

# Оценка видового разнообразия ихтиофауны залива Петра Великого (Японское море)<sup>8</sup>

Е. В. Ашихмина

*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН*

Проблема минимизации изменений существующего уровня биоразнообразия в интенсивно эксплуатируемых экосистемах, сохранение и восстановление его естественного уровня продолжает оставаться важнейшей задачей экологии. Индексом благополучия экосистемы может служить ее видовое разнообразие (species diversity): видовое богатство (species richness) и выравненность распределения видов по обилию (evenness). Повышение уровня загрязнения среды обитания приводит к снижению видового разнообразия: уменьшению видового богатства и изменению распределения видов по обилию [1, 2].

Целью данной работы является оценка и сравнительный анализ видового разнообразия ихтиофауны (донной, придонной и придонно-пелагической) различных районов залива Петра Великого, в течение последних 3-х десятилетий испытывающего сильное антропогенное воздействие [3].

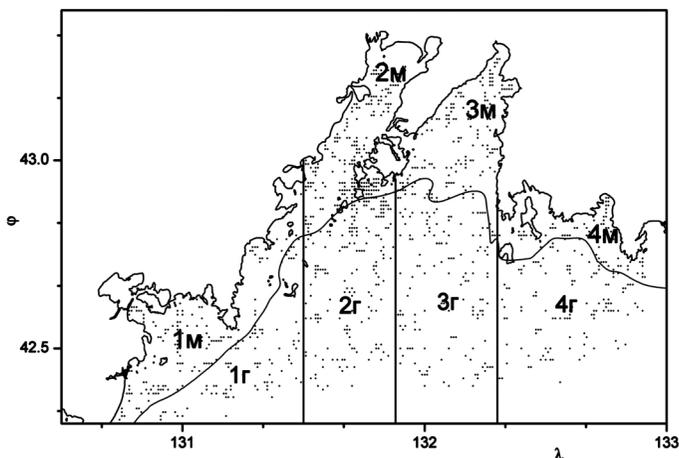
Имеющиеся работы по описанию и оценке видового разнообразия ихтиофауны относятся, в основном, к сублиторали залива [4–8].

## 1. Материал и методика

Наиболее важным и сложным этапом биогеографических исследований является районирование. Оно может осуществляться с помощью различных подходов: выделение биотопов на основе ранее установленного территориального распределения группировок рыб или выделение физико-географических районов с последующей оценкой возможности отнесения их к биотопам определенного ранга. Следует заметить, что реальные границы между биотопами, во многом определяемые структурой и доста-

---

<sup>8</sup> Работа поддержана грантом ДВО РАН, проект № 06-III-A-01-458.



**Рис. 1.** Схема районирования залива Петра Великого: юго-восточная часть (1), Амурский залив с прилегающими водами центральной части (2), Уссурийский залив с прилегающими водами (3), юго-западная часть (4); (м) — мелководные, (г) — глубоководные участки

точно изменчивой конфигурацией водных масс [9, 10], могут не иметь точных координат, и любое районирование является достаточно условным. Анализ имеющихся данных показал недостаточность их объема для реализации первого подхода. Районирование осуществлялось по двум параметрам: географическим координатам и глубинам. Акватория была поделена по меридианам на 4 участка, разделенные далее по 50-метровой изобате на мелководную и глубоководную части (рис. 1).

Оценка выполнена на данных 1437 учетных тралений, проведенных в 14 экспедициях ТИНРО-Центра<sup>9</sup> в июле–сентябре 1989–2004 гг. Траления выполнялись донными тралами в диапазоне глубин 5–150 м. Уловы разбирались с полной регистрацией видового состава по принятой в ТИНРО-Центре методике [11–13]. Для стандартизации результаты подсчета численности и биомассы каждого вида пересчитывались на единицу площади (экз./км<sup>2</sup> и т/км<sup>2</sup>).

Все количественные оценки получены на основе объединения многолетних данных в одну выборку и приведения их к усредненному на одно траление значению. Такое усреднение позволяет избежать ошибок, связанных с различным числом проводимых на каждом участке в различные годы тралений и различной площадью выделенных участков. Траления на каждом участке в каждом году проводились в течение всего сезона, по-

<sup>9</sup> Данные предоставлены лабораторией «Прибрежного рыболовства» ТИНРО-Центра.

