

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 574.9(265.5)

О.А. Иванов¹, В.В. Суханов^{2*}

¹ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

² Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОГЕОГРАФИИ В ПРИЛОЖЕНИИ
К РАЙОНИРОВАНИЮ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД ТИХОГО ОКЕАНА**

Обсуждается становление и положение биогеографии в системе наук и ее методологические особенности как междисциплинарной науки (биологический и географический аспекты биогеографии). Приводятся сведения об общих закономерностях распределения жизни на поверхности Земли, особенностях среды обитания пелагических организмов и обсуждается понятие «динамическая биогеография». С использованием нового подхода приводятся результаты широтно-зонального районирования по нектону эпи- и мезопелагиали дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана. Результаты районирования эпипелагиали свидетельствуют об одноименном широтном статусе Охотского и Берингова морей, соответствующем высокобореальной широтной подзоне. Эпипелагиаль северо-западной части Японского моря и тихоокеанских вод России в целом была отнесена к низкобореальной широтной подзоне. По хорологической структуре фауны нектона мезопелагиаль всех регионов соответствует низкобореальной широтной подзоне. Результаты районирования эпи- и мезопелагиали по нектону показали существенные различия, а степень их дробности уменьшается от эпипелагиали к мезопелагиали, что обусловлено ослаблением влияния климатических факторов с увеличением глубины. Во всех случаях районирования строго широтного размещения выделов природных зон не наблюдается. Показано соответствие биогеографических выделов структурным параметрам среды (водные массы, течения, фронтальные зоны, вихри и ринги).

Ключевые слова: морская биогеография, зоогеографическое районирование, широтная и вертикальная зональность, нектон, эпипелагиаль, мезопелагиаль, дальневосточные моря, тихоокеанские воды России.

Ivanov O.A., Sukhanov V.V. Some aspects of biogeography with reference to zoning of the Far- Eastern Seas of Russia and adjacent waters of the Pacific Ocean // *Izv. TINRO.* — 2015. — Vol. 183. — P. 3–26.

Formation of biogeography, its methodological features, and its status as interdisciplinary science combining biological and geographical aspects are discussed. There is noted that the descriptive period of biogeography has passed, and now any «manifestation of life on the globe» requires its explanation. These explanations are reduced to three non-adversarial restrictions:

* *Иванов Олег Альбертович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: oliv@tinro.ru; Суханов Виталий Викторович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: bbc@imb.dvo.ru.*

Ivanov Oleg A., D.Sc., leading researcher, e-mail: oliv@tinro.ru; Sukhanov Vitaly V., D.Sc., chief researcher, e-mail: bbc@imb.dvo.ru.

environmental (ecology), temporal (history of origin, evolution), and spatial (geography). General regularities of life distribution over the Earth surface are analyzed, in particular the features of pelagic organisms habitat, and the concept of «dynamic biogeography» is discussed. Latitudinal zoning of epi- and mesopelagic layers in the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific waters is proposed on the basis of data about areas and distribution of 493 species of nekton (fishes and squids) for the 30-year period (1980–2009) obtained from 27 thousand trawl samples caught in 272 expeditions. This zoning uses a new approach related to the chorological direction in marine biogeography realized with the index of latitudinal zoning (ILZ). For this index calculation, all types of species areas (formerly expressed in verbal forms) were identified with numerical codes, which were averaged for all species in each sample, then the regions with certain ILZ values and borders between them were determined on the maps of ILZ distribution, and latitudinal zones and subzones were defined. There is found that the epipelagic layer of the Okhotsk and Bering Seas corresponds to the high-boreal latitudinal subzone and the epipelagic layer of the northwestern Japan Sea and the major part of Russian EEZ in the Pacific corresponds to the low-boreal latitudinal subzone. Fauna of nekton in the mesopelagic layer of all studied regions corresponds by its chorological structure to the low-boreal latitudinal subzone. So, zoning of epipelagic and mezopelagic layers is significantly different, with the fragmentation reducing with depth, possibly due to weakening of climatic factors influence. The biogeographical zoning is not literally zonal but corresponds to structure of the environments (water masses, fronts, currents, gyres, eddies, etc.).

Key words: marine biogeography, zoogeographical zoning, latitudinal zonality, vertical zonality, nekton, epipelagic layer, mesopelagic layer, Far-Eastern Seas, North-West Pacific.

Введение

До сих пор положение биogeографии в системе наук оценивается неоднозначно, она, по мнению А.И. Кафанова (2005), находится еще на допарадигменном этапе развития и требует серьезного методологического осмысления. Общая биogeография, находясь на стыке между науками о Земле и биологией, представляет собой междисциплинарный комплекс наук, изучающих географические, биологические и геологические закономерности распределения проявлений жизни в пространственно-временном континууме (Лёвушкин, 1982; Кафанов, 2005; Кафанов, Кудряшов, 2007). В силу этого возникает необходимость строгого различения этих аспектов биogeографии. Так, объект анализа биологического аспекта биogeографии — биотические элементы, географического аспекта — биотические регионы (группы территорий или акваторий со сходным населением), а геологического аспекта — определенные эпохи геологической истории. Иными словами, под одной вывеской «биogeография» скрываются несколько вполне самостоятельных наук (например, географическая зоология и ботаника, зоологическая и ботаническая география), каждая со своей методологией, объектами и предметами, целями и задачами исследований. В практике биogeографической науки наметились крупные самостоятельные ветви: биogeография суши, биogeография моря, фитогеография, зоогеография и другие, менее самостоятельные ветви (Кафанов, 2005), причем каждая существует в контексте исторического развития и современного понимания.

Биogeография как наука зародилась с понятия «географическая зоология» (изучает географические причины распространения видов и других таксонов животных), впервые введенного в научный обиход Э. Циммерманом, который хорошо различал биологический и географический аспекты биogeографии и в своих работах выделял «зоологическую географию», изучающую животное население различных районов Земли (Воронов и др., 2003; Кафанов, 2005). В дальнейшем, в ходе становления биogeографии как науки, биogeографы неоднократно возвращались к теме разграничения «географической зоологии» и «зоологической географии». Достаточно вспомнить интересную работу А.П. Кузякина «О ландшафтной орнитogeографии и ее антиподе» (1964). Автор этой работы в вопросах терминологии, объектов изучения, методов, задач и целей биogeографии придерживался иных, «неклассических», взглядов, относя биogeографию к географическим наукам (а географическую зоологию и ботанику — к биологическим). Он определял основную задачу биogeографии как описание ландшафта

с учетом растительного покрова и животного населения. А.П. Кузякин предлагал четко разграничивать «географическую зоологию» и «зоологическую географию», отнеся их соответственно к биологическим и географическим наукам. По его мнению, первоначальный смысл понятия «географическая зоология» (автор ссылается на Э. Циммермана и Л.С. Берга) кем-то перевернут с ног на голову (переставлены слова) и это выражение (зоологическая география) вошло в привычку, в традицию, стало «классическим» (Кузякин, 1964).

Так или иначе, следует признать, что в научной литературе утвердился один общий, но неоднозначный термин «биогеография» (с его производными), в настоящей работе мы будем им пользоваться с точки зрения биолога (не географа), и речь в ней пойдет о морской биогеографии. Возможно, что наука биогеография придет к общепризнанному решению своей основной методологической проблемы, обозначенной А.И. Кафановым (2005) как *определение ее места в системе наук и раскрытие логики ее внутреннего членения*. В рамках настоящей работы мы не будем вдаваться в эти не до конца решенные проблемы. В любом случае наука биогеография уже давно «прожила» свой описательный период, и в настоящее время любые «проявления жизни по земному шару» требуют объяснений, которые могут быть сведены к трем не противостоящим друг другу ограничениям: среды (экология), времени (история происхождения, эволюция) и пространства (география). Существуют только две основные группы причин — экологические и исторические (биологические и геологические факторы эволюции живых существ), — объясняющих, почему так или иначе размещена жизнь на планете Земля (Myers, Giller, 1988; Huggett, 1998). Важно, что с развитием компьютерных технологий наука биогеография, как, впрочем, и любая другая наука, получила доступ к новым инструментальным средствам. С помощью мощной вычислительной техники стала возможной обработка огромных массивов данных с привлечением сложных алгоритмов вычислений и статистических процедур. Все это позволило если не полностью избавиться от зависимости результатов районирования от личных психофизиологических особенностей и пристрастий исследователей, то, по крайней мере, осознанно контролировать проблему более объективного районирования, в явном виде управляя параметрами компьютерных программ, осуществляющих это районирование.

Поставленную нами цель работы можно определить следующим образом: с привлечением современных компьютерных технологий осуществить широтно-зональное районирование пелагиали дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана на основе ареалов нектона. Попутно мы определим место нашего подхода районирования в системе уже сформировавшихся понятий, принципов и методов, относящихся к морской биогеографии, и покажем, что размещение биогеографических выделов и их границ обусловлено и совпадает с реально существующими относительно устойчивыми элементами биотопа (водные массы, течения, фронтальные зоны, вихри и ринги).

Материалы и методы

Объект нашего исследования — самые массовые представители нектона: рыбы (здесь под этим общим понятием скрываются три класса гидробионтов — миноги *Petromyzontida*, хрящевые *Chondrichthyes* и костные *Actinopterygii* рыбы) и головоногие моллюски *Cephalopoda*, обитающие в российской зоне дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана. В контексте настоящей работы употребляется таксономически разнородный термин *нектон* — выделяемая из всей совокупности гидробионтов особая жизненная форма морских организмов, способных активно плавать в толще воды, преодолевать значительные расстояния, противостоять течениям и круговоротам. Из довольно большой группы морских организмов (рыбы, головоногие моллюски, китообразные, ластоногие, птицы, морские черепахи и змеи), попадающих под это определение, мы рассматриваем только четыре вышеуказанных класса гидробионтов. Для удобства мы будем часто использовать термин нектон в этом ограничении. Причиной такой селекции послужил «отбор» в его прямом, непосредственном смысле: в наши тралы попадали в основном именно рыбы и головоногие моллюски. В то же время, если

строго подходить к понятию нектон, то не все объекты исследований из наших уловов будут ему соответствовать. Вслед за Н.В. Париным (1968, 1988) мы осознаем определенную условность понятий двух основных жизненных форм гидробионтов пелагиали (нектон и планктон), которые связаны многочисленными переходами (нектопланктон, ихтиопланктон, мезо- и макропланктон, микронектон и пр.). К тому же большинство нектонных рыб (исключая хрящевых) проходят в своем развитии планктонную стадию, вдобавок в неритической пелагиали в наши тралы попадали обитатели бентали (нектобентос, бентонектон), многие из которых тоже имеют планктонную, а некоторые даже нектонную стадию развития. Тем не менее вместо громоздкого словосочетания «пелагические и бентальные рыбы и головоногие моллюски, пойманные разноглубинным пелагическим тралом» мы будем использовать термин «нектон», близкий по эколого-биотопической характеристике к объектам наших исследований.

