

ПЕРВЫЕ КОМПЛЕКСНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГЛУБОКОВОДНОГО БЕНТОСА ЯПОНСКОГО МОРЯ, ПРОВЕДЕННЫЕ РОССИЙСКО-НЕМЕЦКОЙ ЭКСПЕДИЦИЕЙ SOJABIO В 2010 ГОДУ¹

© 2012 г. М. В. Малютина

*Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690059
e-mail: m_malyutina@mail.ru*

Статья принята к печати 14.02.2012 г.

В 2010 г. Институтом биологии моря им. А.В. Жирмунского (ИБМ) ДВО РАН по научному проекту "Исследования биоразнообразия Японского моря" (SoJaBio – Sea of Japan Biodiversity Studies) была организована и успешно проведена комплексная российско-немецкая глубоководная экспедиция на НИС "Академик М.А. Лаврентьев" Управления научно-исследовательского флота ДВО РАН.

Кроме сотрудников ИБМ в состав гидробиологического отряда экспедиции вошли ученые из Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН; Института океанологии имени П.П. Ширшова РАН, г. Москва; Зоологического института и Зоологического музея университета г. Гамбург; Немецкого центра по исследованию морского биоразнообразия, г. Вильгельмсхафен; Свободного университета Берлина и Компании прикладных исследований, инновационных технологий и обеспечения исследований океана "Октопус" (Германия), а также Женевского университета (Швейцария). Сотрудники Тихоокеанского океанологического института ДВО РАН участвовали в экспедиции в составе отдельного отряда.

Экспедиция, основной целью которой было изучение биоразнообразия глубоководного бентоса Японского моря, выполнялась в рамках Федеральной целевой программы "Мировой океан", программ Президиума ДВО РАН "Биоразнообразие некоторых районов Мирового океана в пространстве и во времени" и "Реакция морской биоты на изменения природной среды и климата", а также международных программ "Исследование окраинных морей восточной Азии" (CREAMS – Circulation Research of the East Asian Marginal Seas) Северотихоокеанской организации по морским наукам (PICES) и "Учет биоразнообразия абиссальной морской жизни" (CeDAMar – Census of the Diversity of Abyssal Marine Life).

Программа CeDAMar (www.cedamar.org) – одно из 18 подразделений глобального инициативного мегапроекта "Инвентаризация морской биоты" (CoML – Census of Marine Life – www.coml.org), стартовавшего в 2001 г. В конце 2010 г. были подведены итоги его десятилетней деятельности. Это наиболее значимый международный биологический проект для оценки и объяснения разнообразия, распространения и обилия морской жизни в океанах в прошлом, настоящем и будущем; он объединил усилия около 2800 исследователей более чем из 70 стран. Основные задачи программы CeDAMar – учет видового состава глубоководных сообществ отдельных районов Мирового океана для создания глобальной базы данных

по разнообразию и распространению глубоководной фауны и для решения вопросов о происхождении глубоководных сообществ; выяснение биологических адаптаций к глубоководной жизни; изучение глобальных изменений разнообразия, исторических и современных экологических причин, определяющих особенности локального биоразнообразия.

В последние годы в рамках CeDAMar интенсивно изучаются абиссальные районы в Атлантике, Средиземном море, Южном и Тихом океанах. Для сбора всех размерных групп бентоса в экспедициях используют стандартный набор орудий лова, лов производят по стандартизированным международным методикам и протоколам (www.cedamar.org, www.deepsea-research.org, www.tiefsee-forschung.de). В результате проведенных исследований уже выявлено впечатляющее разнообразие жизни на больших глубинах, население которых, по предварительным оценкам, составляет от полумиллиона до 10 млн. видов (Grassle, Maciolek, 1992; Arntz et al., 1997; Clarke, Johnston, 2003; Адрианов, 2004а, б; Brandt et al., 2007). Эти цифры относятся, главным образом, к макробентосу, для мейобентоса аналогичные расчеты позволяют предположить разнообразие на уровне 20–30 млн. видов (Адрианов, 2004а). За 10 лет существования программы описаны более 500 новых глубоководных видов, из которых почти половина (246) принадлежит ракообразным (Malyutina, 2003, 2008; Malyutina, Brandt, 2004а, б; 2006; 2007а, б; 2009; Brandt et al., 2005, 2007).

Японское море – относительно молодой (25–46 Ma) (Kobayashi, 1985) окраинный бассейн, глубоководная котловина которого (глубины более 3500 м) с момента формирования в кайнозой была изолирована от сопредельной океанической абиссали мелководными проливами (менее 150 м). В периоды плейстоценовых оледенений, когда море полностью изолировалось сушей от океана, глубины оказывались в состоянии аноксии, но в настоящее время условия для жизни его глубоководной фауны представляются оптимальными. Море расположено на стыке бореальной и субтропической зон и обладает уникальной гидрологией. Поступление вод определяется Цусимским течением, приносящим теплые воды из Восточно-Китайского моря. Глубинные воды, заполняющие котловину Японского моря, формируются на севере вследствие термохалинного конвективного перемешивания, опускания холодных и плотных поверхностных слоев воды в зимний период. Придонные воды имеют исключительно однородные значения температуры (0.03–0.12°C) и солености (34.08–34.14‰) (Kobayashi, 1985) и отличаются высоким содержанием кислорода и биогенов.