этому оценки получены для этого периода без учета их возможной сезонной изменчивости. Основную часть траловых станций составляли донные и донно-придонные виды. Небольшая часть видов относилась к придонно-пелагической ихтиофауне. Далее под ихтиофауной мы будем иметь в виду именно эти виды.

Видовое богатство сообщества представляет, по существу, число составляющих его видов ( $S$ ) [1].

Основная трудность его оценки для ихтиофауны связана с возможностью корректного выделения видов, «приуроченных» к постоянному обитанию на данной территории и составляющих трофическую структуру ценоза и отсечения случайных видов. Наиболее часто используемый для решения вопроса о принадлежности вида к конкретному местообитанию критерий — относительная частота его встречаемости. По различным методикам в списки могут включаться виды с различной частотой встречаемости ( $> 20\%$ ,  $>30\%$ ,  $>50\%$ ). Однако отсутствие вида даже в большой части выборок не исключает возможности того, что вид может присутствовать на данной территории в качестве редкого.

В качестве основного критерия принадлежности вида к фауне конкретного участка была взята абсолютная частота встречаемости: число лет, в которых вид был зафиксирован за весь период исследований. В экологических исследованиях такой показатель используется редко, в основном, из-за отсутствия достаточного временного ряда данных. Виды, встретившиеся в четырех и менее годах ( $< 30\%$ ) были отнесены к эпизодическим, не характерным для залива видам и исключены из списков конкретных участков.

Для оценки соотношения между числом видов ( $S$ ) и обилием ( $N$ ) были использованы наиболее простые и часто применяемые индексы видового богатства.

#### 1. Индекс Маргалефа [14]

$$D_{Mg} = (S - 1) / \ln N. \quad (1)$$

Максимальное значение  $(S - 1) / \ln N$  индекс принимает при  $S = N$ , минимальное (0) — при  $S = 1$ .

#### 2. Индекс Менхиника [15]

$$D_{Mn} = S / \sqrt{N} \quad (2)$$

По сути, данные индексы характеризуют скорость возрастания числа видов при увеличении объема выборки.

Несмотря на большое число существующих моделей, для общего описания распределение обилия видов обычно используют четыре основ-

ные: геометрического ряда, логнормального распределения, логарифмического ряда, модель разломанного стержня МакАртура [1].

Для численной оценки видового разнообразия к настоящему времени разработан и применяется целый ряд индексов. Известно, что оценки различных индексов для одних и тех же сообществ коррелируют между собой. Но поскольку единой точки зрения о том, какой индекс лучше, нет, и различные авторы используют различные индексы, для возможности дальнейшего сравнения результатов мы использовали несколько наиболее распространенных [16].

Показатель доминирования (мера концентрации) Симпсона

$$C = \sum_1^S p_i^2, (0 < C < 1) \quad (3)$$

где  $p_i$  — доля  $i$ -го вида в генеральной совокупности, включающей  $S$  видов. В терминах теории вероятности (3) есть вероятность того, что две подряд изъятые особи принадлежат одному виду. Чем больше эта вероятность, тем меньше разнообразие сообщества. Для конкретных выборок, состоящих из  $N$  особей  $S$  видов, минимальное значение  $C$  достигается при полной выравненности, когда все виды имеют равное обилие, максимальное — при доминировании одного из видов. Индекс чувствителен к присутствию наиболее обильных (доминирующих) видов и слабо зависит от общего числа видов. Как было показано [17], при  $S > 10$  значение индекса в большой степени определяется типом распределения видового обилия, поэтому сравнение сообществ по данному критерию может осуществляться только при однотипном распределении. Поскольку индекс фактически оценивает однообразие коллекции, чаще в качестве показателя разнообразия используют дополнение к мере концентрации  $PIE = 1 - C$  (probability of interspecific encounter — вероятность межвидовых встреч) или  $1/C$ .