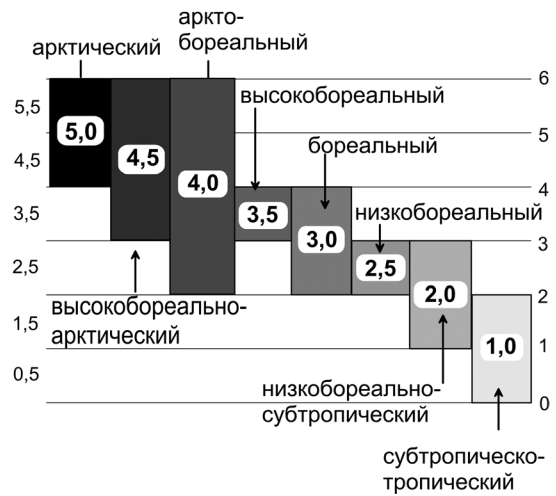
Предметом исследования данной работы стал ареал вида в системе широтных зон. Отметим, что ареал вида тесно связан с его экологией, т.е. с эколого-географической характеристикой вида (Несис, 1982). Видовой ареал — это результат влияния современных и предшествующих экологических факторов среды на особенности размещения вида в пространстве. *Ареал вида определяется его эколого-физиологическими особенностями, которые обуславливают потенциальные возможности его расселения, и историей формирования вида, которая определяет, в какой мере эти возможности могли реализоваться* (Несис, 1982).

Исходным материалом для настоящей публикации послужили фактические данные о видовом составе и распределении рыб и головоногих моллюсков в российской экономической зоне северо-западной части Тихого океана, сбор которых осуществлялся пелагическими тралами в течение 30 лет (1980–2009 гг.) во время комплексных экспедиционных работ ТИНРО-центра. Параллельно при выполнении учетных траловых съемок проводился комплекс океанологических и планктонных работ. За этот период было проведено 272 морских экспедиции и выполнено свыше 27 тыс. учетных тралений. Основная часть тралений (59,7 %) была выполнена в верхнем слое эпипелагиали (0–70 м). Доля эпипелагических тралений (до 200 м) составила 79,2 %, а мезопелагических (глубже 200 м) — 20,8 %. Всего в общий список видов нектона дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана было включено 493 вида гидробионтов, из них 43 вида головоногих моллюсков, 2 вида миног, 15 видов хрящевых и 433 вида костных рыб.

Зоогеографическое районирование акватории дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана осуществлено с помощью нового подхода (Суханов, Иванов, 2009а), относящегося к хорологическому направлению в морской биогеографии (Семенов, 1986). В методическую основу такого подхода районирования положены классификация и типология ареалов видов нектона в системе планетарных широтных зон. Основная единица районирования по широтно-зональному принципу — зона либо подзона (Несис, 1985). В северном полушарии принято (но не всеми авторами) выделять три планетарные широтные зоны: арктическую, бореальную и тропическую. Каждая из них подразделяется на две подзоны: арктическая — на высоко- и низкоарктическую; бореальная — на высоко- и низкобореальную; тропическая — на субтропическую (северную) и тропическую, или экваториальную (Ekman, 1953; Бродский, 1957; Кусакин и др., 1975; Зенкевич, 1977; Перестенко, 1982; Парин, Несис, 1986; Микулин, 2003). В соответствии с этой подразделенностью природных широтных зон каждому из видов нектона на основе литературных сведений (Андрияшев, 1939; Несис, 1985; Willis et al., 1988; Федоров, Парин, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Токранов, 2010) был присвоен определенный широтно-зональный тип ареала. В некоторых случаях сведения о типах ареалов были взяты из поисковой системы сайта <http://www.fishbase.org>. Далее все словесно сформулированные типы ареалов (всего их оказалось 8) были отождествлены с их численными кодами (рис. 1, см. таблицу). Здесь будет уместно упомянуть, что выполнение задачи широтно-зонального районирования оказалось возможным благодаря большому труду наших предшественников — морских биологов. Именно их усилиями к настоящему времени широтные ареалы большинства видов нектона известны.

Рис. 1. Ранговая шкала индексов широтной зональности. Средние ранги подзон указаны слева, границы между подзонами в единицах рангов — справа (0 — экватор, 6 — Северный полюс)

Fig. 1. Rank scale of the Index of Latitudinal Zoning for nekton species from the northwestern Japan Sea. Left — mean ranks of subzones; right — borders between subzones in rank units from 0 (Equator) to 6 (North Pole)



Частотное распределение видов нектона по индексам широтной зональности (ИШЗ), %
Frequency distribution of species by the Index of Latitudinal Zoning, %

ИШЗ	Ареал	Японское море (N = 122; ИШЗ = 2,67)	Охотское море (N = 281; ИШЗ = 3,23)	Берингово море (N = 191; ИШЗ = 3,22)	Тихоокеанские воды (N = 361; ИШЗ = 2,55)
5,0	Арктический	—	—	2,1	—
4,5	Высокобореально-арктический	—	0,4	—	—
4,0	Арктическо-бореальный	14,5	9,6	14,7	7,2
3,5	Высокобореальный	0,8	9,3	7,3	4,7
3,0	Бореальный	45,4	54,4	49,2	28,4
2,5	Низкобореальный	11,2	12,1	9,4	10,5
2,0	Субтропическо-низкобореальный	16,9	6,4	8,9	14,1
1,0	Тропическо-субтропический	11,2	7,8	8,4	35,1

Примечание. В скобках указано видовое богатство (N) и среднее значение ИШЗ по обобщенным данным.

Логика численного кодирования была следующей. В качестве неделимого далее минимального выдела была выбрана подзона, а каждой границе между подзонами был присвоен ранг от 0 до 6. При этом ранги присваивали границам между подзонами в порядке увеличения от тропиков (экватор получил ранг 0) к северным широтам, заканчивая в высокоарктической подзоне (Северный полюс получил ранг 6). Последовательность рангов (рис. 1) была названа шкалой индексов широтной зональности (ИШЗ), к которым уже были применены стандартные статистические операции по их усреднению для всех видов, встреченных в пробе.

При помощи компьютерных средств на основе этих данных строились карты распределения этого нового биогеографического показателя — индекса широтной зональности. Основной процесс построения непрерывных полей при биогеографическом районировании на картах осуществлялся в среде компьютерной программы Surfer-10 (разработчик Golden Software Inc., USA). Расчет сеток для индексов проводился методом кригинга с последующей многократной фильтрацией (Суханов, 2005).

Была проделана и обратная процедура — от цифрового обозначения ареалов к их вербальным формам. Она позволила выявить и детализировать в разных пространственно-временных масштабах размещение биогеографических выделов (в данном случае реальное положение широтных зон и подзон) по акватории исследований и границ между ними. Это оказалось особенно важным при решении задач динамической биогеографии.

Результаты и их обсуждение

Прежде чем перейти к результатам нашего районирования, рассмотрим некоторые общие закономерности распределения жизни на поверхности Земли. Кроме того, обсудим и особенности среды обитания пелагических организмов.

Общие закономерности распределения жизни на поверхности Земли. Распределение живого вещества в биосфере крайне неравномерно, но его пространственная структура подчинена определенным закономерностям, отражающим пространственную неоднородность географической оболочки Земли, ее физико-географические свойства (Беклемишев, 1969; Вернадский, 1978; Сочава, 1978; Будыко, 1984). Среди географических закономерностей, предопределяющих распространение и распределение всех проявлений жизни на поверхности Земли, важнейшими считаются (Кафанов, Кудряшов, 2000) закон широтной (природной) зональности и закон аazonальности (провинциальности).

Закон широтной зональности, открытый Гумбольдтом в 1808 г., а применительно к морской среде получивший развитие в трудах основоположников морской биогеографии Форбса (Forbes, 1856) и Ортмана (Ortmann, 1896), выражается в закономерном изменении физико-географических процессов, компонентов и комплексов природной среды по широтному градиенту от экватора к полюсам. Широтная зональность всех процессов на поверхности Земли обусловлена главным образом неравномерным распределением лучистой энергии Солнца. Шарообразная форма Земли и ее вращение вокруг своей оси с наклоном ($23,44^\circ$) к плоскости эклиптики обуславливают эту неравномерность. В результате определенные зоны поверхности Земли, расположенные параллельно экватору, находятся в разных условиях нагрева и освещения Солнцем. Воздействие этого планетарно-космического фактора приводит к тому, что количество солнечной радиации меняется с широтой: в тропических широтах она максимальна, а на полюсах минимальна. Широтные климатические различия, выступающие в качестве первичного фактора дифференциации биоты и сообществ (Кафанов, 2005), делают зональными (Лисицын, 1978) все основные параметры морской среды (температура, соленость, распределение тепла и влаги, испарение, структура вод, направление и скорость течений и пр.). Таким образом, широтные различия в поступлении энергии Солнца через становление общей системы циркуляции атмосферы и гидросферы приводят к возникновению зональности климатов на поверхности Земли и формируют широтно расположенные природные зоны (Зенкевич, 1947; Darlington, 1957; Монин, Шишков, 1979; Будыко, 1984; Дедю, 1990; Кафанов, 2005).

Идеальную схему широтной зональности практически повсеместно на Земле нарушает ряд планетарных и местных физико-географических факторов. Рассмотреть эти нарушения удастся не только в региональном (местном) масштабе, выделяя из общего частное, но и в планетарном масштабе. Так, например, в расположении широтных зон пелагиали Мирового океана (Несис, 1982) строгая широтная зональность не соблюдается. Эти нарушения связаны с проявлением закона географической аazonальности (синоним провинциальности, меридиональности, региональности, секторности), по сути являющегося дополнением закона широтной зональности. Аazonальность обуславливают такие глобальные факторы, как асимметричное расположение на земном шаре океанов и материков, вращение Земли, особенности атмосферной и океанической циркуляций. К смещению широтных зон приводит ряд эндогенных факторов — строение земной коры и процессы, происходящие внутри Земли, разнообразие рельефов дна и суши, речной сток и соленость вод, избыток или недостаток влаги и тепла, перераспределение тепла за счет течений и пр. Собственно, все эти факторы, проявляя разную степень взаимосвязи между собой, являются производными от первичных зональных факторов. Как отмечал С.В. Калесник (1970), зональные и аazonальные факторы противоречиво едины и неразрывны.

В морской среде факторы, благодаря которым происходит нарушение широтной зональности, напрямую (кроме различий в поступлении солнечного тепла на экваторе и полюсах) определяются характером взаимодействия массивов суши, ветра и течений. Теплые и холодные течения, упираясь в массивы суши, могут значительно отклоняться от

своей начальной траектории. Например, расположение южноамериканского континента перенаправляет холодный поток Перуанского (Гумбольдта) течения от южных широт к экваториальным, расположение Японского архипелага перенаправляет теплое течение Куроисио от тихоокеанских берегов Азии через Пацифику к североамериканскому континенту. Тем самым происходит сдвиг температурных границ природных (широтных) зон. Соответственно со сдвигом широтных зон смещаются границы распространения тех или иных морских организмов, входящих в определенный широтно-зональный комплекс видов, причем сдвиг, или пульсация, границ климатических зон происходит в масштабе как геологического (Udvardy, 1969), так и «настоящего» времени (Беклемишев, 1973).

Степени проявления этих двух важных закономерностей (зональность и азональность) в основных геолого-географических областях биосферы — на суше (верхней части литосферы материков) и в Мировом океане (гидросфера) — существенно различаются (Зенкевич, 1963). Биотопы водной среды имеют кардинальные отличия от биотопов суши. Ряд факторов среды влияют на распределение и распространение наземных организмов (например, суточные перепады температуры, режим увлажнения почв и влажность воздуха, резкий градиент сезонных изменений температуры в умеренных широтах, снеговой покров и др.). Эти же факторы могут либо совершенно не влиять, либо оказывать минимальное воздействие на распределение и распространение морских организмов. И наоборот, с такими важными факторами морской среды, как соленость, плотность и давление воды, наземные организмы даже не сталкиваются. В этом смысле правомочность выделения морской биогеографии из общей биогеографии, как отдельной отрасли науки (Кафанов, 2005), вполне оправдана. Она вытекает не только из различий в составе и структуре основных биосферных оболочек Земли (литосфера и гидросфера), но и из их физических свойств, влияющих на вертикальное и горизонтальное распределение организмов. Распространение организмов в литосфере, по сути, двумерно и ограничено вертикально в диапазоне от нескольких десятков метров до полутора километров (пещеры), тогда как организмы в гидросферной оболочке Земли распределены в трехмерном пространстве и повсеместно. Морские организмы имеют эффективный механизм расселения с помощью морских течений, что невозможно для большинства наземных обитателей.

