A., Vassilenko S.V. Four new species of Cumacea from Peter the Great Bay, Sea of Japan // *Asian Marine Biology*. 1993. Vol. 10. P. 13–26.
295. Tzareva L.A., Vassilenko S.V. Two new species of Cumacea (Malacostraca, Peracarida) from Peter the Great Bay (Sea of Japan) // *Zootaxa*. 2006. Vol. 1174. P. 41–48.
296. Uéno M. Inland water fauna of the North Kurile Islands // *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan (Nihon Seibutsuchiri Gakkai Kaiho)*. 1933. Vol. 4, № 3. P. 171–212.
297. Vanreusel A., Vincx M., Schram D., Gansbeke D. On the vertical distribution of the metazoan meiofauna in shelf break and upper slope habitats of the NE Atlantic // *Internationale Revue der gesamte Hydrobiologie*. 1995. Vol. 80. P. 313–326.
298. Vassilenko S.V. Arctic ocean Cumacea // *The Arctic Seas (Climatology, Oceanography, Geology, and Biology)*. New York: Springer, 1989. P. 431–444.
299. Vassilenko S.V., Brandt A. Composition and biogeographic structure of the cumacean fauna of the Northeast Water Polynya, Greenland (Crustacea Peracarida Cumacea) // *Arthropoda Selecta*. 1996. Vol. 5. P. 27–38.
300. Vassilenko S.V., Tzareva L.A. New Cumacea species (Malacostraca, Peracarida) from the deepwater area of the Sea of Japan (Collections of the 52nd cruise by the R/V «Vityaz», 1972) // *Zootaxa*. 2004. Vol. 702. P. 1–16.
301. Vassilenko S.V., Tzareva L.A. *Vemakylindrus chernyshevi*, a New Species of Cumacean (Crustacea: Peracarida: Diastylidae) from the Northwestern Pacific // *Species Diversity*. 2009. Vol. 14. P. 41–47.
302. Watling L. Rediagnosis and revision of some Nannastacidae (Crustacea: Cumacea) // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 1991a. Vol. 104, № 4. P. 751–757.

303. Watling L. Revision of the cumacean Family Leuconidae // *Journal of Crustacean Biology*. 1991b. Vol. 11, № 4. P. 569–582.
304. Watling L., Gerken S. World Cumacea database. World Register of Marine Species [Electronic resource]. URL: www.marinespecies.org (дата обращения: 30.10.2015).
305. Wilson G.D.F. Some of the deep-sea fauna is ancient // *Crustaceana*. 1999. Vol. 72. P. 1019–1030.
306. Witbaard R., Duineveld G.C.A., Weele J. Van der, Berghuis E.M., Reyss J.P. The benthic response to the seasonal deposition of phytopigments at the Porcupine Abyssal Plain in the North East Atlantic // *Journal of Sea Research*. 2000. Vol. 43. P. 15–31.
307. Würzberg L., Peters J., Schüller M., Brandt A. Diet insights of deep-sea polychaetes derived from fatty acid analyses // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2011. Vol. 58, № 1. P. 153–162.
308. Zimmer C. Mitteilung über Cumaceen des Berliner Zoologischen Museums // *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. 1921. Vol. 10. P. 117–149.
309. Zimmer C. Cumaceen des stillen Ozeans // *Archiv für Naturgeschichte*. 1943. Vol. 12, № 1. P. 130–174.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список видов отряда Сумасеа некоторых районов северо-западной Пацифики