3. Индекс Макинтоша  $D$ . Оценивает разнообразие сообщества на основе вычисления евклидова расстояния от точки начала координат  $(0, 0, \dots, 0)$ , обозначающей коллекцию видов, не содержащую особей, до точки в  $S$ -мерном пространстве соответствующей коллекции, состоящей из  $N$  особей, принадлежащих  $S$  видам и имеющей координаты

$$n_1, n_2, \dots, n_i \quad (N = \sum_1^S n_i)$$

$$D = \sqrt{\sum_1^S n_i^2} \quad (4a)$$

Максимум ( $N$ ) достигается при  $S=1$ . С ростом  $S$  значение  $D$  уменьшается, т. е., данная мера, как и показатель Симпсона, оценивает однообразие. На основе  $D$  вычисляется другая мера, характеризующая выравненность распределения обилия видов

$$D' = D'' / D''_{\max} = (N - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}) / (N - \sqrt{N}), \quad (4b)$$

где  $D''$  есть  $N$  дополнение от  $D$  ( $D'' = N - D$ ),  $D''_{\max}$  — абсолютный максимум. Отношение изменяется в диапазоне от 0 при  $S=1$  до 1 при  $S \rightarrow N$ .

4. Показатель Шеннона  $H$  — информационная мера разнообразия.

$$H = -K \sum_1^S p_i \log p_i, \quad (5)$$

Вывод показателя достаточно сложен и основан на том, что разнообразие является мерой информации системы, которая может быть измерена так же, как информация, содержащаяся в коде или символе. Единица измерения зависит от постоянной  $K$  и основания логарифма (обычно используют  $K = 1$  и логарифм по основанию 2). Индекс принимает минимальное значение при крайней невыравненности системы:  $H_{\min} = 0$  при  $S=1$ . Для конкретных выборок, состоящих из  $S$  видов,  $H_{\max} = \log S$  имеет место при полной выравненности, когда численности всех видов одинаковы ( $n_1 = n_2 \dots = n_i = N/S$ ).

5. Показатель выравненности Пиелу  $e$ . Фактически является относительной величиной индекса Шеннона

$$e = H / H_{\max}, 0 < e < 1. \quad (6)$$

Большее значение индекса соответствует большей выравненности распределения видов по относительному обилию.

Для групп мелководных, глубоководных участков, всего залива значения всех индексов рассчитывались как средневзвешенные с учетом различного числа тралений на каждом участке. Достоверность различий оценок между группой мелководных и глубоководных участков может оценена с помощью расчета стандартной ошибки среднего значения  $\sigma_{\bar{x}}$  [18].

## 2. Результаты и обсуждение

Полученные оценки обилия, число зафиксированных видов, оценки числа эпизодических видов и, соответственно, оценки видового богатства ( $S$ ) и индексов  $D_{Mg}$  и  $D_{Mn}$  для каждого участка представлены в табл. 1. В таблице представлены также данные по числу тралений на каждом участке, которые использовались при расчете средневзвешенных значений индексов.

Из 135 зарегистрированных за период исследований в заливе видов большая часть (64 вида, 47 %) представлена эпизодически встречающимися на всех участках. По имеющимся данным [19] более 60 отмечаемых в уловах видов залива являются южными мигрантами: имеют тропическое и субтропическое происхождение.