Общие закономерности организации и распределения жизни в гидросфере в виде «учения о биологической структуре океана» были сформулированы Л.А. Зенкевичем (1948), а в 1966 г. они были представлены в законченном виде В.Г. Богоровым и Л.А. Зенкевичем (Богоров, Зенкевич, 1966; Зенкевич, 1977). Согласно этому учению, распределение жизни в океане обусловлено его географической структурой и определяется основными законами биогеографии: широтной и вертикальной зональностью, провинциальностью и циркумконтинентальностью. В широтном направлении количественное уменьшение обилия жизни происходит от низких широт к высоким, а в вертикальном — от верхних слоев пелагиали к глубинным. Особенно сильное влияние перепадов глубин на распределение «сгущений жизни» наблюдается при погружении до первых сотен метров — здесь с глубиной ослабевает гидродинамическая активность, а поступление солнечной радиации резко ограничивается. Изменениям с глубиной подвержены те же природные компоненты и процессы, которые подчинены зональной дифференциации, поэтому структура глубинной поясности зависит от географической широты (Зенкевич, 1977; Петров, 1999). В меридиональном направлении, от массивов суши к центральным открытым акваториям океанов и морей, также происходит закономерное уменьшение проявлений жизни. Повышенная продуктивность морских океанических акваторий сосредоточена вокруг континентов или островов и уменьшается в сторону открытого океана — это явление носит название закона циркумконтинентальности.

В контексте «учения о биологической структуре океана» следует упомянуть еще и о такой топологической закономерности в распределении качественных или количественных характеристик живого, как биологическая симметрия (асимметрия). Закон биологической симметрии (асимметрии) определяет некоторое сходство или различие в распределении жизни в северных и южных полушариях Земли.

Таким образом, согласно учению Л.А. Зенкевича и В.Г. Богорова «*биологическая структура океана отражает количественное распределение жизни и характер биологических явлений в Мировом океане в аспекте географической и вертикальной зональности*» (Шунтов, 1972, с. 321). Биологическая структура океана обусловлена физико-географическими причинами, которые с позиции структуры и функции биологических систем следует рассматривать как комплекс разнообразных экологических факторов среды.

В каждом из дальневосточных морей и в сопредельных водах Тихого океана проявляются свои региональные особенности в распределении проявлений жизни. Вместе с тем существует и глобальный тренд изменений количественных характеристик морской и океанической макрофауны, который имеет не широтную, а широтно-меридиональную (с северо-запада на юго-восток) направленность (Волвенко, 2009). Основные факторы, нарушающие здесь закон широтной зональности, связаны с меридиональными переносами воздушных и водных масс, скоростью течений и водообменом с Тихим океаном.

Особенности среды обитания пелагических организмов. Пелагиаль как местообитание животных и растений океанической толщи вод резко отличается от биотопов суши и морского дна (бенталь). К особенностям, определяющим «лицо» пелагической среды обитания и являющимся уникальными, относят подвижность биотопа и почти полное отсутствие в нем твердого субстрата (Парин, 1968; Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1973, 1977; Виноградов, 1979). В конечном итоге они привели к разделению населения этой подвижной среды обитания на две основные жизненные формы — планктон и нектон.

Подвижность биотопов пелагиали придает особые закономерности географическому распределению видов, населяющих пелагиаль, по сравнению с распределением видов, населяющих биотопы с неподвижными субстратами (суша, морское дно): *очертания ареалов пелагических видов в соответствии с сезонными и многолетними пульсациями границ естественных участков среды меняются во времени* (Беклемишев и др., 1977). Это обстоятельство подчеркивается понятием «динамическая биогеография пелагиали». Оно возникло среди отечественных морских биогеографов и отражает свойства подвижности пелагических биотопов с разной степенью проницаемости их границ для двух основных жизненных форм пелагических организмов — планктона и нектона. Вследствие этого оказалось невозможным строить единые биогеографические схемы для суши и морей и для морского дна и пелагиали (Зенкевич, 1963; Беклемишев и др., 1977). Нужно отметить, что понятие «динамическая биогеография» существует еще и в трактовке, предложенной Удварди (Udvardy, 1969). В основе ее лежит исторический аспект, представляющий собой «эволюцию зоогеографических регионов» (смещение границ климатических зон в геологическом времени) в зависимости от шкалы геологического времени. Такая трактовка в настоящей работе не рассматривается. Впрочем, различия этих двух трактовок сводятся лишь к масштабу пространственно-временного континуума.

Итак, одна из особенностей, обосновывающих понятие «динамическая биогеография», заключена в осуществлении биогеографического деления пелагиали на области, провинции, районы и т.д. в условиях подвижности биотопов и постоянно меняющихся факторов этой среды. В многолетнем масштабе во время чередования теплых и холодных периодов климатические зоны и ландшафты могут здесь смещаться на сотни миль. Неустойчивость биотопов пелагиали во времени и пространстве, их относительно проницаемые для нектонных видов границы и дают основание при биогеографическом районировании пелагиали по нектонным видам говорить о «динамической биогеографии». По мнению К.В. Беклемишева (1973), биогеографические границы выделов в этом случае являются не линиями, а полосами с собственным внутренним строением (это взгляд планктонолога). Однако для этой точки зрения есть вполне обоснованное возражение — поскольку такие переходные зоны также наделены «эфемерными» свойствами, т.е. они весьма динамичны в пространственно-временном континууме, то альтернативой будет представление границ между биогеографическими выделами

не широкими переходными зонами, а в виде «плавающих» линий, смещающихся в пространстве в зависимости от наблюдаемых ситуаций. Особенно неудачно выделение таких широких переходных зон для nekтона в условиях умеренных широт, потому что население таких зон не обладает стабильностью и самостоятельностью. Так, при переходе от холодного к теплому периоду (что происходит буквально за 1–2 мес.) видовой состав nekтона может измениться до неузнаваемости.

В контексте наших исследований при рассматривании пелагиали как среды обитания пелагических организмов следует различать ее неритическую (которую в свою очередь подразделяют на прибрежную и отдаленную от берега толщу воды над шельфом) и океаническую (толща воды за пределами шельфа) части. В соответствии с вертикальной зональностью океанические биотопы пелагиали традиционно разделяют по зонам водной толщи: эпи- (0–200 м), мезо- (200–1000 м), бати- (более 1000 м), абиссопелагиаль (более 3000 м) и ультраабиссаль (более 6000 м). Это же подразделение водной толщи на вертикальные зоны уместно применить и к глубоководным частям всех дальневосточных морей. Поскольку все они являются составными частями Тихого океана, следовательно, наделять эти вертикальные зоны пелагических биотопов какими-то особыми свойствами и давать им особые названия будет неестественно и только внесет путаницу в терминологию.

В условиях умеренных широт, как правило, эпипелагиаль соответствует поверхностным и подповерхностным водным массам. Нижняя граница эпипелагиали обычно совпадает с верхней границей скачка плотности воды. Мезопелагиаль приурочена к промежуточным водным массам, а батипелагиали соответствуют глубинные однородные воды (Андряшев, 1974, 1979; Парин, 1979, 1988; Шейко, Федоров, 2000).

Из этих вертикальных зон в наших исследованиях фигурируют верхний (эпипелагиаль) и средний (мезопелагиаль) слои пелагиали, причем основная часть используемых нами материалов (80 %) относится к слою эпипелагиали. Эта поверхностная (эвфотическая, или освещенная) зона водной толщи в силу доступности световой энергии Солнца является основным продуцирующим слоем пелагиали и распространяется в глубину максимум до 200 м. Здесь происходит формирование первого и важнейшего звена в цепи энергетических превращений живого вещества в морских пелагических экосистемах. В результате фотосинтеза фитопланктона и, в меньшей степени, хемосинтеза бактериопланктона в этом звене образуется первичное органическое вещество. Дальнейшая передача вещества и энергии по цепи сложных пищевых взаимодействий морских организмов — от фитопланктона через бактерий, простейших и зоопланктон до представителей высших трофических уровней — в конечном итоге охватывает все морские сообщества неритических, пелагических и придонных экотопов. Соответственно, от интенсивности продуцирования первичного органического вещества в эпипелагиали зависят состояние и функционирование сообществ консументов всех порядков и редуцентов.

Касаюсь в общих чертах влияния факторов среды на «облик» морских сообществ, следует отметить, что в распространении и распределении океанических (морских) гидробионтов самыми важными регулирующими и одновременно лимитирующими абиотическими факторами среды являются свет, температура, солёность, динамика вод и биогены (Дрё, 1976; Одум, 1986; Шунтов, 2001). В морских пелагических экосистемах температура и солёность как факторы среды сопряжены с особенностями структурной организации водных масс. Именно термохалинный анализ (TS-кривые) является основополагающим при характеристике водных масс. В свою очередь представления о биотопах пелагиали связаны с понятием водных масс. В отечественной литературе основные обобщения об упорядоченности морских сообществ как результате их связи с климато-океанологическими факторами среды, были разработаны К.В. Беклемишевым (1961, 1969). В их основе лежит биотопический подход к исследованиям населения океана. Иными словами, и сообщества, и их элементы приурочены к биотопам определенного типа. Следовательно, очерченные в пространстве «*биогеографические совокупности организмов*» (Лёвшин, 1982) должны соответствовать структурным

параметрам среды: «закономерное строение морских биоценозов и распределение слагающих эти сообщества видов» находятся в соответствии с системой биотопов (Беклемишев и др., 1973). Такие соответствия можно рассматривать как индикатор правильности работы любого из методов районирования.

К.В. Беклемишев (1969) показал, что распределение биотопов по площади океанов не случайно. Основные биотопы пелагиали — первичные водные массы, которые занимают одну из климатических зон океана, а их большая часть обращается в крупномасштабных океанических круговоротах. В рамках таких круговоротов создаются относительно стабильные условия для устойчивого существования пелагических сообществ. В пределах крупномасштабных океанических круговоротов под влиянием местных физико-географических условий формируются круговороты меньшего масштаба. Взаимодействие двух соседних первичных водных масс приводит к образованию вторичных водных масс. Вторичные водные массы, наряду с течениями (звенья крупномасштабных круговоротов) и мелкомасштабными круговоротами (в том числе возникающими вблизи берегов), являются элементами, из которых построены пелагические биотопы. Достаточно устойчивое существование вторичных водных масс основано на закономерностях формирования и существования первичных водных масс. Таким образом, в реальных условиях на основе свойств высокой подвижности водных масс, нестабильного положения их границ и различной степени взаимодействий (вплоть до гомогенного смешения) в пелагиали образуется ряд биотопических комплексов (т.е. мелкомасштабные биотопы с относительно однородными условиями). Каждый из таких биотопических комплексов характеризуется свойственным только ему населением морских организмов (Парин, 1968; Беклемишев, 1969, 1982; Несис, 1982).