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
Семейство Bodotriidae						
<i>Bathycuma declinatum</i> Gamô, 1989	3990-6571			+		+
<i>Bathycuma granulatum</i> Gamô, 1989	2968-6416			+		+
<i>Bathycuma longicaudatum</i> Calman, 1912	1000-3739				+	
<i>Bathycuma rotunditectorum</i> Gamô, 1988	1650-1650				+	
<i>Bathycuma sonne</i> Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015	4830-5418					+
<i>Bathycuma</i> sp. 1 Vit.	2800-2850					+
<i>Bathycuma</i> sp. 4 KB	4000-5780					+
<i>Bathycuma</i> sp. 5 KB	4830-4864					+
<i>Bathycuma</i> sp. 6 KB	4859-4863					+
<i>Bathycuma</i> sp. 7 KB	4859-5408					+
<i>Bodotria angusta</i> Harada, 1967	20-20				+	
<i>Bodotria biplicata</i> Gamô, 1964	0-1		+			
<i>Bodotria carinata</i> Gamô, 1964	30-30				+	
<i>Bodotria depressum</i> Harada, 1967	0-1				+	
<i>Bodotria dispar</i> Harada, 1967	0-1				+	
<i>Bodotria furugelmiensis</i> Tzareva et Vassilenko, 2006	16-20	+				
<i>Bodotria iroensis</i> Harada, 1967	0-10				+	
<i>Bodotria nuda</i> Harada, 1967	0-10				+	
<i>Bodotria ovalis</i> Gamô, 1965	8-12			+		
<i>Bodotria ozolinshi</i> Tzareva et Vassilenko, 1993	8-32	+				
<i>Bodotria parva</i> Calman, 1907	9-9				+	

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Bodotria pulex</i> (Zimmer, 1903)	6-22				+	
<i>Bodotria serrata</i> Harada, 1967	0-10				+	
<i>Bodotria serrulata</i> Gamô, 1965	0-12			+		
<i>Bodotria setoensis</i> Harada, 1967	0-10				+	
<i>Bodotria similis</i> Calman, 1907	9-27				+	
<i>Bodotria spinifera</i> Gamô, 1986	126-135				+	
<i>Bodotria tosaensis</i> Harada, 1967	0-10				+	
<i>Cumopsis sarsi</i> (Miers, 1879)	10-200				+	
<i>Cyclaspis bidens</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Cyclaspis purpurascens</i> Gamô, 1964	23-23				+	
<i>Cyclaspis strumosa</i> Hale, 1948	0-10				+	
<i>Cyclaspoides borisovetsi</i> Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015	4830-5450					+
<i>Cyclaspoides</i> sp. Ak09	2032-2055			+		
<i>Eocuma hilgendorfi</i> Marcusen, 1894	5-44				+	
<i>Eocuma latum</i> Calman, 1907	0-22				+	
<i>Eocuma spiniferum</i> Gamô, 1976	10-90			+	+	
<i>Gaussicuma gurjanovae</i> Lomakina, 1952	32-340	+				
<i>Iphinoe sagamiensis</i> Gamô, 1958	20-20				+	
<i>Symphodomma diomedea</i> (Calman, 1912)	20-128				+	
<i>Symphodomma hatagumoanum</i> Gamô, 1969	300-300				+	
<i>Vaunthompsonia cristata</i> Bate, 1858	0-2000				+	
<i>Vaunthompsonia pacifica</i> Zimmer, 1943	20-240	+				
<i>Vaunthompsonia serratifrons</i> Gamô, 1964	60-60				+	
<i>Vaunthompsonia</i> sp. Ak14	198-250	+				