¹ Работа выполнена при поддержке гранта ДВО РАН № 12-1-ПЗО-07 "Технологии изучения и мониторинга биоразнообразия глубоководных районов дальневосточных морей России".

Особенностью подводного рельефа котловины Японского моря является крутизна континентального склона, достигающая 20°–25°, а в некоторых случаях и 45° (у южного побережья Приморского края), т.е. на протяжении лишь нескольких миль глубина увеличивается до 1000 м и более. Такой крутой уклон препятствует накоплению осадков на склоне, обеспечивая прямую и быструю доставку богатых органикой осадков из близко расположенной прибрежной зоны на дно котловины.

Среди дальневосточных морей Японское море выделяется максимальным видовым богатством, хотя и уступает по численности и биомассе донного населения Охотскому и Берингову морям. В зал. Петра Великого – самой богатой по биоразнообразию акватории из всех морей России, обнаружено почти 4000 видов организмов (Адрианов, Кусакин, 1998). Однако из глубоководного населения Японского моря в настоящее время известно немногим более 30 видов организмов, многие таксоны, особенно мейобентоса, до сих пор практически не изучены.

Первые глубоководные исследования в Японском море были предприняты Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства и Государственным гидрологическим институтом под руководством К.М. Дерюгина. В 1932 г. на шхуне "Росинант" в зал. Петра Великого и прилегающих районах открытого моря от сублиторали до абиссали была выполнена гидробиологическая съемка с использованием трала Сигсби, дночерпателей Петерсена и драг. Это были первые в российских морях траления на глубинах до 3500 м. В собранных пробах бентоса из батналя и абиссали было обнаружено более двадцати видов беспозвоночных, в том числе несколько новых для науки. На основе этих сборов были описаны сообщества всех вертикальных зон моря. Глубоководная фауна в количественном и качественном отношении охарактеризована как очень бедная. Отмечено отсутствие настоящих абиссальных тихоокеанских видов, фауна определена как псевдоабиссальная с видами батнального и даже, частично, сублиторального происхождения (Дерюгин, 1933, 1939; Ушаков, 1955; Зенкевич, 1963). Эта характеристика глубоководной фауны Японского моря была использована в обзоре по экологии эукариот глубоководных полуизолированных бассейнов, окружающих Японию (Tylog, 2002). В бентосных сборах в Японском море, выполненных в экспедициях на НИС "Витязь" в 1972 и 1976 гг., в верхней батналя были найдены еще несколько новых видов беспозвоночных (Табачник, 1991; Головань, 2007), а оценка биомассы глубоководного бентоса по сравнению с предполагаемой ранее возросла на порядок – до 5.5–2.35 г/м² (Левенштейн, Пастернак, 1973, 1976). Было показано, что в донном населении открытой части Японского моря по биомассе и численности доминируют хищные полихеты (90% от общей биомассы бентоса), остальные 10% бентоса представлены сестоно- и детритофагами. Отмечена низкая степень эндемизма глубоководного бентоса Японского моря (21% видов), что объясняли относительной молодостью бассейна (Виноградова, Филатова, 1983).

В 2007 г. в Институте биологии моря ДВО РАН прошло российско-немецкое рабочее совещание, на котором обсуждались перспективы совместных глубоководных научных исследований в северо-западной части Тихого океана. Проект SoJaBio стал первым этапом совместных исследований. Перед экспедицией SoJaBio 2010 г. были поставлены следующие задачи:

– изучение биоразнообразия глубоководного бентоса континентального склона и котловины Японского моря: таксономический состав фауны, выявление наиболее важных клю-

чевых таксонов, оценка степени и ранга эндемизма глубоководного бентоса Японского моря в результате его изоляции;

– сравнение биоразнообразия Японского моря с таковым соседних и отдаленных глубоководных районов Мирового океана;

– выяснение на примере Японского моря как молодого глубоководного бассейна путей формирования абиссальных экосистем, скорости их заселения, взаимоотношений глубоководной фауны с мелководной (процессы субмергенции и эмергенции);

– изучение трофической структуры относительно молодой абиссальной экосистемы Японского моря в сравнении с более древними сообществами абиссали открытого океана;

– изучение динамики вод и биогеохимических процессов в придонном слое воды в пределах исследуемого района, а также влияния разнородности среды на состав и распределение глубоководной фауны.

В ходе экспедиции SoJaBio на 19 станциях 4 разрезов в северо-западной части Японского моря вблизи от побережья Приморского края были выполнены океанологическая и биологическая съемки. Район работ включал континентальный склон и котловину Японского моря на глубинах от 455 до 3600 м (рис. 1). На станциях производили батиметрические измерения с использованием судового глубоководного эхолота. Привязку по времени к точным географическим координатам осуществляли с помощью спутникового GPS-навигатора. Для выбора площадки с подходящими условиями для тралений на основании полученных данных создавали 3D карту рельефа дна. Тралениями была охвачена площадь более 3 га (31 130 м²).