Биотопы верхнего слоя пелагиали наиболее динамичны из всех пелагических биотопов и часто претерпевают модификационные изменения. Поэтому биоценозы, занимающие биотопы верхнего слоя пелагиали, наиболее зависимы от физических факторов внешней среды. Входящие в состав этих биоценозов основные жизненные формы пелагических организмов — планктон и нектон — по-разному приспособлены к часто, а порою и резко меняющимся условиям внешней среды. На это уже указывают различия в структуре ареалов планктонных и нектонных организмов (Андряшев, 1939; Бродский, 1957; Парин, 1968, 1979; Беклемишев, 1969; Шунтов, 1972; Беклемишев и др., 1977; Несис, 1982). В распространении планктонных организмов решающее значение имеет пассивный перенос течениями. Поэтому основу их ареалов составляют крупномасштабные круговороты и нейтральные области (места схождения или расхождения течений).

Область распространения нектонных организмов, благодаря их способности к активным горизонтальным и вертикальным перемещениям, в большей степени зависит от благоприятности условий среды (в основном по температуре и растворенному в воде кислороду). Вместе с тем на определенных стадиях жизненного цикла нектонных организмов (икра, личинка, малек) роль крупномасштабных круговоротов, нейтральных областей и переходных зон (места соприкосновения круговоротов) аналогична их роли в распространении планктонных организмов. На ранних стадиях развития они таковыми и являются (меропланктон). Способность нектона к активному перемещению дает этой группе пелагических организмов возможность выбирать наиболее благоприятные места обитания, и границы биотопов, непроницаемые для планктона, для активно мигрирующих нектонных видов становятся проницаемыми. По сравнению с планктонными организмами нектон менее зависим от нестабильности условий биотопов пелагиали.

Почти вся исследуемая нами акватория размещена в умеренных широтах, где условия среды верхнего слоя пелагиали в сезонном аспекте претерпевают значительные изменения. Так, наиболее значимый в распространении нектонных пелагических организмов фактор среды — температура воды — может сезонно изменяться на 10–15 °С. Лишь единичные виды нектона толерантны к таким сезонным изменениям температуры, большинство же в условиях сезонных изменений среды обитания приспособились к

дифференцированному использованию разных частей своего ареала на протяжении своего жизненного цикла. Репродуктивная и нагульная части ареала nektonных животных обычно не совпадают и носят ярко выраженный сезонный характер (Ekman, 1953; Парин, 1968; Беклемишев, 1969; Парин, Несис, 1986).

Резкие, а порой непредсказуемые изменения условий обитания верхнего слоя пелагиали, наблюдаемые в умеренных широтах, затрудняют адаптацию биоты к таким условиям существования, следствием чего является низкое видовое богатство nektonного населения в этом биотопе. В средних и глубинных слоях пелагиали (мезо- и батипелагиаль) с более выраженной стабильностью условий существования видовое богатство nektonа увеличивается (Парин, 1968, 1988). Тем не менее оно все равно не достигает уровня видового богатства донных (нектобентосных) сообществ материковой отмели, где наблюдается большое разнообразие часто мозаично чередующихся биотопов.

Широкая амплитуда изменений условий обитания в верхних слоях пелагиали ставит слишком сложные для большинства видов nektonа адаптационные задачи, чтобы приспособиться к обитанию в этом биотопе на всех стадиях их жизненного цикла. Поэтому неудивительно, что большинство из них проводят в эпипелагиали только ту часть времени, когда условия среды являются оптимальными для их существования. Основной характер миграционных перемещений нектёров связан в каждом конкретном случае с особенностями их жизненных циклов. Эти перемещения могут быть как горизонтальными, так и вертикальными. Первый тип перемещений характерен для сезонных мигрантов. Из них одни совершают нагульные перемещения (дальневосточная сардина, сайра, японский анчоус, тунцы, кальмар Бартрама и др.), другие — нерестовые и онтогенетические миграции (тихоокеанские лососи, тихоокеанский кальмар, северный и южный однопёрые терпуги и др.). Второй тип перемещений (вертикальные миграции) характерен для интерзональных видов, регулярно поднимающихся к поверхности в темное время суток из мезопелагиали или даже батипелагиали (диаф-тета, светлопёрый стенобрах, северный гонатопсис и др.). Кроме суточных мигрантов, данный тип перемещений совершают некоторые из видов nektonа, для которых характерны вертикальные онтогенетические миграции (некоторые виды удильщиков, угольная рыба и др.).

Основные подходы и принципы районирования. В морской биогеографии (биологический аспект) обычно применяются два основных принципа зоогеографического районирования: фаунистический и широтно-зональный. В первом случае на исследованной акватории выявляется набор географических комплексов животных с установлением границ их распространения, а во втором — определяется место описываемых комплексов животных в системе широтных зон океана (Берг, 1931; Андрияшев, 1939; Зенкевич, 1947; Ekman, 1953; Бродский, 1957; Гурьянова, 1957; Парин, 1968; Старобогатов, 1970; Кусакин, 1974; Briggs, 1974; Несис, 1982; Семенов, 1982; Миронов, 1990; Huggett, 1998). Обычно биогеографические границы проводятся на основании распространения определенной группы организмов, и очертить эти границы в пространстве можно, как отмечал С.И. Лёвушкин (1982), только двумя принципиально разными способами: либо следуя за определенными параметрами внешней среды, либо выявляя ареалы систематических единиц. Объединение организмов в те или иные группы может быть осуществлено либо на основе характеристики их таксона, либо на основе характеристики их жизненной формы (Лёвушкин, 1982).

При фаунистическом районировании вначале по тому или иному признаку выделяется фаунистический район, а затем идет работа с таксономическими списками фауны этого района. Примененный в настоящей работе подход районирования не является фаунистическим (сходство и различие фаун в минимальных биогеографических выделах не рассматривалось), хотя мы и оперировали списком видов. Наш подход (Суханов, Иванов, 2009а) соответствует широтно-зональному принципу районирования: широтные зоны и границы между ними выделялись на основе широтных видовых ареалов nektonа. При широтно-зональном районировании все подчинено задаче выделения

аналогичных и закономерно повторяющихся единиц распространения таксонов, фаунистических элементов и комплексов фаун (Кузьякин, 1964; Семенов, 1982; Несис, 1985).

Как уже отмечалось выше, в методологической основе широтно-зонального принципа районирования лежат классификация и типология ареалов (Семенов, 1986). Типизация ареалов заключается в замене реального («кружевного») ареала идеализированным (квазинепрерывным). Это особенно актуально в тех случаях, когда сведения об ареале данного вида отрывочны и заменяются сведениями о распространении лучше изученных видов с максимально сходным распространением (Несис, 1985). Это один из методов, позволяющих по совпадающим границам ареалов (сгущения ареалов — синператы, или коареалы) установить границы биогеографических выделов (Семенов, 1982; Миронов, 2004; Кафанов, 2005). В нашем случае классификация видовых ареалов нектона (заметим, что общепринятой классификации таких ареалов не существует) осуществлялась только в широтно-зональном контексте (детализация приуроченности ареалов видов к широтным зонам, подзонам и интерзонам). В предлагаемом варианте формализации типов ареалов не учитывается их меридиональная составляющая, а также ряд других характеристик распространения видов, особенно важных при фаунистическом принципе районирования (например, эндемизм и космополитизм).

Отметим, что включение тех или иных видов в любую из систем типизации ареалов не безупречно (условность классификаций), поскольку из правил всегда есть исключения. Могут вызывать сомнения и биогеографические характеристики отдельных видов, однако это вызвано не ошибками специалистов, а фрагментарностью и устаревшим характером сведений по этим видам. В сведениях из литературных источников иногда встречаются несовпадения ареалов для одних и тех же видов. Это вполне допустимо, поскольку в процессе исследований появляются новые данные по биологии редких и малоизученных видов. Кроме этого, при назначении виду типа ареала очень важен анализ происхождения и формирования фауны и ее элементов, на что у исследователей также могут быть разные взгляды. Поэтому неудивительно, что в литературе можно встретить написание формально одного и того же типа распространения видов в разных традициях, например, «арктическо-бореальный» и «бореально-арктический» тип ареала, причем иногда и совместно, когда в понятие термина вкладывается история происхождения видов (Кудряшов, 1978; Голиков, 1982). В настоящей работе в терминологию типов ареалов исторический смысл происхождения видов и фаун не вкладывался, поскольку, как станет понятно ниже, методически формализация разночтений типов ареалов, занимающих одну и ту же широтную зону (например, «арктическо-бореальный» и «бореально-арктический»), все равно будет приводить к одному и тому же результату.

В новом подходе (Суханов, Иванов, 2009а) при реализации широтно-зонального районирования, после проведения операции по осреднению индексов широтной зональности всех видов нектона, попавших в пробу, на «выходе» получается некий совокупный ареал. Понятно, что виды с редко встречающимися типами ареалов при расчёте среднего индекса не будут существенно влиять на него, поскольку средний ИШЗ будет формироваться массовыми видами с часто встречающимися типами ареалов. По сути, рассматривая каждую из проб (одно часовое траление), мы придаем ей некую среднюю «широтную-зональную характеристику», основу которой формируют виды (в конкретном улове) с наиболее характерными ареалами для данной точки (локальности). В конечном итоге из множества таких точек формируются участки акватории с одинаковыми ИШЗ.

Встречаемые совместно в уловах виды нектона с разнотипными или сходными ареалами в любом случае образуют определенное единство видов (сообщество), характерное для той или иной акватории в определенный временной промежуток. Для каждой такой совокупности видов (конкретный траловый улов) подсчитанное среднее значение ИШЗ отражает степень влияния того или иного фаунистического комплекса на сообщество. С продвижением с юга на север в уловах будет все больше отмечаться видов с ареалами высоких широтных зон, а с севера на юг, наоборот — с ареалами

низких широт. Очевидно, что в самой северной части района исследований влияние видов из фаунистических комплексов низких широт будет минимальным, а среднее значение ИШЗ приблизится к значению, определяемому массовыми видами с характерными для данного региона типами ареалов. Соответственно на южной периферии исследуемого района ситуация будет обратной.

В предлагаемом подходе широтно-зонального районирования массовые виды нектона формируют характерное «нектонное лицо» ландшафта того или иного региона, что отражается на среднем значении ИШЗ. Роль редких видов в применяемом подходе районирования не аналогична роли таких видов при фаунистическом районировании, когда любой вид исследуемого сообщества (и редкий, и массовый) имеет один и тот же «весовой» статус. В данном подходе широтно-зонального районирования такие виды участвуют в формировании среднего значения ИШЗ, но чем больше в улове будет видов, характерных для конкретной местности, тем меньше будет «весовой» вклад редких (нехарактерных) видов в значение ИШЗ.

Подчеркнем, что на основе предлагаемого подхода (Суханов, Иванов, 2009а) может быть реализована давно высказываемая идея (Гурьянова, 1957; Дарлингтон, 1966), что *«естественная система биогеографических подразделений должна строиться на данных по распространению всего живого населения и эта система должна быть средним всех типов распространения различных групп животных, у каждой из которых имеются свои особенности распределения»* (Шунтов, 1972, с. 272). Предлагаемый метод как раз позволяет усреднять типы распространения (ареалы) морских организмов. Конечно, нектон — еще не вся биота исследуемого региона, но аналогичный подход можно применить и к другим экологическим и систематическим ее группам (например, к планктону, по которому собран достаточный материал, как и по нектону). Безусловно, реализация этой идеи не проста, особенно большие трудности возникнут при попытках объединить районирование по таким разным биотопам, как пелагиаль и бенталь, или по таким слабо разработанным систематическим группам, как бактерии и простейшие.