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
Семейство Diastylidae						
<i>Atlantistylis japonica</i> Gamô, 2001	314-320				+	
<i>Atlantistylis</i> sp. 1 KB	5115-5223					+
<i>Brachydiastylis hexaceros</i> Lomakina, 1952	83-2680	+		+		+
<i>Brachydiastylis resima</i> (Kröyer, 1846)	6-1733	+		+		+
<i>Diastylis alaskensis</i> Calman, 1912	8-196	+		+		+
<i>Diastylis aspera</i> Calman, 1912	96-2530	+				+
<i>Diastylis bidentata</i> Calman, 1912	4-2030	+		+		+
<i>Diastylis dalli</i> Calman, 1912	24-2350	+		+		+
<i>Diastylis galtsevorum</i> Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015	4859-5429					+
<i>Diastylis koreana</i> Calman, 1911	34-196	+				+
<i>Diastylis lazarevi</i> Lomakina, 1955	0-1	+		+		+
<i>Diastylis loricata</i> Lomakina, 1955	120-1011	+				
<i>Diastylis moskalevi</i> Vassilenko et Tzareva, 2004	513-2720	+	+	+		
<i>Diastylis ornata</i> Lomakina, 1952	83-1356	+		+		+
<i>Diastylis paralaskensis</i> Vassilenko et Tzareva, 1990	10-65	+				+
<i>Diastylis paraspinulosa</i> Zimmer, 1926	12-1525	+		+		+
<i>Diastylis samurai</i> Zimmer, 1943	320-1511	+	+	+		
<i>Diastylis tetradon</i> Lomakina, 1955	142-440	+				+
<i>Diastylis tricincta</i> (Zimmer, 1903)	0-1		+			
<i>Diastylis</i> sp. 1 Vit.	2610-2850					+
<i>Diastylis</i> sp. 2 Vit.	1050-6010					+
<i>Diastylis</i> sp. 3 KB	2680-5429			+		+
<i>Diastylis</i> sp. 3 Vit.	1050-1050					+
<i>Diastylis</i> sp. 4 KB	5362-5362					+

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Diastylis</i> sp. 4 Vit.	2800-2850					+
<i>Diastylis</i> sp. 5 KB	4859-4863					+
<i>Diastylis</i> sp. 5 Vit.	4090-4090					+
<i>Diastylis</i> sp. 6 KB	5249-5262					+
<i>Diastylis</i> sp. 6 Vit.	5450-5450			+		+
<i>Diastylis</i> sp. 7 Vit.	2080-5450					+
<i>Diastylis</i> sp. 8 Vit.	1430-1430			+		
<i>Diastylis</i> sp. Ak09	815-2183			+		
<i>Diastylopsis dawsoni calmani</i> Derzhavin, 1926	3-1960	+		+		+
<i>Dimorphostylis acroplicata</i> Harada, 1960	0-1				+	
<i>Dimorphostylis asiatica</i> Zimmer, 1921	0-100	+	+	+	+	+
<i>Dimorphostylis bathyelegans</i> Akiyama, 2011	495-918				+	
<i>Dimorphostylis brevicauda</i> (Zimmer, 1903)	0-8				+	
<i>Dimorphostylis cornigera</i> Harada, 1960	0-1				+	
<i>Dimorphostylis coronata</i> Gamô, 1960	0-20				+	
<i>Dimorphostylis echinata</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Dimorphostylis elegans</i> Gamô, 1960	74-443				+	
<i>Dimorphostylis gibbosa</i> Harada, 1960	0-1				+	
<i>Dimorphostylis hirsuta</i> Gamô, 1960	0-30				+	
<i>Dimorphostylis latifrons</i> Harada, 1960	50-50				+	
<i>Dimorphostylis longicauda</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Dimorphostylis manazuruensis</i> Gamô, 1960	0-20				+	
<i>Dimorphostylis quadriplicata</i> Gamô, 1960	30-50				+	
<i>Dimorphostylis sculpturensis</i> Vassilenko et Tzareva, 1990	10-12	+	+			
<i>Dimorphostylis valida</i> Harada, 1960	0-60				+	