На каждой станции океанологи с помощью CTD-зонда и батометра Нискина измеряли основные параметры глубинных слоев морской воды: температуру, соленость, содержание кислорода и биогенных элементов (35 спусков). Затем поочередно производили спуски стандартного набора орудий лова для разных размерных групп бентоса: мультикорера для сбора осадков и содержащегося в них микро- и мейобентоса (47 спусков), эпибентосного салазочного трала для сбора макробентоса (25 спусков), трала Агассица (16 спусков) и малого донного трала (7 спусков) для сбора мегабентоса (рис. 2). Эпибентосный салазочный трал был оснащен автономным мультисенсором SEAGUARD RCM и фото- и видеокамерами для визуальной оценки донных ландшафтов и особенностей распределения эпибентоса во время тралений. Впервые были получены около 300 фото- и видеофайлов с изображениями дна глубоководной котловины Японского моря (рис. 3), а также данные об основных параметрах среды во время тралений. Работы проводили в круглосуточном режиме. Собрано около 600 проб бентоса, материал зафиксирован по стандартным протоколам методикам для последующей таксономической, экологической и генетической обработки. В настоящее время выполнена первичная обработка большей части проб, включающая сортировку животных по основным крупным таксонам, и началась работа специалистов-систематиков по большинству групп.

Предварительные результаты по составу, структуре и распределению глубоководного бентоса

Анализ фауны Protozoa² показал, что среди обнаруженных амёб и гетеротрофных наннофлагеллят некоторые новые виды были морфологически сходными с представителями шельфо-

² А. Кудрявцев, Ф. Лейцерович, О. Каменская.

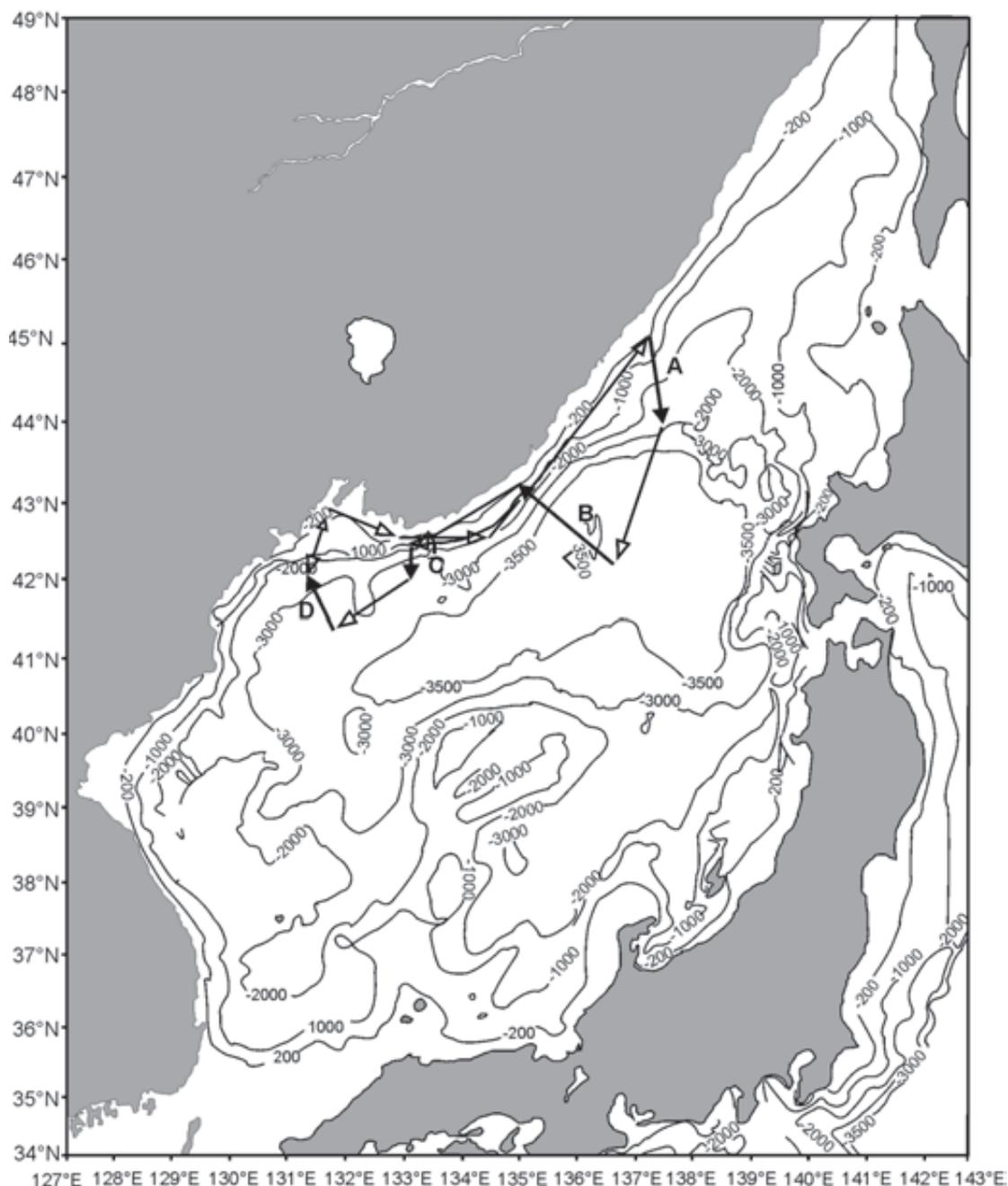


Рис. 1. Карта-схема района работ (А, В, С, D) экспедиции SoJaBio в Японском море.