Результаты районирования. Основные результаты широтно-зонального районирования по нектону акватории дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана в различных пространственно-временных масштабах опубликованы отдельно по каждому из регионов (Иванов, 2009, 2011, 2013а, б; Суханов, Иванов, 2009б). Ниже обсудим результаты районирования по всем накопленным данным за 30-летний период исследований — отдельно для эпи- и мезопелагиали.

Представленные на рис. 2 результаты районирования эпипелагиали (слой 0–200 м) дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана показывают, что все изучаемые нами регионы размещены в умеренной (бореальной) климатической зоне. По распределению ИШЗ во всех случаях районирования строго широтного размещения выделов природных зон не наблюдается, что является проявлением закона аazonальности (Беклемишев, 1966; Кафанов, Кудряшов, 2000; Шунтов, 2001). Однако общая тенденция увеличения градиента ИШЗ с юга на север хорошо выражена. Ступение изолиний ИШЗ наблюдается везде, где есть фронтальные зоны, и на границах акватории пелагических и бентальных биотопов (мелководные и глубоководные зоны). По этим обобщенным данным граница между высоко- и низкобореальной широтными подзонами в Японском море располагается в Татарском проливе, в Охотском море — в самой его южной части (о-ва Кунашир и Итуруп). В тихоокеанском регионе эта граница в его открытой части проходит по траверсу северных Курильских островов, а в приближении к островам Курильской гряды она смещается на юг до о. Итуруп, повторяя очертания холодного течения Ойясио. В западной части Берингова моря она не прослеживается. Граница между бореальной и тропической зонами (субтропическая подзона) прослежена только в двух регионах — в Японском море и в прикурильских водах Тихого океана, где она проявилась в их самых южных частях.

Схожий результат биогеографического деления рассматриваемых регионов был получен и другими исследователями, правда, в более генерализованном масштабе и с некоторыми различиями в положении границ областей — по фитопланктону, планк-

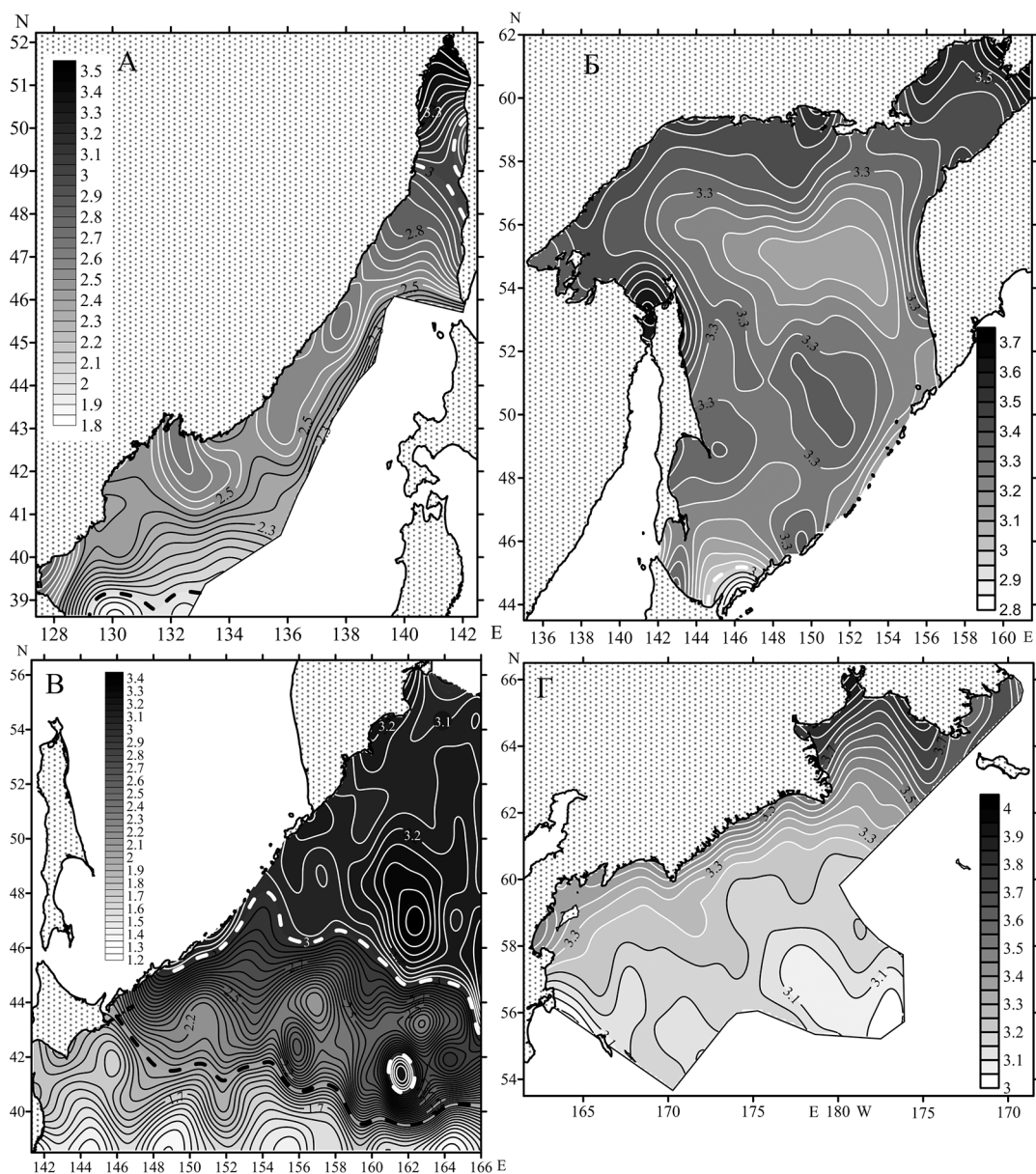


Рис. 2. Широтно-зональное районирование эпипелагиали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана: А — северо-западная часть Японского моря; Б — Охотское море; В — тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов; Г — западная часть Берингова моря. Белая пунктирная линия — граница между высоко- и низкобореальной подзонами, черная пунктирная линия — граница между бореальной и тропической широтными зонами

Fig. 2. Latitudinal zonation of the epipelagic layer in the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific waters: А — northwestern Japan Sea; Б — Okhotsk Sea; В — Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands; Г — western Bering Sea. *White dashed line* — border between the high-boreal and low-boreal subzones; *black dashed line* — border between the boreal and tropical zones

тону, рыбам эпипелагиали и птицам (Парин, 1968; Беклемишев, 1969; Шунтов, 1972; Сёмина, 1974; Беклемишев и др., 1977). Очевидно, что близость этих результатов диктуется влиянием одного из главных экологических факторов среды — температурного (который в ряде случаев не стоит переоценивать), являющегося «...основным общим моментом, который определяет черты сходства в географическом распространении животных различных групп...» (Шунтов, 1972, с. 290).

Средние значения ИШЗ для Охотского и Берингова морей составили близкие величины — $3,291 \pm 0,004$ и $3,293 \pm 0,005$, не показавшие достоверных статистических различий (t-критерий 0,296). Эти средние значения попадают в диапазон рангов от 3-го до 4-го, что соответствует высокобореальной широтной подзоне (см. рис. 1) и указывает на одноименный широтный статус этих морей.

Тихоокеанские воды России и северо-западная часть Японского моря по этому показателю отнесены к низкобореальной широтной подзоне — ИШЗ равен соответственно $2,467 \pm 0,011$ и $2,614 \pm 0,013$ (значения находятся в диапазоне рангов от 2-го до 3-го). Эти средние значения статистически высокодостоверно различимы (t-критерий 7,40). Наименьшее из них (тихоокеанские воды России) свидетельствует о большем влиянии на видовую структуру nekтона видов с ареалами низких широт (низкобореально-субтропические и субтропическо-тропические фаунистические комплексы видов). Аналогичное заключение можно сделать при сравнении видовых списков nekтона этих регионов — в Японском море 30 % видов имеют ареалы низких широт, а в тихоокеанских водах России их уже 47 % (Ivanov, Sukhanov, 2015).

Подчеркнем, что это средние оценки. Если в случае с исследованными акваториями дальневосточных морей России большая часть их площадей действительно соответствует средним оценкам (ИШЗ), то в случае с обширной акваторией тихоокеанских вод России это усреднение ограничивает полученную картину районирования (рис. 2). В частности, довольно приличная по площади акватория тихоокеанских вод России от северных Курильских островов до Берингова моря по результатам районирования отнесена (рис. 2, Г) к высокобореальной широтной подзоне (сказывается влияние холодного Камчатского течения). Южнее этого выдела примерно равная по площади акватория отнесена к низкобореальной широтной подзоне. На стыке территориальных вод России и Японии (рис. 2, Г) проходит граница (черная пунктирная линия) между бореальной и тропической широтными зонами. Как сама эта граница, так и самые низкие значения ИШЗ (тропическо-субтропический фаунистический комплекс видов) в основном находятся за пределами экономической зоны России.

Нетрудно заметить, что наибольшее сгущение изолиний ИШЗ наблюдается в низкобореальной подзоне. По сути, на карте районирования локализация низкобореальной подзоны соответствует тихоокеанскому региону, где происходит взаимодействие модифицированных водных масс Куроисио с водными массами субарктической структуры. Вблизи южных Курильских островов низкобореальная подзона заметно сужается, здесь же наблюдается явное сгущение изолиний ИШЗ. Это обусловлено резким контрастом между холодным потоком вод течения Ойясио (на карте районирования даже выделяются две его ветви) и модифицированными теплыми водами течения Куроисио. Соответственно это отражается на составе уловов nekтона: здесь происходит смешение тепловодных и холодноводных фаун. Сгущение изолиний прослеживается по всей южной части района исследований — особенно на юго-востоке, где явно «читается» Субарктический фронт.

Все области сгущения изолиний на карте районирования можно трактовать как переходные области — здесь происходит смешение разнородных фаунистических комплексов видов. Привлекают внимание несколько «круговоротов» на карте районирования, отражающих реально существующие океанологические элементы, а именно вихри и ринги (Истоки Ойясио, 1997; Рогачев, Гогина, 2001; Дарницкий, Булатов, 2002). Поскольку течения и водные массы — это структурированные гидрологические образования, то в вышеприведенных фактах усматривается согласованность между структурой среды обитания и результатами проведенного районирования. В свою очередь эта согласованность для нашего нового метода биогеографического районирования является своего рода проверкой, основанной на биотопическом подходе в экосистемных исследованиях, когда структура и расположение сообществ отражают структуру среды обитания.

Для объяснения карты районирования эпипелагиали северо-западной части Японского моря была построена обобщенная карта поверхностной температуры воды

(рис. 3, А). Эта карта получена следующим образом. Данные по каждому из четырех сезонов года подвергались центро-нормированному преобразованию: из конкретного значения измеренной температуры вычиталась ее средняя для этого сезона, а результат делился на среднееквадратическое отклонение по температуре, характерное для того же сезона. В результате для каждого сезона было получено поле относительных температур с нулевой средней и с единичным стандартным отклонением. Поля по всем четырем сезонам были объединены вместе. Для Татарского пролива на севере региона характерны низкие, а для юга и юго-востока — высокие значения температуры. Изолинии температур на этой карте в целом проходят параллельно береговой линии, также повторяя ее изгибы.