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Divacuma kurambio</i> Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015	4859-5397					+
<i>Leptostylis neleae</i> Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015	4830-5780					+
<i>Leptostylis spinescens</i> Gamô, 1987	7420-7440			+		
<i>Leptostylis villosa</i> Sars, 1869	9-1356	+	+			+
<i>Leptostylis</i> ? sp.2 KB	4830-5780					+
<i>Leptostylis</i> sp. 1 Vit.	2800-2850					+
<i>Leptostylis</i> sp. Ak09	2968-3032			+		
<i>Leptostyloides quadridentata</i> Gamô, 1985	5216-5370			+		+
<i>Leptostyloides</i> sp. 1 KB	5348-5351					+
<i>Makrokylindrus hirsutus</i> (Lomakina, 1955)	34-1525	+				+
<i>Makrokylindrus hystrix</i> Gamô, 1985	6380-6450			+		
<i>Makrokylindrus jedsi</i> Harada, 1962	2350-2350			+		
<i>Makrokylindrus jubatus</i> Gamô, 1988	1650-1650				+	
<i>Makrokylindrus matsuei</i> (Gamô, 1968)	1000-1000				+	
<i>Makrokylindrus micracanthus</i> Gamô, 1989	4830-6010			+		+
<i>Makrokylindrus nitens</i> (Gamô, 1968)	1000-1000				+	
<i>Makrokylindrus omorii</i> (Gamô, 1968)	920-4181			+	+	
<i>Makrokylindrus utinomii</i> (Gamô, 1968)	1000-4128			+	+	
<i>Makrokylindrus vitiasi</i> Lomakina, 1958	2840-2840					+
<i>Makrokylindrus</i> sp. 1 Vit.	2800-2850					+
<i>Makrokylindrus</i> sp.10 KB	4859-4920					+
<i>Makrokylindrus</i> sp. 4 KB	4830-5429					+
<i>Makrokylindrus</i> sp. 5 KB	4859-5780					+
<i>Makrokylindrus</i> sp. 6 KB	5125-5362					+
<i>Makrokylindrus</i> sp. 7 KB	5125-5228					+

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Makrokylindrus</i> ? sp. 2 KB	4859-5228					+
<i>Paradiastylis longipes</i> Calman, 1905	0-32				+	
<i>Paraleptostylis vityazi</i> Vassilenko et Tzareva, 2004	201-1130	+	+			
<i>Pseudoleptostyloides marinamalyutinae</i> Mühlenhardt-Siegel et Lavrenteva, 2015	4830-5408					+
<i>Pseudoleptostyloides</i> ? sp. 2 KB	4830-5351					+
<i>Vemakylindrus chernyshevi</i> Vassilenko et Tzareva, 2009	504-504			+		
<i>Vemakylindrus grandidentatus</i> Gamô, 1988	1650-1650				+	
<i>Vemakylindrus gymnocephalus</i> Gamô, 1998	304-313				+	
<i>Vemakylindrus multiuncifer</i> Gamô, 1998	314-320				+	
<i>Vemakylindrus oxycanthus</i> Gamô, 1988	1270-1280			+		
Семейство Gynodiastylidae						
<i>Gynodiastylis anguicephala</i> Harada, 1962	10-20			+	+	
<i>Gynodiastylis costata</i> Calman, 1911	9-37				+	
<i>Gynodiastylis nitida</i> Harada, 1962	10-30				+	
<i>Gynodiastylis platycarpus</i> Gamô, 1961	20-30			+	+	
<i>Gynodiastylis rotundicaudata</i> Gamô, 1961	0-1				+	
<i>Gynodiastylis tubicola</i> Harada, 1962	30-30				+	
<i>Zimmeriana azumai</i> Gamô, 1986	30-35				+	
Семейство Lampropidae						
<i>Bathylamprops</i> sp. 1 KB	5218-5221					+
<i>Hemilamprops californicus</i> Zimmer, 1936	13-30				+	
<i>Hemilamprops emiensis</i> Gamô, 1999	145-150			+		
<i>Hemilamprops izuanus</i> Harada, 1959	50-50				+	
<i>Hemilamprops japonicus</i> (Harada, 1959)	0-10				+	
<i>Hemilamprops miyakei</i> Gamô, 1967	1000-1000				+	