вой фауны (виды родов *Massisteria*, *Caecitellus*), в то время как другие виды (*Filosea* sp. 1) указывали на наличие специфической глубоководной фауны микроэукариот. Обнаружены комокиации *Edgertonis* sp. и *Reticulum* sp. – специфические элементы глубоководной фауны, характерные для океанических глубоководных осадков, найдены феодарии (бесскелетные радиолярии), хотя ранее считалось, что они отсутствуют в глубоководной фауне моря (Решетняк, 1966). Богатой и разнообразной (около 70 видов) оказалась фауна фораминифер.

Первичная обработка мейобентоса³ показала, что на всех разрезах с увеличением глубины таксономический состав (в частности, видовой состав нематод) и плотность по-

селения мейофауны уменьшаются. Наиболее разнообразно был представлен мейобентос на глубине около 500 м. На всех глубинах всех разрезов по плотности поселений доминировали нематоды (в среднем до 68.5%), полихеты и гарпактикоиды. Например, на разрезе А плотность мейобентоса варьировала от 3.97 ± 1.8 экз/10 см² на глубине 3346 м до 36.21 ± 4.6 экз/10 см² на глубине 1584 м. В пробах на разрезе А было обнаружено 18 видов нематод из 18 родов и 13 семейств. На станции А2 (550 м) доминировали представители родов *Cervonema* (28%) и *Desmoscolex* (18.4%), на станции А3 (1530 м) – *Halalaimus* (25%) и *Oxystomina* (17%), на станции А6 (2490 м) – *Amphimonhystrella* (40%) и *Actinonema* (25%) и на станции А7 (3367 м) – *Amphimonhystrella* (40%) и *Thalassomonhystera*

³ Ю. Требухова, О. Павлюк, Н. Фадеева.

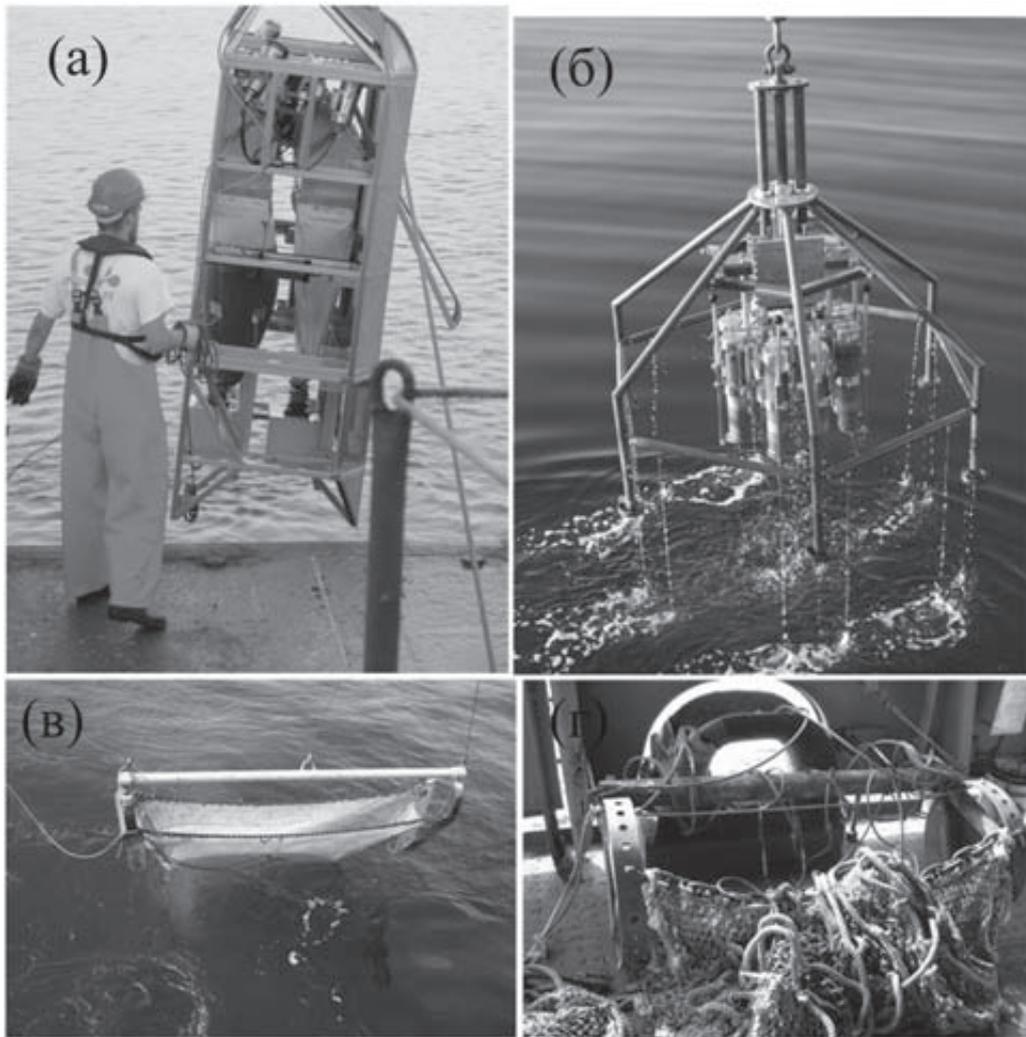


Рис. 2. Орудия сбора бентоса, использовавшиеся в экспедиции (фото Н. Бренке). а – эпибентосный салазочный трал для сбора организмов макробентоса (0.1–1 см); б – стандартный 8-цилиндровый мультикорер MUC 8/100 для сбора мейофауны и седиментов; в – трал Агассица; г – малый донный трал (ТИБОХ) для сбора мегабентоса.