Таблица 1

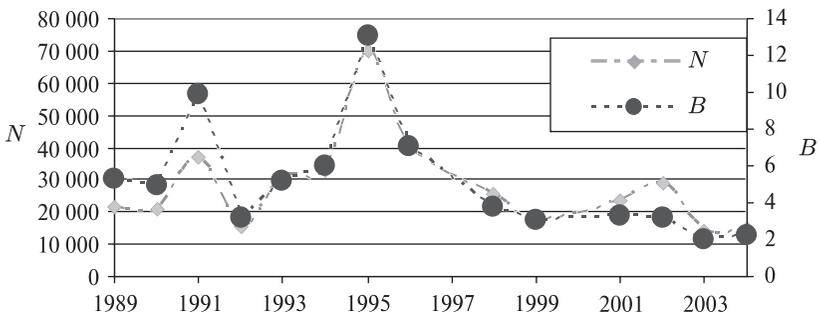
Видовое богатство выделенных участков

| Участки / оценки      | Мелководные |            |            |            |                     | Глубоководные |            |            |            |                       | Весь залив  |
|-----------------------|-------------|------------|------------|------------|---------------------|---------------|------------|------------|------------|-----------------------|-------------|
|                       | 1 м         | 2 м        | 3 м        | 4 м        | на мелко-<br>водных | 1 г           | 2 г        | 3 г        | 4 г        | на глубоко-<br>водных |             |
| Число тралений        | 151         | 392        | 194        | 93         | 830                 | 112           | 189        | 177        | 129        | 607                   | 1437        |
| Обилие (N) (тыс.)     | 17,6        | 38,1       | 31,4       | 31,8       | 29,7                | 15,5          | 15,6       | 17,89      | 13,7       | 15,6                  | 22,7        |
| Зафиксировано видов   | 79<br>59 %  | 88<br>65 % | 81<br>60 % | 69<br>51 % | 110<br>82 %         | 68<br>50 %    | 79<br>59 % | 79<br>59 % | 70<br>52 % | 95<br>70 %            | 135         |
| Эпизодические виды    | 38<br>48 %  | 49<br>56 % | 41<br>51 % | 28<br>41 % | 69<br>63 %          | 26<br>38 %    | 32<br>41 % | 34<br>43 % | 29<br>41 % | 47<br>49 %            | 64<br>47 %  |
| Видовое богатство (S) | 41<br>52 %  | 39<br>44 % | 40<br>49 % | 41<br>59 % | 41<br>37 %          | 42<br>62 %    | 47<br>59 % | 45<br>57 % | 41<br>59 % | 48<br>51 %            | 71<br>53 %  |
| $D_{Mg}$              | 4,09        | 3,6        | 3,77       | 3,95       | 3,76 ± 0,19         | 4,25          | 4,76       | 4,5        | 4,2        | 4,47 ± 0,22           | 4,06 ± 0,4  |
| $D_{Mn}$              | 0,31        | 0,2        | 0,23       | 0,24       | 0,23 ± 0,04         | 0,34          | 0,38       | 0,34       | 0,35       | 0,35 ± 0,017          | 0,28 ± 0,07 |

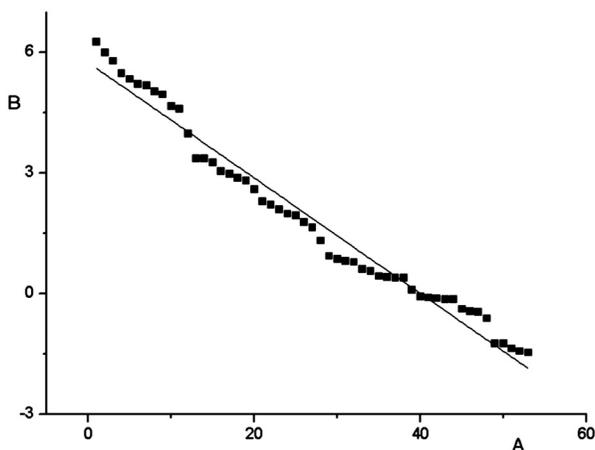
В целом, на мелководных участках зафиксировано больше видов, чем на глубоководных. В то же время, сравнительно большая их часть является эпизодическими и полученные оценки видового богатства  $S$  сравнительно ниже оценок глубоководных участков. Наибольшим числом зарегистрированных в уловах видов и наибольшей частью эпизодических видов характеризуется Амурский залив (2 м), являющийся наиболее изолированной, распресненной и загрязненной частью залива Петра Великого. Наибольшие оценки видового богатства получены для глубоководных участков центральной части залива (2 г, 3 г).

Полученное распределение между участками оценок индексов  $D_{Mg}$  (1) и  $D_{Mn}$  (2) соответствует распределению оценок  $S$ : более низкие значения на мелководье, минимальные оценки Амурского залива. Различия средневзвешенных оценок  $D_{Mg}$  для группы мелководных и глубоководных участков статистически значимы, для  $D_{Mn}$  статистической достоверности различий нет. Оценка  $D_{Mg}$  для мелководья значительно ниже приводимой ранее в литературе (7.7) по материалам исследований за 1991–1999 гг. [19]. Значительно ниже приводимых (5.5, 6.1) и полученные оценки для Амурского и Уссурийского заливов. Изменение оценок, несомненно, связано с уменьшением обилия ( $N, B$ ) ихтиофауны залива в последние годы (рис. 2).