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Hemilamprops pacificus</i> (Harada, 1959)	90-90				+	
<i>Hemilamprops pectinatus</i> Lomakina, 1955	31-1356	+				+
<i>Hemilamprops tanseianus</i> Gamô, 1967	1000-1000				+	
<i>Hemilamprops</i> ? sp. 1 KB	4859-4863					+
<i>Hemilamprops</i> ? sp. 2 KB	4859-4863					+
<i>Hemilamprops</i> sp. 1 Vit.	1050-2030					+
<i>Hemilamprops</i> sp. 2 Vit.	1050-1050					+
<i>Hemilamprops</i> sp. Ak09	3990-4181			+		
<i>Hemilamprops</i> sp. 1 SJB	470-528	+				
<i>Hemilamprops</i> sp. 4 KB	4830-5379					+
<i>Hemilamprops</i> sp. 5 KB	4830-5429					+
<i>Hemilamprops</i> sp. 6 KB	4859-5379					+
<i>Lamprops affinis</i> Lomakina, 1958	8-95	+				+
<i>Lamprops beringi</i> Calman, 1912	0-129	+				+
<i>Lamprops flavus</i> Harada, 1959	0-1				+	
<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	4-528					+
<i>Lamprops korroensis</i> Derzhavin, 1923	10-63	+				+
<i>Lamprops lomakinae</i> Tzareva et Vassilenko, 1993	20-20	+				
<i>Lamprops multifasciatus</i> Zimmer, 1937	14-92	+				
<i>Lamprops pseudosarsi</i> Tzareva et Vassilenko, 1993	10-10	+		+		
<i>Lamprops pumilio</i> Zimmer, 1937	10-25	+				+
<i>Lamprops quadriplicatus longispinus</i> Lomakina, 1958	0-21	+		+		
<i>Lamprops quadriplicatus quadriplicatus</i> Smith, 1879	4-104	+				+
<i>Lamprops sarsi</i> Derzhavin, 1926	14-92	+		+		+
<i>Lamprops serratus</i> Hart, 1930	17-528	+				+

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Lamprops tenuis</i> Tzareva et Vassilenko, 2006	3-17	+				
<i>Lamprops</i> ? sp. 1 KB	5376-5379					+
<i>Lamprops</i> sp. 1 Vit.	1660-3500			+		+
<i>Lamprops</i> sp. 1 Ak14	198-206	+				
<i>Lamprops</i> sp. 2 Ak14	203-258		+			
<i>Mesolamprops abyssi</i> (Gamô, 1989)	5125-5397			+		+
<i>Mesolamprops bacescui</i> Gamô, 1999	1642-1659			+		
<i>Mesolamprops japonicus</i> (Zimmer, 1937)	22-22	+				
<i>Paralamprops corollifera</i> Gamô, 1984	5349-5368			+		
<i>Paralamprops</i> sp. 1 Ak14	198-605	+				
<i>Paralamprops</i> sp. 2 Ak14	207-854	+	+			
<i>Paralamprops</i> sp. 1 KB	4830-6010					+
<i>Platysympus japonicus</i> Gamô, 1975	0-480				+	
<i>Platysympus muranoi</i> Gamô, 1980	260-335				+	
<i>Platysympus ovalis</i> Gamô, 1987	367-375				+	
<i>Platysympus quadrangulatus</i> Gamô, 1987	197-201				+	
<i>Platysympus</i> ? sp. 2 KB	4859-4863					+
<i>Platysympus</i> sp. 1 KB	4859-4863					+
Lampropidae ? sp. 3 KB	5291-5305					+
Семейство Leuconidae						
<i>Abyssoleucon tzarevae</i> Lavrenteva et Mühlenhardt-Siegel, 2015	4859-5780					+
<i>Bytholeucon ultraabyssalis</i> (Gamô, 1987)	7530-7560				+	
<i>Bytholeucon</i> sp. 1 KB	4830-5429					+
<i>Eudorella acuticaudata</i> Akiyama et Gamô, 2012	249-335			+		
<i>Eudorella aequiremis</i> Hansen, 1920	2660-5773			+		