(24%). С увеличением глубины количество родов нематод снизилось до 5.

По предварительным данным, из представленных 30 классов животных в глубоководном макробентосе⁴ по численности преобладают высшие ракообразные из надотряда Peracarida (35.6% донного населения), многощетинковые черви (класс Polychaeta) – 19.8% и офиуры (класс Ophiuroidea) – 18.1%. Среди 5 отрядов перакарид по численности доминируют Isopoda (15.6% всего макробентоса или 43.8% всех перакарид), затем следуют Amphipoda (соответственно 10.1 и 28.3%), Cumacea (4.2 и 11.8%), Tanaidacea (5.0 и 14.1%) и Mysidacea (0.7 и 2.1%). По видовому богатству среди макробентоса лидируют амфиподы (63 вида); отмечено около 37 видов кумовых раков и 19 видов изопод. Ранее глубже 400 м было найдено лишь 10 видов амфипод, 7 видов изопод и 10 видов кумовых раков. По предварительной оценке, Polychaeta представлены 92 видами. Таким образом, в отношении таксономического состава макрофауны на уровне высоких таксонов аберрантное Японское море не является исключением из

общего правила, подтвержденного глубоководными сборами в разных районах Мирового океана: в абиссальном макробентосе по количеству видов доминируют Peracarida, опережая по этому показателю Polychaeta – таксон более высокого порядка (Menzies, 1962; Wolff, 1962; Бирштейн, 1963; Куракин, 1999, 2003; Brandt et al., 2007).

Наибольшее таксономическое разнообразие и видовое богатство макрофауны наблюдалось на самых мелководных станциях (около 500 м) и уменьшалось с глубиной. Численность макробентоса на глубине 500 и 3500 м в целом была выше, чем на промежуточных станциях (1000–2500 м), что можно объяснить крутизной континентального склона, препятствующей осадконакоплению, и, следовательно, нехваткой пищи на промежуточных глубинах. На мелководных станциях в большом количестве были представлены Bivalvia, Amphipoda, Cumacea и Mysidacea, их численность уменьшалась с глубиной. В противоположность этому, численность Polychaeta, Isopoda, Tanaidacea и Anthozoa с глубиной возрастала. Максимальная численность и наибольшее видовое богатство Amphipoda отмечены на глубине около 500 м (29.6% населения, 38 видов). Самыми многочисленными на глубине

⁴ А. Брандт, О. Головань, Н. Эльснер, Л. Будникова, Л. Царева, А. Лаврентьева.