Общий анализ распределения обилия видов показал, что на всех участках оно сходно и достаточно хорошо аппроксимируется моделью геометрического ряда [1]. Модель предполагает постоянную скорость убывания  $N$  видов, и распределение описывается простым уравнением регрессии (рис. 3).



**Рис. 2.** Динамика изменения численности ( $N$ ) и биомассы ( $B$ ) ихтиофауны в заливе Петра Великого с 1988 по 2004 гг.



**Рис. 3.** Аппроксимация распределения обилия видов (участок 1 м) моделью геометрического ряда. По оси абсцисс — ранжированные в порядке убывания  $N$  виды, по оси ординат —  $\ln N$

**Таблица 2**

Параметры и статистика уравнений регрессий для выделенных участков

| Участки / параметры | Свободный член |                    | Угловой коэффициент |                    | Статистика<br>$R^2$ |
|---------------------|----------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
|                     | значение       | стандартная ошибка | значение            | стандартная ошибка |                     |
| 1 м                 | 7,619          | 0,098              | -0,146              | 0,003              | 0,976               |
| 2 м                 | 8,523          | 0,100              | -0,163              | 0,003              | 0,980               |
| 3 м                 | 8,169          | 0,101              | -0,150              | 0,003              | 0,976               |
| 4 м                 | 7,658          | 0,158              | -0,134              | 0,005              | 0,930               |
| 1 г                 | 7,642          | 0,053              | -0,138              | 0,002              | 0,992               |
| 2 г                 | 7,702          | 0,057              | -0,131              | 0,002              | 0,990               |
| 3 г                 | 7,940          | 0,054              | -0,145              | 0,002              | 0,993               |
| 4 г                 | 7,486          | 0,069              | -0,138              | 0,002              | 0,987               |

Значения коэффициентов уравнений и их статистики для всех участков представлены в табл. 2. Индикатором степени соответствия эмпирического распределения модельному является коэффициент детерминации  $R$  — квадрат (значение близкое к 1,0 означает, что модель объясняет почти всю изменчивость соответствующих переменных).

Считалось, что данная модель характерна для сообществ бедных видами (< 10) на ранних стадиях сукцессии и описывает наименее выровненное их распределение. В ходе сукцессии или по мере улучшения условий обитания

характер распределения начинает меняться и приближается к модели лог-ряда. Мэй [17] показал, что переход к данному типу распределения возможен для стабильных уравновешенных сообществ под действием антропогенных факторов в результате «обратной сукцессии», выражающейся, в частности, в исчезновении части видов, наиболее восприимчивых к загрязнениям

Полученные значения индексов видового разнообразия (4–6) представлены в табл. 3.

Рассчитанные значения  $1/C$  для мелководья соответствуют приводимым в литературе [19]. Достоверных различий между оценками мелководных и глубоководных участков нет. Для иллюстрации представлен график распределения относительного обилия видов на всех участках (рис. 4).

Наименьшие значения  $1/C$ , соответствующие наименее выровненному распределению (рис. 4) отмечается для участков восточной части залива, характеризующихся присутствием в видовой структуре резко доминирующих по относительному обилию видов ( $>20\%$  по  $N$  и  $>30\%$  по  $B$ ). Наибольшие оценки и наиболее выровненное распределение имеет место на глубоководных участках центральной части залива (2 г и 3 г). Естественно, статистически значимых различий между оценками для групп мелководных и глубоководных участков нет.

Оценки индекса Макинтоша  $D$  (4а), по существу, связаны с оценками  $N$  (коэффициент корреляции  $r = 0,97$ ): наибольшие значения получены для трех мелководных участков, где общая численность видов значительно выше (табл. 1). Исключение составляет мелководье западной части, где оценки  $N$  в среднем в два раза ниже и близки к оценкам глубоководных участков (рис. 5). Максимальные значения индекса, соответствующие наибольшему однообразию сообщества получены для участка 4 м, характеризующегося не только присутствием в видовой структуре двух резко доминирующих по обилию видов, но и сравнительно высоким общим обилием ихтиофауны (табл. 1). В наибольшей степени отмечаемое в последние годы снижение обилия ихтиофауны залива должно было отразиться на значении именно данного индекса. К сожалению, его оценок в более ранних исследованиях мы не нашли.