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Eudorella bathyalis</i> Vassilenko et Tzareva, 2004	370-3290	+	+	+	+	
<i>Eudorella bathyhwanghaensis</i> Akiyama et Gamô, 2012	518-1056				+	
<i>Eudorella breviflagella</i> Akiyama et Gamô, 2012	136-260				+	
<i>Eudorella dentata</i> Lomakina, 1955	45-1041			+		
<i>Eudorella emarginata</i> (Kröyer, 1846)	0-2000	+	+	+		+
<i>Eudorella fusafusa</i> Akiyama et Gamô, 2012	295-295			+		
<i>Eudorella haradai</i> Akiyama et Gamô, 2012	1982-3265			+	+	
<i>Eudorella hwangaensis</i> Hong et Park, 1999	59-596				+	
<i>Eudorella minor</i> Lomakina, 1952	83-190	+				
<i>Eudorella ohtai</i> Akiyama et Gamô, 2012	1846-4990			+	+	
<i>Eudorella orientalis</i> Akiyama et Gamô, 2012	52-1219		+	+	+	
<i>Eudorella pacifica</i> Hart, 1930	20-1603	+		+		+
<i>Eudorella parahirsuta</i> Akiyama et Gamô, 2012	974-3000			+	+	
<i>Eudorella ryukyuensis</i> Akiyama et Gamô, 2005	703-1533				+	
<i>Eudorella setoensis</i> Akiyama et Gamô, 2006	5-21				+	
<i>Eudorella</i> spp. KB	4830-5780					+
<i>Eudorella</i> spp. SJB	455-3357	+				
<i>Eudorellopsis biplicata</i> Calman, 1912	20-1514	+		+		+
<i>Eudorellopsis deformis</i> (Kröyer, 1846)	15-271	+				+
<i>Eudorellopsis derzhavini</i> Lomakina, 1952	28-390	+				+
<i>Eudorellopsis integra</i> (Smith, 1879)	1-1737	+		+		+
<i>Eudorellopsis leuconi</i> Vassilenko et Tzareva, 1990	10-12	+				
<i>Eudorellopsis uschakovi</i> Lomakina, 1955	85-1733	+		+		+
<i>Leucon acutirostris</i> Sars, 1865	18-1096	+				
<i>Leucon armatus</i> Given, 1961	186-2055			+		
<i>Leucon kobjakovae</i> Lomakina, 1955	48-1356	+		+		+

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Leucon laticaudus</i> Lomakina, 1952	33-216	+				+
<i>Leucon minor</i> Lomakina, 1955	45-2534	+				
<i>Leucon nasica</i> (Krøyer, 1841)	9-637	+				+
<i>Leucon nasicooides pacificus</i> Zimmer, 1937	28-1564	+	+			+
<i>Leucon simanensis</i> Gamô, 1962	6-6		+			
<i>Leucon stenorhynchus</i> Gamô, 1988	5350-5370			+		
<i>Leucon tenuirostris</i> Sars 1887	1456-4980			+		
<i>Leucon varians</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Leucon (Crymoleucon) sp.</i> Ak14	370-1564	+	+			
<i>Leucon (Leucon) sp. 1</i> Ak09	249-282			+		
<i>Leucon (Leucon) sp. 1</i> Ak14	383-1080	+	+			
<i>Leucon (Leucon) sp. 2</i> Ak09	815-820			+		
<i>Leucon (Leucon) sp. 2</i> Ak14	198-206	+				
<i>Leucon (Leucon) sp. 3</i> Ak14	198-206	+				
<i>Leucon aff. fulvus</i> SJB	455-3357	+				
<i>Leucon aff. kobjakovae</i> SJB	455-1011	+				
<i>Leucon aff. minor</i> SJB	455-528	+				
<i>Leucon sp. 1</i> Vit.	2680-2680			+		
<i>Leucon sp. 2</i> Vit.	1660-1660			+		
<i>Leucon sp. 3</i> Vit.	1430-1430			+		
<i>Leucon sp. 2</i> KB	4830-5429					+
<i>Leucon sp. 2</i> SJB	455-1525	+		+		
<i>Leucon sp. 3</i> SJB	1001-1011	+				
<i>Leucon sp. 4</i> KB	5362-5408					+
<i>Leucon sp. 8</i> KB	5348-5780					+