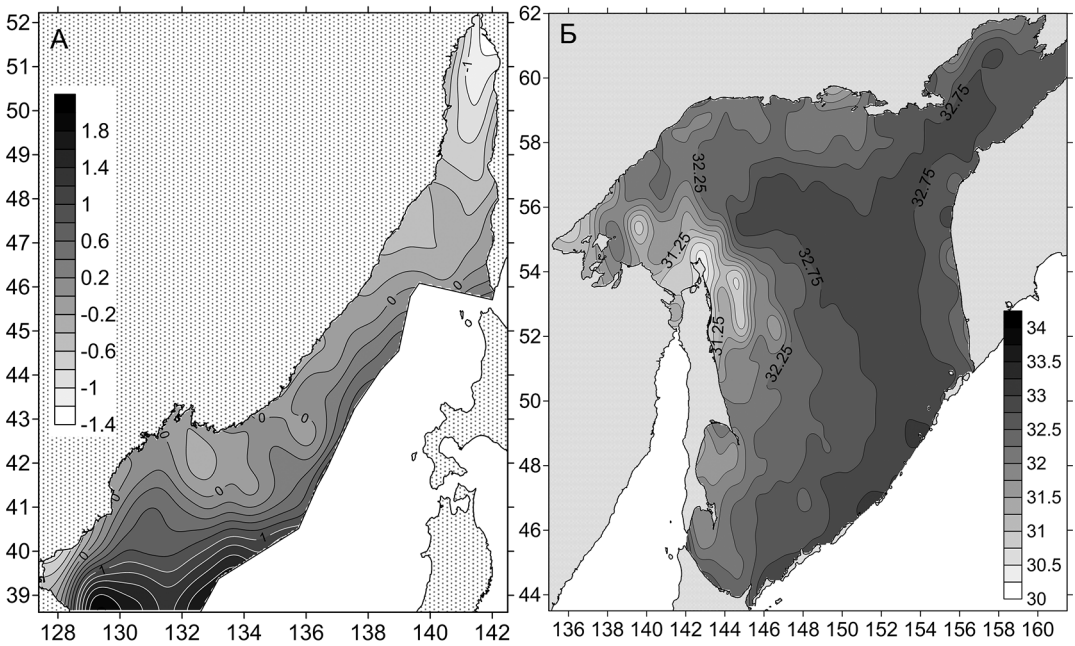


Рис. 3. Среднеголетнее распределение центро-нормированной температуры на поверхности северо-западной части Японского моря в 1981–2003 гг. (А) и среднеголетнее поверхностное распределение солёности в Охотском море в 1980–2009 гг. (Б)

Fig. 3. Annual mean sea surface temperature (standardized for all seasons) in the northwestern Japan Sea for 1981–2003 (А); annual mean salinity at the Okhotsk Sea surface for 1980–2009 (Б)

Сравнивая карты на рис. 2 (А) и 3 (А), легко увидеть их сходство — распределение ИШЗ, пусть с небольшими смещениями, повторяет даже мелкие детали температурного поля. Эти детали могут порождаться стационарными циклоническими рингами, температурный режим которых отличается от фона. Общий же фон температурного поля отражает влияние эстафеты течений: Шренка, Приморского (самого длинного) и Северо-Корейского. Эта последовательность течений широким потоком вдоль побережья переносит холодные воды с северо-востока на юго-запад (Яричин, 1980). В распределении областей с однотипными широтно-зональными индексами видов (рис. 2, А) особенно хорошо «читается» холодное Приморское течение — эта область прослеживается от Татарского пролива, идет на юг вдоль побережья Приморья и далее после разрыва отмечается южнее зал. Петра Великого. В районе шельфа Восточно-Корейского залива и Корейского плато наблюдаются мелкие области, населенные видами с ареалами умеренных и высоких широт. С одной стороны, это легко можно объяснить влиянием горизонтальных (воды холодного Приморского течения, дающего начало Северо-Корейскому течению) и вертикальных (апвеллинги и вдольсклоновые конвекции, формирующие в осенне-зимний период на всех глубинах предельно низкое значение температур) циркуляций вод (Зуенко, 2008; Юрасов, 2011). С другой стороны, кроме этих фактов, закон широтной зональности здесь нарушают следующие азональные

факторы среды: относительно глубоко вдающийся в материк Восточно-Корейский залив (также и зал. Петра Великого), геоморфологические особенности рельефа дна (шельф), климатические особенности (зимняя муссонная циркуляция — холодные зимние ветра северо-западных направлений). Возможно, следует критично отнестись к этим мелким паттернам, поскольку в районе шельфа Восточно-Корейского залива и Корейского плато интенсивность траловых работ была недостаточно высокой, так как этот район находится за пределами экономической зоны России. В юго-восточной части района исследований между 39 и 42° с.ш. (рис. 2, А) положение и сгущение изолиний соответствует положению границ Субполярного фронта, где происходит смешение субтропических и субарктических вод.

Направленность изолиний индекса широтной зональности практически копирует направленность изотерм поверхностных температур, которые в общем случае ориентированы параллельно потоку основных течений с направлением от юго-запада на северо-восток (Шунтов, 2001). Мы проверили сопряженность между поверхностной температурой воды и средним значением индекса широтной зональности. Существование такой связи подтвердилось. Корреляционная связь между этими признаками оказалась отрицательной (поле температур увеличивается с севера на юг, ИШЗ — наоборот, с юга на север) и достоверно отличной от нуля ($P < 0,001$). Линейная мера этой связи (коэффициент корреляции) составила $0,56 \pm 0,02$. Это средняя по силе связь. Впрочем, ожидать строгого соответствия между этими показателями не приходится, поскольку не может быть однозначной зависимости распространения эпипелагического нектона (сообществ) от температурных условий. Температура сама по себе не является определяющей характеристикой водных масс (пелагических биотопов), она становится таковой только в сочетании с другими гидрологическими параметрами (соленость и др.). Несомненно, температура является одним из главных факторов, определяющих границы распространения эпипелагического нектона (Парин, 1968), но далеко не единственным. Температурный оптимум для нектонных видов может значительно изменяться в разных функциональных частях ареала (например, области размножения и нагула). Кроме того, ограниченность знаний о биологии отдельных видов, а иногда и некорректная абсолютизация значения поверхностной температуры (многие виды кроме горизонтальных перемещений совершают и вертикальные миграции из глубинных слоев пелагиали, где совершенно иной температурный фон) не способствуют обнаружению строгой зависимости распространения нектонных организмов от температуры. Так, например, с появлением новых данных о морском периоде жизни тихоокеанских лососей (Коновалов, 1986; Azumaya et al., 2007; Шунтов, Темных, 2011) температурные границы распространения каждого из их видов заметно расширились по сравнению с более ранними представлениями (Manzer et al., 1965; Бирман, 1967), и даже был сделан вывод, что широтные пределы распространения тихоокеанских лососей определяются температурой воды не в первую очередь (Шунтов, Темных, 2008, 2011).

Как известно, главные показатели водных масс — их термохалинные (температура и соленость) характеристики (статистический анализ T,S-кривых). К сожалению, мы не располагаем точной привязкой наших уловов к конкретным типам водных масс, хотя стандартные океанологические работы проводились в каждом из рейсов. Задача районирования Охотского моря по типам водных масс достаточно сложна даже для океанологов, и пока ее решения нет. Располагая данными по температуре и солености на поверхности вод Охотского моря, для объяснения широтно-зонального районирования мы построили несколько вариантов (фактических и нормированных) карт среднемноголетнего распределения этих характеристик водных масс. В наблюдаемой неоднородности распределения ИШЗ (рис. 2, Б) можно обнаружить элементы упорядоченности и соответствия распределению солености (рис. 3, Б). Кроме того, на карте районирования Охотского моря хорошо видно в его южной части влияние теплового течения Соя, а в юго-восточной — отепляющее действие тихоокеанских вод. Именно здесь наблюдаются самые низкие значения ИШЗ, что, несомненно, является результатом проникновения сюда теплолюбивых видов с более теплыми и более солеными

тихоокеанскими водными массами. Наряду с этим на карте широтно-зонального районирования Охотского моря проявляется влияние холодной аномалии проливов Фриза и Буссоль (Морошкин, 1966; Гидрометеорология..., 1998).

Результаты широтно-зонального районирования западной части Берингова моря (рис. 2, Г) в целом могут быть объяснены общими особенностями его климата и водообменом с Тихим океаном. Хорошо известно, что по температурному режиму западная часть этого моря холоднее восточной, а прибрежные районы холоднее районов открытой части моря — особенно тех районов, где наблюдается свободный водообмен моря с водами Тихого океана (Шунтов, 2001; Гидрометеорология..., 2003). На карте районирования (рис. 2, Г) хорошо заметно, что вектор увеличения значений ИШЗ направлен из открытой части моря к береговой линии с юго-востока на северо-запад, а также в целом и с юга на север. Сгущение изолиний ИШЗ наблюдается в прибрежной зоне моря. Наибольших значений ИШЗ достигают в Анадырском заливе. Наименьшие значения ИШЗ наблюдаются в открытых районах моря, где температурный фон явно выше, чем на шельфе. Именно в эти открытые части акватории моря в теплое время года (лето-осень) проникают некоторые представители неритической и океанической фаун низких широт.

В отличие от результатов районирования по эпипелагиали (рис. 2) хронологическая структура фауны мезопелагиали в целом по всем регионам отождествляется с низкобореальной широтной подзоной (рис. 4). Отметим, что высокобореальная широтная подзона (выделы, где ИШЗ больше 3,0) проявилась на всех картах, а выдел, соответствующий субтропической подзоне, прослеживается только в тихоокеанских водах России — южнее 41° с.ш. (рис. 4, В).

Если на картах районирования Японского и Берингова морей выделы высокобореальной подзоны незначительны, то в Охотском море эта подзона занимает весьма заметную площадь, окаймляя глубоководную часть моря с трех сторон и занимая довольно обширную акваторию в его северной части в пределах материкового склона до глубин примерно 500 м. В тихоокеанских водах России эта подзона проявилась также на свале глубин до 500 м вблизи Курильских островов и п-ова Камчатка. В западной части Берингова моря незначительный выдел высокобореальной подзоны проявился вблизи о. Карагинского и в открытой части моря в районе подводного поднятия — хребта Бауэрса. В северо-западной части Японского моря выделы акватории, соответствующие высокобореальной подзоне, наблюдаются в районе Татарского пролива и в небольшом районе южнее зал. Петра Великого. Очевидно, что во всех этих случаях, кроме последнего (зал. Петра Великого), выделы акватории с высокобореальным широтным статусом приурочены к районам, близким к шельфу и материковому склону. Здесь происходит проникновение в пелагиаль со дна нектобентосных видов (чаще ночью), многие из которых массово встречаются в уловах. Над большими глубинами поимки этих видов почти не отмечаются. Ареалы этих видов, как правило, располагаются в высоких и умеренных широтах, поэтому в районах, близких к шельфу и свалу, их вклад в полученные результаты районирования (рис. 4) становится решающим. По нашим данным, если отдельно рассматривать биотопы пелагиали и бентали, то в первом случае доля теплолюбивых видов (ареалы низких широт) составит 73,6 %, во втором — только 9,4 %. Проявление высокобореальной аномалии южнее зал. Петра Великого, вероятно, связано с высоким запасом и последующим интенсивным промыслом минтая в этом районе в 1982–1983 гг. (Шунтов и др., 1993; Зверькова, 2003; Фадеев, 2005), поскольку широтный статус этого массового в тот период вида в этом локальном районе был определяющим.