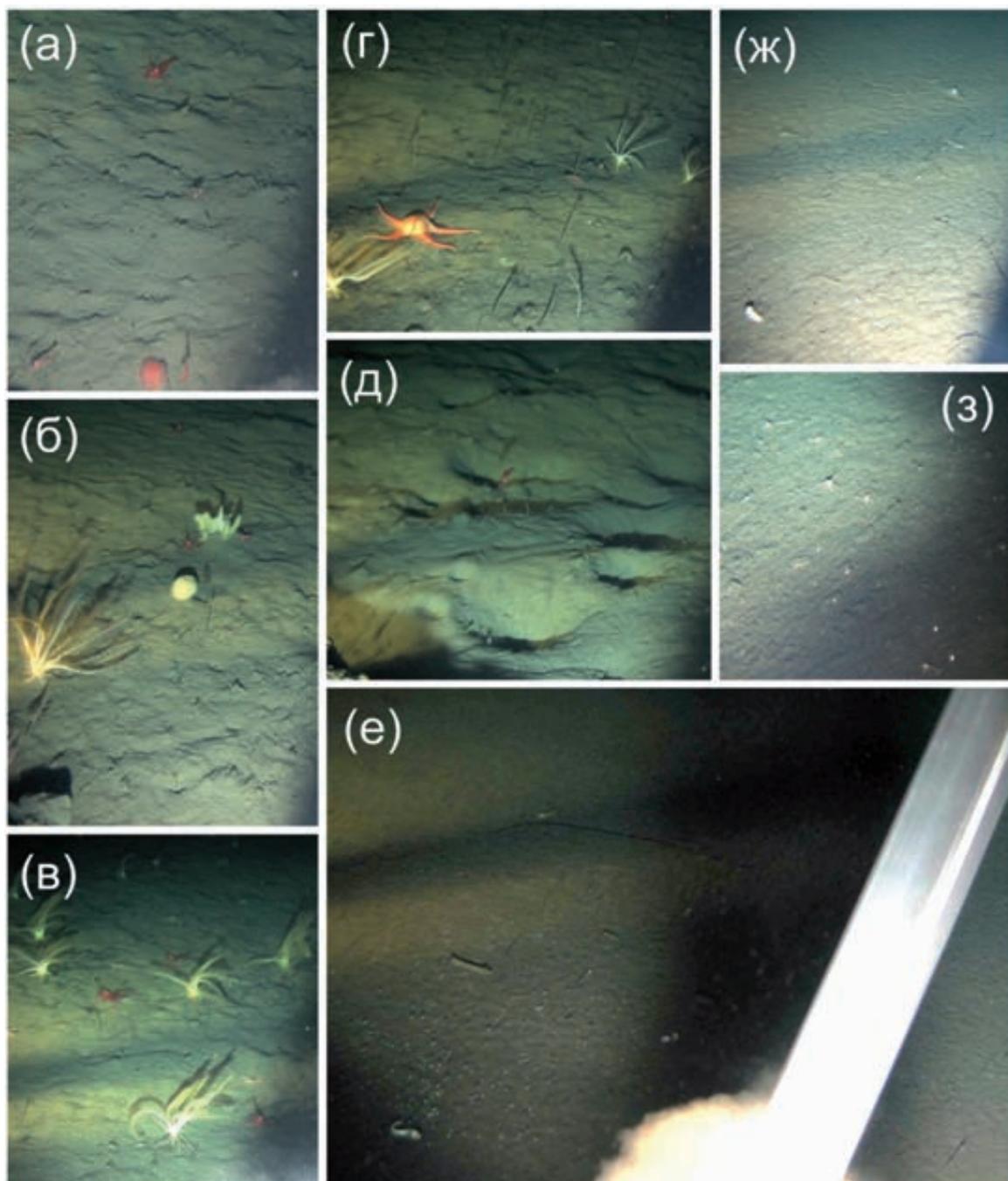


Рис. 3. Фотографии дна на разных глубинах. а – станция А2, глубина 460 м; б–г – станция В7, глубина 500 м; д – станция В6, глубина 1000 м; е – станция D1, глубина 3350 м, видны рама слэджа и взмучивание дна при движении; ж – станция А7, глубина 3300 м; з – станция А6, глубина 2500 м.

3300 м были Isopoda (69% населения), представленные единственным видом *Eurycope spinifrons*.

На соответствующих глубинах состав таксонов и плотность поселения макробентоса на всех разрезах были примерно сходными, но на разрезе В отмечено снижение доли перакарид (31.3% всего донного населения). На глубоководных станциях (2700 и 3350 м) разреза D доля изопод (17.0% от общего количества макробентоса) среди перакарид была заметно меньше, чем на северных разрезах, но увеличивался вклад танаид (13.5%).

В ходе предварительной обработки мегабентоса (животные крупнее 1 см) из траловых сборов⁵ обнаружены представители 61 таксона. Наиболее высокое разнообразие отмечено на мелководных станциях, где доминировали несколько видов иглокожих, в том числе морская звезда *Stenodiscus crispatus*, морская лилия *Heliometra* sp. и офиура *Ophiura* sp., а также краб *Chionoecetes japonicus* (рис. 4) и крупные креветки, главным образом *Eualus biunguis*. Размерный состав макро-

⁵ К. Гёке, Л. Вюрцберг, П. Савельев, В. Харламенко, К. Минин, Э. Швабе.

фауны зависел от характера грунта и значительно отличался по глубинам: в пробах с мелководных станций (глубина около 500 м) и с подводной возвышенности (B2, около 1700 м) с относительно сходным каменистым субстратом животных крупного размера было больше, чем в пробах с более глубоководных станций. На станции B7 (532 м), отмечена высокая плотность лопатоногих моллюсков (Scaphopoda), которые, кроме того, были обнаружены только на подводной возвышенности, но в небольшом количестве. Плотность поселения мегабентоса на глубинах между 1000 и 2000 м была небольшой, в основном здесь встречались отмеченные выше мелководные виды. Глубоководные станции оказались однообразными по составу мегабентоса, и глубже 2000 м фауна была довольно бедной. Преобладали полихеты семейства Polynoidae, двустворчатые моллюски *Delectopecten vancouverensis* и *Thyasira flexuosa*, офиура *Ophiura leptoctenia*, голотурия *Myriotrochus* sp., амфипода *Anonyx derjugini* и актиния *Edwardsia* sp. Был отмечен трэнд: на глубине 2500 м доминировал двустворчатый моллюск *D. vancouverensis*, а полихеты были представлены в меньшем количестве; на максимальных глубинах, наоборот, встречались лишь отдельные экземпляры *D. vancouverensis*, но плотность полихет была самой высокой.

Ихтиофауна в сборах оказалась бедной, всего было поймано 87 экз. рыб шести видов: *Malacocottus zonurus*, *Lycodes japonicus*, *L. tanakae*, *Bothrocara hollandi*, *Careproctus* sp. и *C. batialis*. Только 2 вида – *B. hollandi* (1527 м) и *C. batialis* (1700–1781 м) были пойманы на глубинах свыше 1500 м, хотя для этих глубин Японского моря известны 5 видов рыб: *B. hollandi* (диапазон встречаемости 140–1950 м), *M. zonurus* (30–1980 м), *Aptocyclus ventricosus* (0–1700 м), *Glyptocephalus stelleri* (10–1600 м) и *C. batialis* (1940–2300 м) (Линдберг, Красюкова, 1987; Борец, 2000). Это верхне-интерзональные виды, исключение составляет наиболее глубоководный *C. batialis*. На глубинах свыше 2000 м рыбы в уловах отсутствовали и не были отмечены при видео- и фотосъемках, непрерывно сопровождавших процесс траления на всех станциях. Сборы подтвердили, что в составе ихтиофауны отсутствуют как древнеглубоководные виды, так и виды вторично глубоководных таксонов (семейства Rajidae, Zoarcidae, Liparidae и Psychrolutidae), широко расселившихся в северных частях Тихого и Атлантического океанов, а также в Южном полушарии. В целом траловые сборы подтверждают, что глубоководная мегафауна Японского моря относительно бедная.