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Leucon</i> sp. 1 KB	4830-5450					+
<i>Leucon</i> sp. 3 KB	4830-6010					+
<i>Leucon</i> sp. 7 KB	4830-5408					+
<i>Leucon</i> ? sp. 6 KB	4859-4863					+
<i>Nippoleucon enoshimensis</i> (Gamô, 1967)	0-1				+	
<i>Nippoleucon hinumensis</i> (Gamô, 1967)	0-10			+	+	
<i>Pseudoleucon japonicus</i> Gamô, 1964	0-1		+			
<i>Pseudoleucon sorex</i> Zimmer, 1903	0-23				+	
Семейство Nannastacidae						
<i>Atlantocuma gamoi</i> Akiyama, 2012	781-789				+	
<i>Atlantocuma ojii</i> Akiyama, 2012	781-861				+	
<i>Atlantocuma</i> sp. 1 KB	4830-5429					+
<i>Campylaspis amblyoda</i> Gamô, 1960	0-70				+	
<i>Campylaspis angularis</i> Gamô, 1960	0-1				+	
<i>Campylaspis brevirostris</i> Akiyama, 2014	160-1011	+	+			
<i>Campylaspis clavata</i> Lomakina, 1952	98-880	+				
<i>Campylaspis costata speciosa</i> Lomakina, 1955	34-780	+				+
<i>Campylaspis crispa</i> Lomakina, 1955	65-994	+				
<i>Campylaspis fusiformis</i> Gamô, 1960	0-1				+	
<i>Campylaspis glabra</i> Sars, 1879	15-2886	+				
<i>Campylaspis granulata</i> Gamô, 1960	0-1				+	
<i>Campylaspis kiiensis</i> Gamô, 1960	0-1				+	
<i>Campylaspis orientalis</i> Calman, 1911	90-140	+				
<i>Campylaspis papillata</i> Lomakina, 1952	143-1356	+				+
<i>Campylaspis pisum</i> Vassilenko et Tzareva, 2004	201-950	+	+			

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Campylaspis pumila</i> Gamô, 1960	0-1				+	
<i>Campylaspis reticulata</i> Gamô, 1960	0-1				+	
<i>Campylaspis rubicunda</i> (Lilljeborg, 1855)	10-2857	+				+
<i>Campylaspis sagamiensis</i> Gamô, 1967	0-1000				+	
<i>Campylaspis sinuosa</i> Gamô, 1960	70-70				+	
<i>Campylaspis striata</i> Gamô, 1960	0-1				+	
<i>Campylaspis vassilenkoae</i> Lavrenteva et Tzareva, 2013	455-1356	+				
<i>Campylaspis ? schnabelae</i> Ak14	198-605	+	+			
<i>Campylaspis</i> sp. 1 Vit.	3500-3500					+
<i>Campylaspis</i> sp. 2 Vit.	1660-1660			+		
<i>Campylaspis</i> sp. 1 Ak14	198-808	+	+			
<i>Campylaspis</i> sp. 10 KB	5125-5397					+
<i>Campylaspis</i> sp. 2 Ak14	563-605	+				
<i>Campylaspis</i> sp. 3 SJB	470-528	+				
<i>Campylaspis</i> sp. 3 Ak14	198-1290	+	+			
<i>Campylaspis</i> sp. 8 KB	5115-5418					+
<i>Campylaspis</i> sp. 9 KB	4830-5362					+
<i>Campylaspis</i> sp. 12 KB	4830-5429					+
<i>Campylaspis</i> sp. 13 KB	4859-5780					+
<i>Campylaspis</i> sp. 14 KB	4830-6010					+
<i>Campylaspis</i> sp. 5 KB	5125-5397					+
<i>Campylaspis ?</i> sp. 1 KB	4830-5429					+
<i>Campylaspis ?</i> sp. 2 KB	5418-5429					+
<i>Campylaspis ?</i> sp. 4 KB	4830-5379					+
<i>Cumella alveata</i> Gamô, 1964	0-1				+	