Значения индексов  $D'$ ,  $H$ ,  $e$  (4б – 6) достаточно высоки, что говорит о сравнительно высокой степени выравненности обилия видов в заливе ( $\approx 70\%$  от максимально возможной при данном числе видов). Индексы имеют сходное распределение значений между участками ( $r_{De} = 0.98$ ,  $r_{eH} = 0.96$ ,  $r_{DH} = 0.98$ ). Минимальные оценки и минимальная выравненность также отмечены на участке 4 м, максимальные оценки и наибольшая выравненность — в глубоководной части, исключая восточную часть залива. Различия оценок  $e$  и  $H$  между группой мелководных и глубоководных участков статистически значимы.

Таблица 3

Оценки видового разнообразия ихтиофауны различных участков залива Петра Великого

| Участки / индексы | Мелководные |      |       |       |                   | Глубоководные |      |      |     |                   | Весь залив   |
|-------------------|-------------|------|-------|-------|-------------------|---------------|------|------|-----|-------------------|--------------|
|                   | 1 м         | 2 м  | 3 м   | 4 м   | средне взвешенные | 1 г           | 2 г  | 3 г  | 4 г | средне взвешенные |              |
| <i>I/C</i>        | 11,1        | 11,1 | 10    | 7,1   | 10,39 ± 1,25      | 13,3          | 14,3 | 14,3 | 9,1 | 13,01 ± 2,06      | 11,49 ± 2,09 |
| <i>D</i> (/1000)  | 5,5         | 11,8 | 10,06 | 12,05 | 10,24 ± 2,40      | 4,3           | 4,2  | 4,8  | 4,5 | 4,4 ± 0,25        | 7,8 ± 3,4    |
| <i>D'</i>         | 0,7         | 0,69 | 0,68  | 0,63  | 0,68 ± 0,02       | 0,73          | 0,74 | 0,73 | 0,7 | 0,72 ± 0,02       | 0,69 ± 0,028 |
| <i>e</i>          | 0,71        | 0,71 | 0,7   | 0,61  | 0,69 ± 0,03       | 0,76          | 0,77 | 0,76 | 0,7 | 0,75 ± 0,01       | 0,72 ± 0,03  |
| <i>H'</i>         | 3,83        | 3,74 | 3,73  | 3,30  | 3,7 ± 0,15        | 4,08          | 4,3  | 4,28 | 3,9 | 4,14 ± 0,14       | 3,88 ± 0,26  |

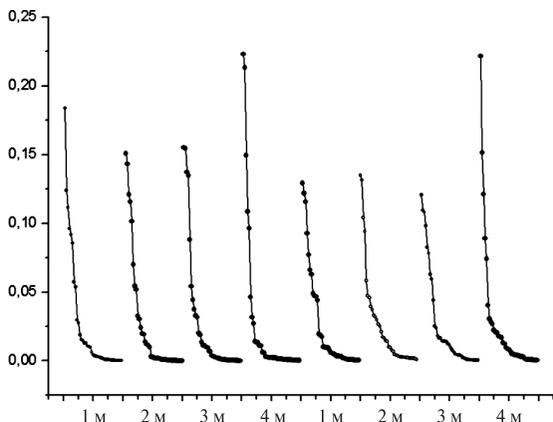


Рис. 4. Распределение относительного обилия видов на всех выделенных участках. По оси абсцисс — ранжированные в порядке убывания относительного обилия виды на каждом участке, по оси ординат — их относительное обилие

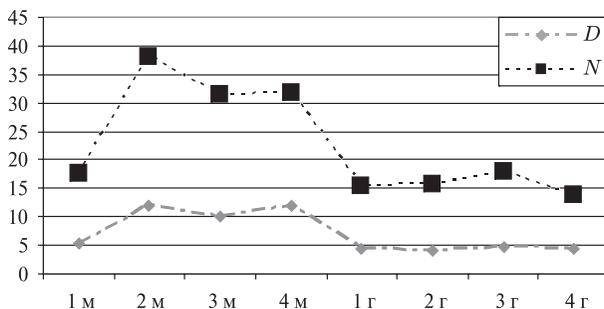


Рис. 5. Соотношение общей численности видов (*N*) и оценок индекса Макинтоша (*D*)

Обычно значения индекса Шеннона  $H$  укладываются в интервал  $1,5 < H < 3,5$  и редко превышают значение 4,5 [1]. Данный индекс широко используется при мониторинге загрязнений среды обитания. Было показано, что значение индекса при оценке разнообразия рыб резко увеличивается по мере удаления от места сбросов в воду отходов [1]. Согласно полученным оценкам максимальным значением  $H$  характеризуется глубоководный участок центральной части, прилегающий к наиболее загрязненной части акватории — Амурскому заливу.