Трофические связи массовых видов мегабентоса были исследованы с помощью анализа соотношений стабильных изотопов и состава жирных кислот⁶. Абиссальные массовые виды (полихета *Harmothoe derjugini*, изопода *Eurycope spinifrons*, двустворчатый моллюск *D. vancouverensis*, офиура *O. leptoctenia*, амфипода *A. derjugini*, актиния *Edwardsia* sp.), несмотря на разные способы добывания пищи, по соотношению стабильных изотопов азота мало отличались друг от друга: диапазон межвидовых вариаций значений $\delta^{15}\text{N}$ составил 1.6‰ и не перекрывал один трофический уровень. Все эти виды, вероятнее всего, представляют третий трофический уровень. Среди абиссальных беспозвоночных аномально высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ (около 15.4‰) были отмечены у обнаруженной на глубине 2676 м асцидии *Styela squamosa*. На материковом склоне значения $\delta^{15}\text{N}$ образцов массовых видов макробентоса варьировали от 6.3‰ (*Megayoldia toyamaensis*) до 15.5‰ (*Ctenodiscus crispatus*), что составило диапазон, соответствующий трем трофическим уровням. В липидах массовых видов

макробентоса абиссали в основном доминировали жирные кислоты, характерные для плотоядных. Среди животных материкового склона маркерные жирные кислоты, характерные для диатомовых микроводорослей, преобладали у двустворчатых моллюсков *Robaia habeii* и *M. toyamaensis*. Жирные кислоты, характерные для бактерий, доминировали у двустворчатого моллюска *Thyasira* sp., который, очевидно, имел хемоавтотрофных симбионтов, а жирные кислоты, характерные для микроэукариот, преобладали у морской звезды *C. crispatus* и лопатоногого моллюска (Scaphopoda).

Несмотря на то, что число собранных в экспедиции видов организмов, по самым скромным подсчетам, уже превысило 600, а около одной трети видов – новые для науки, большинство из них обитает в верхних отделах батииали. Абиссаль Японского моря можно характеризовать как среду с низким биоразнообразием и небольшим видовым богатством, но с высокой численностью нескольких, возможно, специализированных видов практически в каждом изученном таксоне, например, хищной полиноидной полихеты *H. derjugini* или детритоядных изоподы *E. spinifrons* и двустворчатого моллюска *D. vancouverensis*. Эти и другие немногие виды-пионеры, уже заселившие богатые органикой и кислородом донные илы котловины, при незначительной конкуренции демонстрируют процветание: огромную численность популяции при большом количестве молодежи и самок с яйцами. Можно предположить, что это начальный этап колонизации молодого привлекательного для жизни биотопа, каким являются абиссальные илы котловины Японского моря.

Данные, полученные в экспедиции SoJaBio, позволят уточнить состав, структуру и распределение глубоководного бентоса. Используя Японское море как модель молодого океана, мы пытаемся понять пути формирования абиссальных экосистем, определить скорости их заселения, выяснить взаимоотношения глубоководной фауны с шельфовой, оценить степень антропогенного влияния на абиссальные экосистемы.

Результаты экспедиции, которые охватывают широкий круг океанологических, экологических, биохимических, биогеографических и таксономических тем, будут опубликованы в отдельном томе журнала "Deep-Sea Research Part II". В настоящее время идет подготовка второго этапа совместных глубоководных исследований северо-западной части Тихого океана, в ходе которого в 2012 г. предстоит изучить биоразнообразие Курило-Камчатского района (экспедиция проекта KuramBio – Kurile Kamchatka area Biodiversity Studies на немецком НИС "Зонне").

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адрианов А.В. Современные проблемы изучения морского биологического разнообразия // Биол. моря. 2004а. Т. 30, № 1. С. 3–19.
- Адрианов А.В. Стратегия и методология изучения морского биоразнообразия // Биол. моря. 2004б. Т. 30, № 2. С. 91–95.
- Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 1998. 350 с.
- Бириштейн Я.А. Глубоководные ракообразные северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР. 1963. 214 с.
- Борец Л.А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: ТИПРО-центр. 2000. 192 с.
- Виноградова Н.Г., Филатова З.А. Исследования глубоководной фауны // Научно-исследовательское судно "Витязь" и его экспедиции 1949–1979 гг. М.: Наука. 1983. С. 236–254.

⁶ В. Харламенко, С. Кияшко, Л. Вюрцберг.