В мезопелагиали среднее значение ИШЗ для северо-западной части Японского моря составило величину $2,941 \pm 0,013$, для Охотского моря — $3,059 \pm 0,004$, для западной части Берингова моря — $2,897 \pm 0,004$, для тихоокеанских вод России — $2,855 \pm 0,009$. Парное сравнение ИШЗ для эпи- и мезопелагиали выявило их значимое различие ($P < 0,001$).

Очевидно, что результаты широтно-зонального районирования эпипелагиали и мезопелагиали и не должны совпадать, прежде всего потому, что широтные климатические различия (нагрев и освещенность Солнцем) совершенно по-разному воздействуют

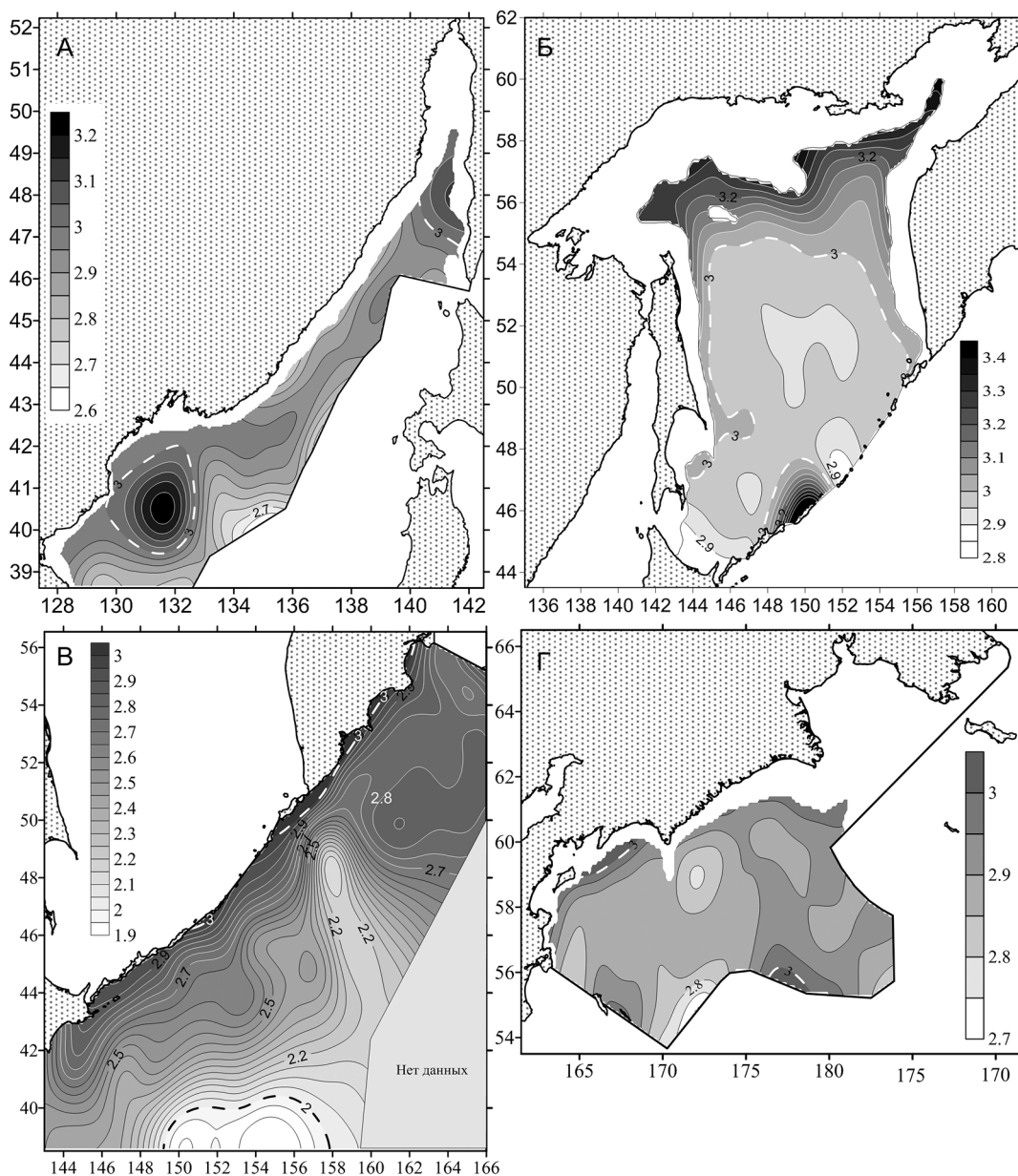


Рис. 4. Широтно-зональное районирование мезопелагиали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана: А — северо-западная часть Японского моря; Б — Охотское море; В — тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов; Г — западная часть Берингова моря. Белая пунктирная линия — граница между высоко- и низкобореальной подзонами, черная пунктирная линия — граница между бореальной и тропической широтными зонами

Fig. 4. Latitudinal zoning of the mesopelagic layer in the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific waters: А — northwestern Japan Sea; Б — Okhotsk Sea; В — Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands; Г — western Bering Sea. White dashed line — border between the high-boreal and low-boreal subzones; black dashed line — border between the boreal and tropical zones

на биотопы вертикальных зон бентали и пелагиали. За пределами эвфотического слоя, на глубинах, куда не проникает солнечный свет, действие зональных географических факторов (температура и свет) резко уменьшается (Дажо, 1975; Дрё, 1976; Одум, 1986). Нектон мезопелагиали находится в условиях скудной освещенности (или ее полного отсутствия), сезонная изменчивость температуры воды здесь незначительна, а условия обитания организмов более стабильны. Широтные климатические различия с

увеличением глубины сглаживаются, и первоосновой, определяющей неоднородность пелагиали как биотопа, становится уже не широтная, а вертикальная зональность.

В целом карты районирования мезопелагиали получились более выравненными и в меньшей степени градиентными по распределению ИШЗ в сравнении с картами районирования эпипелагиали (рис. 2, 4). Этот результат находится в полном соответствии с давно известным в биогеографии утверждением, что с увеличением глубины степень дробности районирования уменьшается (Гурьянова, 1972; Зезина, 1985; Парин, 1988). В сущности, мезопелагиаль по условиям существования более стабильный биотоп, чем эпипелагиаль (например, в умеренных широтах это особенно заметно по сезонным колебаниям температуры). Мезопелагические виды nekтона, в сравнении с эпипелагическими видами, адаптированы к более узкому диапазону изменений абиотических факторов среды. Для них в большей степени характерны вертикальные миграции, а не горизонтальные, свойственные многим эпипелагическим видам nekтона. Нектон мезопелагиали в основном составляют глубоководные головоногие моллюски (семейства *Chiroteuthidae*, *Cranchiidae*, *Enoploteuthidae*, *Gonatidae*, *Onychoteuthidae*) и рыбы (семейства *Gonostomatidae*, *Microstomatidae*, *Mycetophidae*, *Nemichthyidae*, *Notosudidae*, *Stomiidae*, *Oneirodidae*, *Paralepididae* и др.). Ареалы видов nekтона мезопелагиали в основном приурочены к умеренным и низким широтам. В составе nekтона мезопелагиали нет высокобореально-арктических и арктическо-бореальных фаунистических элементов, присутствующих в составе nekтона эпипелагиали. Эта ситуация стала определяющей в различиях районирования по nekтону эпи- и мезопелагиали.

Относительно однородные условия существования в мезопелагиали формируют и относительно стабильное по видовому составу nekтонное сообщество, особо не подверженное сезонным сукцессионным изменениям, вызванным сезонными горизонтальными перемещениями отдельных видов. В верхнем слое пелагиали вариабельность ИШЗ самая высокая, поскольку в этом наиболее прогретом в летне-осенний период слое совершают нагульные миграции теплолюбивые виды nekтона с низкоширотными ареалами. Эти соображения подтверждаются оценкой вариабельности ИШЗ (среднеквадратичное отклонение) по слоям пелагиали — с увеличением глубины вариабельность ИШЗ (разнородность видов по типам ареалов) уменьшается. Так, например, в тихоокеанских водах России для слоя пелагиали 0–70 м вариабельность ИШЗ составила $0,721 \pm 0,006$, для слоя пелагиали 70–200 м — $0,518 \pm 0,013$ и для слоя 200–1000 м — $0,437 \pm 0,009$. В Охотском море, как и в других дальневосточных морях, эту закономерность подтверждают следующие оценки вариабельности ИШЗ: слой пелагиали 0–70 м — $0,859 \pm 0,005$, слой пелагиали 70–200 м — $0,735 \pm 0,005$, слой пелагиали (мезопелагиаль) 200–700 м — $0,566 \pm 0,005$. Парное сравнение этих средних величин (непараметрический критерий Манна-Уитни) во всех случаях показало достоверные различия между ними ($P < 0,001$).

Заключение

Зональные закономерности физико-географических условий биотопа сопряжены с упорядочением и распределением морских сообществ и составляющих их организмов (Парин, 1968; Моисеев, 1986), и это свойство лежит в основе биотопического подхода при исследовании населения морских сообществ (Беклемишев, 1966, 1969; Беклемишев и др., 1973). В основе любого биогеографического построения лежит ареал таксона (Лёвушкин, 1982; Несис, 1982). Форма и размеры ареала определяются экологическими факторами, в которых отражены настоящие и прошлые условия существования вида или другой таксономической категории, а также биологическим потенциалом вида. В этом смысле ареал представляет собой реализацию экологических и исторических причин распространения того или иного таксона по поверхности Земли.

В основе проведенного нами широтно-зонального районирования российских вод дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана лежит новый методический подход (Суханов, Иванов, 2009а). Предметом исследования был ареал вида, а объектом — экологическая группировка пелагических организмов, объединенных в понятие nekтон. Все видовые типы ареалов в схеме широтной зональности (вербальные

формы) были отождествлены с их численными кодами, к которым были применены статистические операции по их усреднению для всех видов, встреченных в пробе. При помощи компьютерных средств на основе этих данных строились карты распределения биогеографического показателя широтной зональности (индекс широтной зональности) с выделением границ и областей (по зонально-географическому статусу обитающих там видов), соответствующих широтным зонам и подзонам.

В соответствии с вертикальной зональностью пелагических биотопов было проведено районирование эпи- и мезопелагиали. По распределению ИШЗ во всех случаях районирования строго широтного размещения выделов природных зон не наблюдается. Было выяснено, что степень дробности районирования уменьшается от верхнего слоя эпипелагиали к мезопелагиали, а результат районирования мезопелагиали не совпадает с таковым для эпипелагиали. Результаты районирования эпипелагиали свидетельствуют об одноименном широтном статусе Охотского и Берингова морей, соответствующем высокорореальной широтной подзоне. Эпипелагиаль северо-западной части Японского моря и тихоокеанских вод России в целом была отнесена к низкорореальной широтной подзоне. По хронологической структуре фауны мезопелагиаль всех регионов соответствует низкорореальной широтной подзоне. С увеличением глубины вариабельность ИШЗ уменьшается. Результаты широтно-зонального районирования (структура распределения и направленность изолиний ИШЗ) по всем российским дальневосточным морям и сопредельной акватории Тихого океана соответствуют реально существующим относительно устойчивым элементам биотопа (водные массы, течения, фронтальные зоны, вихри и ринги).