Полученные оценки индекса Пиелу  $e$  (6) значительно выше приведенного в работе [19] значения — 05,77. Здесь следует заметить следующее. Значение данного индекса, в отличие от остальных, во многом определяется числом учтенных видов. Учет отсеченной нами из расчетов группы эпизодических видов, представленной большим числом видов незначительной численности ( $< 1\%$ ) приводит к значительному увеличению значений  $e$ . Корректная оценка выравненности распределения на основе данного индекса возможна только при точно установленном числе видов рассматриваемого сообщества.

### 3. Заключение

В целом, все выделенные участки залива Петра Великого характеризуются высокими оценками видового богатства и сравнительно высокой степенью выравненности обилия видов. Оценки видового богатства глубоководных участков сравнительно выше оценок мелководной зоны. Более низкие, чем ранее приводимые в литературе оценки индексов, могут быть связаны с уменьшением общего обилия ихтиофауны залива, отмечаемой в последние годы. Возможность аппроксимации распределения обилия видов моделью геометрического ряда может быть следствием начавшейся под воздействием изменений среды обитания «обратной сукцессии».

### Литература

1. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М: Мир, 1992. 181 с.
2. *Одум Ю.* Основы экологии М: Мир, 1975. 740 с.
3. *Огородникова А. А.* Эколого-экономическая оценка воздействия береговых источников загрязнения на природную среду и биоресурсы залива Петра Великого (Японское море) / Владивосток: Тинро-центр, 2000. 193 с.
4. *Вдовин А. Н.* Состав и биомасса рыб Амурского залива // Изв. ТИНРО, 1996. Т. 119. С. 72–88.
5. *Измятинский Д. В.* Видовой состав рыб в зоне верхней сублиторали юго-западной части залива Петра Великого (Японское море): от устья реки Туманной до мыса Брюса // Вопросы ихтиологии, 2000. Т. 40. № 5. С. 600–605.

6. *Измятинский Д. В.* Разнообразие видов рыб верхних сублиторальных вод залива Петра Великого Японского моря // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 1. С. 19–22.
7. *Измятинский Д. В.* Состав и биомасса рыб в сублиторали залива Петра Великого // Изв. ТИНРО, 2004. Т. 138. С. 66–83.
8. *Соколовская Т. Г., Соколовский А. С., Соболевский Е. И.* Список рыб залива Петра Великого (Японское море) // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 5–15.
9. *Зуенко Ю. И.* Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: ТИНРО, 1994. С. 20–39.
10. *Зуенко Ю. И.* Элементы структуры вод северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО, 1998. Т. 123. С. 262–290.
11. *Борец Л. А.* Состав и современное состояние сообщества рыб Карагинского залива // Изв. ТИНРО, 1985. Т. 110. С. 20–28.
12. *Волвенко И. В.* Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным трапловой съемки // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 473–500.
13. *Гаврилов Г. М., Пушкарева Н. Ф., Стрельцов М. С.* Состав и биомасса донных и придонных рыб экономической зоны СССР Японского моря // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. 1988. С. 37–53.
14. *Margalef R.* Information theory in ecology /Gen. Syst. 1958. № 3. P. 36–51.
15. *Menhinick E. F.* Estimations of insect populations density in herbaceous vegetation with emphasis on removal sweeping / Ecology. 1963. № 44. P. 617–622.
16. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях М: Наука, 1982. 288 с.
17. *May R. M.* Patterns in multi-species communities // Theoretical Ecology: Principles and Applications. Blackwell, Oxford. 1981. P. 197–227.
18. *Урбах Б. Ю.* Биометрические методы. М: Наука. 415 с.
19. *Измятинский Д. В.* Ихтиофауна верхней сублиторали залива Петра Великого (Японское море): автореф. диссерт., Владивосток, 2002. 24 с.