Продолжение таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Cumella arguta</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Cumella dentata</i> Lomakina, 1952	25-65	+				
<i>Cumella glaberata</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Cumella gurwitchi</i> Lomakina, 1952	0-1	+				+
<i>Cumella hystrix</i> Gamô, 1997	312-320				+	
<i>Cumella kepli</i> Tzareva et Vassilenko, 1993	100-100	+				
<i>Cumella quadrispinosa</i> Gamô, 1965	1-3			+		
<i>Cumella rigida</i> Gamô, 1963	0-1				+	
<i>Cumella sadoensis</i> Gamô, 1967	0-1		+			
<i>Cumella scabera</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Cumella tanseiae</i> Akiyama, 2014	198-1356	+				
<i>Cumella</i> ? sp. 1 Vit.	2610-3500					+
<i>Cumellopsis surugaensis</i> Gamô, 1985	700-740		+			
<i>Nannastacus gamoi</i> Bacescu, 1992	0-16				+	
<i>Nannastacus gibbosus</i> Calman, 1911	0-30				+	
<i>Nannastacus goniatus</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Nannastacus japonicus</i> Gamô, 1967	0-1		+		+	
<i>Nannastacus nyctagineus</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Nannastacus pectinatus</i> Gamô, 1962	0-1		+		+	
<i>Nannastacus pruinosis</i> Gamô, 1962	0-1	+			+	
<i>Nannastacus spinosus</i> Gamô, 1962	0-1				+	
<i>Nannastacus spinulosus</i> Gamô, 1962	0-1		+		+	
<i>Pavlovskeola bicostata</i> Vassilenko et Tzareva, 1990	10-62	+				
<i>Platycuma japonicum</i> Akiyama, 2009	1700-2183			+		

Окончание таблицы

Вид	Глубина, м	Северная часть Японского моря	Южная часть Японского моря	Район Тихого океана у северной Японии	Район Тихого океана у южной Японии	Прикурильский район
<i>Platycuma</i> sp. 1 KB	4859-5408					+
<i>Platycuma</i> sp. 2 KB	4830-5429					+
<i>Platycuma</i> ? sp. 3 KB	5248-5362					+
<i>Platycuma</i> sp. 4 KB	5216-5408					+
<i>Procampylaspis</i> sp. 1 KB	4000-5418					+
<i>Schizotrema sakaii</i> Gamô, 1964	0-1		+			
<i>Styloptocuma</i> sp. 1 KB	4830-5379					+
<i>Styloptocuma</i> sp. 2 KB	4000-5397					+
<i>Styloptocuma</i> sp. 3 KB	5215-5228					+
<i>Styloptocuma</i> sp. 4 KB	5375-5379					+
Семейство Pseudocumatidae						
<i>Petalosarsia brevirostris</i> Gamô, 1986	126-135				+	
<i>Petalosarsia declivis</i> (Sars, 1865)	18-1356	+	+			

Примечание. В столбце «Вид» после названия неописанных видов указан источник: Ak09 – сборы НИС «Soyo-maru», НИС «Wakataka-maru» и НИС «Tansei-maru» (Akiyama, 2009); Ak14 – сборы НИС «Tansei-maru» (Akiyama, 2014); KB – собственные данные, сборы экспедиции KuramBio (НИС «Sonne»); SJB – собственные данные, сборы экспедиции SoJaBio (НИС «Академик Лаврентьев»); Vit. – собственные данные, сборы НИС «Витязь».