- Головань О.А. *Mirabilicoxa kussakini* sp. n. – новый вид азеллот глубоководного семейства Desmosomatidae (Crustacea: Isopoda) из батнали Японского моря // Биол. моря. 2007. Т. 33, № 6. С. 408–416.
- Дерюгин К.М. Тихоокеанская экспедиция Госуд. гидрологического института 1932 г. // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 19. С. 5–36.
- Дерюгин К.М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море) // Сб., посвящ. науч. деятельности Н.М. Книповича (1885–1939). М. 1939. С. 115–142.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Наука. 1963. 739 с.
- Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные холодных и умеренных вод Северного полушария. Т. III. Подотряд Asellota. Ч. 2. Семейства Joeropsididae, Nannoniscidae, Desmosomatidae, Macrostyidae // Определители по фауне, издаваемые ЗИН РАН. 1999. Вып. 169. 385 с.
- Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные холодных и умеренных вод Северного полушария. Т. III. Подотряд Asellota. Ч. 3. Семейство Munnopsidae // Определители по фауне, издаваемые ЗИН РАН. 2003. Вып. 171. 381 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Л.: Наука. 1987. Ч. 5. 526 с.
- Левенштейн Р.Я., Пастернак Ф.А. Изучение донной фауны Японского моря в 52-м рейсе "Витязя" // Океанология. 1973. Т. 13, вып. 6. С. 1098–1102.
- Левенштейн Р.Я., Пастернак Ф.А. Количественное распределение донной фауны Японского моря // Тр. ИО АН СССР. 1976. Т. 99. С. 197–210.
- Решетняк В.В. Глубоководные радиолярии *Phaeodaria* северо-западной части Тихого океана // Фауна СССР, нов. сер. 1966. Вып. 94. 208 с.
- Табачник К.Р. Шестилучевые губки Японского моря с описанием нового вида рода *Scyphidium* // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 2. С. 129–131.
- Ушаков П.В. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР (Polychaeta) // Определители по фауне, издаваемые ЗИН АН СССР. 1955. Т. 56. 445 с.
- Arntz A., Gutt J., Klages M. Antarctic marine biodiversity: an overview // Antarctic communities. Species, structure and survival. Cambridge Univ. Press. 1997. P. 3–14.
- Brandt A., Ellingsen K.E., Brix S. et al. Southern Ocean deep-sea isopod species richness (Crustacea, Malacostraca): influences of depth, latitude and longitude // Polar Biol. 2005. Vol. 28. P. 284–289.
- Brandt A., Gooday A.J., Brix S. et al. The Southern Ocean deep sea: first insights into biodiversity and biogeography // Nature. 2007. Vol. 447. P. 307–311.
- Clarke A., Johnston N.M. Antarctic marine benthic diversity // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 2003. Vol. 41. P. 47–114.
- Grassle J.F., Maciolek N.J. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples // Amer. Natur. 1992. Vol. 139. P. 313–341.
- Kobayashi K. Sea of Japan and Okinawa Trough // The ocean basins and margins. Vol. 7: The Pacific Ocean / Eds A.E.M. Nairns, F.G. Stehli, S. Uyeda. New York: Plenum. 1985. P. 419–458.
- Malyutina M.V. Revision of *Storhyngura* Vanhöffen, 1914 (Crustacea: Isopoda: Munnopsididae) with descriptions of three new genera and four new species from the deep South Atlantic // Org. Divers. Evol. 3. Electr. Suppl. 2003. Vol. 13. P. 1–101.
- Malyutina M.V. *Microcope* gen. nov. – a new deep-sea genus of Munnopsidae (Crustacea, Isopoda, Asellota), with description of two new species from the Southern Hemisphere // Zootaxa. 2008. Vol. 1866. P. 555–574.
- Malyutina M.V., Brandt A. New records of *Storhyngura* (Crustacea, Isopoda, Asellota) from the Antarctic deep sea with descriptions of two new species // Mitt. Mus. Naturkd. Berlin. Zool. Reihe. 2004a. Vol. 80, no. 1. P. 3–32.
- Malyutina M.V., Brandt A. *Storhyngurinae* (Isopoda, Asellota, Munnopsididae) from the Antarctic deep sea with the descriptions of three new species // Beaufortia. 2004b. Vol. 58, no. 1. P. 1–38.
- Malyutina M.V., Brandt A. A reevaluation of the Eurycopinae (Crustacea, Isopoda, Munnopsidae) with a description of *Dubinetes* gen. nov. from the southern Atlantic deep sea // Zootaxa. 2006. Vol. 1272. P. 1–44.
- Malyutina M.V., Brandt A. Diversity and zoogeography of Antarctic deep-sea Munnopsidae (Crustacea, Isopoda, Asellota) // Deep-Sea Res. Part II. 2007a. Vol. 54. P. 1790–1805.
- Malyutina M.V., Brandt A. *Gurjanopsis australis* gen. nov., sp. nov., a new epibenthic deep-sea munnopsid (Crustacea, Isopoda, Munnopsidae) from the Weddell Sea, Southern Ocean // Deep-Sea Res. Part II. 2007b. Vol. 54. P. 1806–1819.
- Malyutina M.V., Brandt A. Description of three new species of the deep-sea munnopsid genus *Belonetes* (Crustacea, Isopoda, Asellota) from the Weddell Sea, Southern Ocean // Zootaxa. 2009. Vol. 2277. P. 33–52.
- Menzies R.J. The isopods of abyssal depths in the Atlantic Ocean. Vema Research Series. 1962. Vol. 1. P. 79–206.
- Taylor P.A. Deep-sea eukaryote ecology of the semi-isolated basins off Japan // J. Oceanogr. 2002. Vol. 58. P. 333–341.
- Wolff T. The systematics and biology of bathyal and abyssal Isopoda Asellota // Galathea Rep. 1962. Vol. 6. P. 1–320.