Примененный в настоящей работе подход широтно-зонального районирования обладает рядом бесспорных преимуществ. Во-первых, пространственные размещения биогеографических выделов (широтные зоны и подзоны) основаны на континуальном подходе (распределение непрерывных полей биогеографического признака), что соответствует одной из фундаментальных черт организации биосферы (континуальность природных границ). Во-вторых, компьютерный метод построения карт непрерывных полей позволяет легко масштабировать и задавать на карте районирования разный уровень разрешения. Это дает возможность рассмотреть внутреннюю структуру биогеографического выдела и становится весьма удобным инструментом для выявления изменений в размещении биогеографических выделов («динамическая биогеография») в различных масштабах времени (суточные, сезонные и межгодовые) и пространства (в пределах одного обособленного природного комплекса). В-третьих, установление границ между биогеографическими выделами происходит не «на глаз» (что можно часто наблюдать в «классических» методах районирования), а строго в соответствии с результатами статистического анализа биогеографических данных (ИШЗ).

Работа частично финансировалась грантами № 15-1-6-059 и № 15-1-8-056 по Программе фундаментальных исследований ДВО РАН «Дальний Восток» на 2015–2017 гг.

Список литературы

- Андряшев А.П.** Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана : тез. докл. Всесоюз. симпоз. — Л. : Наука, 1974. — С. 6–7.
- Андряшев А.П.** О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Биологические ресурсы Мирового океана / под ред. С.А. Студенецкого. — М. : Наука, 1979. — С. 117–138.
- Андряшев А.П.** Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод : моногр. — Л. : ЛГУ, 1939. — 187 с.
- Беклемишев К.В.** Биотопы морских биоценозов // Проблемы биоценологии. — М. : Наука, 1973. — С. 23–37.
- Беклемишев К.В.** О природе биогеографических доказательств // Морская биогеография. — М. : Наука, 1982. — С. 5–11.
- Беклемишев К.В.** О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции // Океанол. — 1961. — Т. 1, № 6. — С. 1051–1072.

- Беклемишев К.В.** Экологические основы биогеографии пелагиали // Экология водных организмов. — М. : Наука, 1966. — С. 14–24.
- Беклемишев К.В.** Экология и биогеография пелагиали : моногр. — М. : Наука, 1969. — 292 с.
- Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Сёмина Г.И.** Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения // Тр. ВНИРО. — 1973. — Т. 84. — С. 7–32.
- Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семин Г.В.** Пелагиаль. Биология океана // Биологическая структура океана. — М. : Наука, 1977. — С. 219–261.
- Берг Л.С.** Ландшафтно-географические зоны СССР : моногр. — М. ; Л. : Сельхозгиз, 1931. — Ч. 1. — 401 с.
- Бирман И.Б.** Лососи в морском периоде жизни // Тихий океан. Биология Тихого океана. Рыбы открытых вод. — М. : Наука, 1967. — С. 67–87.
- Богоров В.Г., Зенкевич Л.А.** Биологическая структура океана // Экология водных организмов / под ред. Г.М. Беляева и др. — М. : Наука, 1966. — С. 3–14.
- Бродский К.А.** Фауна веслоногих рачков (Calanoida) : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1957. — 222 с.
- Будыко М.И.** Эволюция биосферы : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1984. — 488 с.
- Вернадский В.И.** Живое вещество : моногр. — М. : Наука, 1978. — 358 с.
- Виноградов М.Е.** Экосистемы океанской эпипелагиали и некоторые особенности их функционирования // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Биологические ресурсы Мирового океана. — М. : Наука, 1979. — С. 83–102.
- Волвенко И.В.** Интегральные характеристики макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — 50 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г.** Биогеография с основами экологии : моногр. — М. : ИКЦ «Академкнига», 2003. — 408 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей** : моногр. справочник / под ред. Ф.С. Терзиева. — СПб. : Гидрометеиздат, 1998. — Т. 9, вып. 1 : Охотское море. — 342 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей** : моногр. справочник / под ред. Ф.С. Терзиева. — СПб. : Гидрометеиздат, 2003. — Т. 8, вып. 1 : Японское море. — 398 с.
- Голиков А.Н.** О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования. — М. : Наука, 1982. — С. 94–99.
- Гурьянова Е.Ф.** Закономерности распределения современной морской фауны и принцип районирования Мирового океана // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии : тр. 1-й сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва / под ред. Д.Л. Степанова. — М. : Госгеолтехиздат, 1957. — С. 15–24.
- Гурьянова Е.Ф.** Зоогеографическое районирование моря // Исслед. фауны морей. Т. 10 (18) : Фауна Тонкинского залива и условия ее существования. — Л. : Наука, 1972. — С. 8–21.
- Дажо Р.** Основы экологии : моногр. — М. : Прогресс, 1975. — 415 с.
- Дарлингтон Ф.** Зоогеография. Географическое распространение животных : моногр. — М. : Прогресс, 1966. — 520 с.
- Дарницкий В.Б., Булатов Н.В.** Горизонтальная структура субарктического фронта от Японии до 180° по спутниковым и океанографическим наблюдениям // Океанол. — 2002. — Т. 42, № 3. — С. 337–347.
- Дедю И.И.** Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев : Гл. редакция МСЭ, 1990. — 408 с.
- Дрё Ф.** Экология : моногр. — М. : Атомиздат, 1976. — 168 с.
- Зверькова Л.М.** Минтай. Биология, состояние запасов : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 247 с.
- Зезина О.Н.** Современные брахиоподы и проблемы батинальной зоны океана : моногр. — М. : Наука, 1985. — 248 с.
- Зенкевич Л.А.** Биологическая структура океана // Зоол. журн. — 1948. — Т. 27, вып. 2. — С. 113–124.
- Зенкевич Л.А.** Биология морей СССР : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 740 с.
- Зенкевич Л.А.** Избранные труды : моногр. — М. : Наука, 1977. — Т. 2 : Биология океана. — 244 с.
- Зенкевич Л.А.** О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. — 1947. — Т. 26, вып. 3. — С. 201–218.
- Зуенко Ю.И.** Промысловая океанология Японского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 227 с.
- Иванов О.А.** Зоогеографическое районирование пелагиали западной части Берингова моря на основе ареалов nektona // Биол. моря. — 2013а. — Т. 39, № 6. — С. 400–410.

- Иванов О.А.** Зоогеографическое районирование пелагиали прикурильских и прикамчатских вод на основе ареалов нектона // Изв. ТИНРО. — 2013б. — Т. 172. — С. 3–19.
- Иванов О.А.** Зоогеографическое районирование пелагиали Охотского моря на основе ареалов нектона // Биол. моря. — 2011. — Т. 37, № 4. — С. 235–245.
- Иванов О.А.** Зоогеографическое районирование северо-западной части Японского моря на основе ареалов пелагического нектона // Биол. моря. — 2009. — Т. 35, № 1. — С. 70–79.
- Истоки Ойясио** : моногр / под ред. В.Р. Фукса, А.Н. Мичурина. — СПб., 1997. — 248 с.
- Калесник С.В.** Общие географические закономерности Земли : моногр. — М. : Мысль, 1970. — 283 с.
- Кафанов А.И.** Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 2005. — 208 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.** Выдающиеся ученые-биогеографы : библиогр. справочник. — М. : Наука, 2007. — 308 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.** Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.
- Коновалов С.М.** Лососи в северной части Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : Наука, 1986. — С. 118–135.
- Кудряшев В.А.** Фауна и экология бокоплавов (Crustacea: Amphipoda–Gammaridea) литорали северо-западного побережья Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. — М. : Наука, 1978. — С. 107–130.
- Кузьякин А.П.** О ландшафтной орнитологии и ее антипode // Проблемы орнитологии : сб. науч. тр. — Львов, 1964. — С. 44–50.
- Кусакин О.Г.** Список животных литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. — Новосибирск : Наука, 1974. — С. 339–372.
- Кусакин О.Г., Несис К.Н., Старобогатов Я.И.** О биогеографической номенклатуре // Биология шельфа : тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1975. — С. 93–96.
- Лёвушкин С.И.** Проблемы островных фаун в свете отношений биогеографии и экологии // Морская биогеография. — М. : Наука, 1982. — С. 26–52.
- Лисицын А.П.** Процессы океанской седиментации : моногр. — М. : Наука, 1978. — 392 с.
- Микулин А.Е.** Зоогеография рыб : учеб. пособие. — М. : ВНИРО, 2003. — 436 с.
- Мионов А.Н.** Природа биотических границ // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина / под ред. А.И. Кафанова. — Владивосток : Дальнаука, 2004. — С. 67–97.
- Мионов А.Н.** Фаунистический подход к изучению современных экосистем // Океанол. — 1990. — Т. 30, вып. 6. — С. 1006–1012.
- Моисеев П.А.** Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов : тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — М. : Наука, 1986. — Т. 27. — С. 3–6.
- Монин А.С., Шишков Ю.А.** История климата : моногр. — Л. : Гидрометиздат, 1979. — 408 с.
- Морошкин К.В.** Водные массы Охотского моря : моногр. — М. : Наука, 1966. — 67 с.
- Несис К.Н.** Зоогеография мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография (предмет, методы, принципы районирования). — М. : Наука, 1982. — С. 114–134.
- Несис К.Н.** Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция : моногр. — М. : Наука, 1985. — 287 с.
- Одум Ю.П.** Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1. — 376 с.; Т. 2. — 328 с.
- Парин Н.В.** Ихтиофауна океанской эпипелагиали : моногр. — М. : Наука, 1968. — 186 с.
- Парин Н.В.** Некоторые особенности пространственного распределения рыб океанской пелагиали // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Биологические ресурсы Мирового океана. — М. : Наука, 1979. — С. 102–112.
- Парин Н.В.** Рыбы открытого океана : моногр. — М. : Наука, 1988. — 272 с.
- Парин Н.В., Несис К.Н.** Биогеография Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : Наука, 1986. — С. 61–75.
- Перестенко Л.П.** О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. — М. : Наука, 1982. — С. 99–114.
- Петров К.М.** Биогеография океана. Биологическая структура океана глазами географа : моногр. — СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 1999. — 232 с.
- Рогачев К.А., Гогина Л.В.** Вихри течения Ойясио // Природа. — 2001. — № 12. — С. 36–42.
- Семенов В.Н.** Биогеографическое районирование шельфа Южной Америки на основе классификации видовых ареалов донных беспозвоночных // Морская биогеография (предмет, методы, принципы районирования). — М. : Наука, 1982. — С. 184–269.

Семенов В.Н. О фауне, фаунистическом комплексе и логической структуре понятия «элемент биоты» в биогеографии // Биотопическая основа распределения морских организмов : Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — М. : Наука, 1986. — Т. 27. — С. 76–90.

Сёмина Г.И. Фитопланктон Тихого океана : моногр. — М. : Наука, 1974. — 239 с.

Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах : моногр. — Новосибирск : Наука, 1978. — 320 с.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара : моногр. — Л. : Наука, 1970. — 372 с.

Суханов В.В. Научная графика на компьютере : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — 355 с.

Суханов В.В., Иванов О.А. Об одном из подходов к биогеографическому районированию // Биол. моря. — 2009а. — Т. 35, № 1. — С. 62–69.

Суханов В.В., Иванов О.А. Сообщества nekтона в северо-западной части Японского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009б. — 282 с.

Токранов А.М. Видовой состав ихтиофауны западной части Берингова моря // Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. — Ростов н/Д : ЮНЦ РАН, 2010. — С. 119–148.

Фадеев Н.С. Биология и промысел минтая Восточно-Корейского залива // Изв. ТИНРО. 2005. — Т. 142. — С. 113–133.

Федоров В.В., Парин Н.В. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 154 с.

Шейко Б.А., Федоров В.В. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2000. — С. 7–69.

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

Шунтов В.П. Морские птицы и биологическая структура океана : моногр. — Владивосток : Дальиздат, 1972. — 378 с.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Юрасов Г.И. Термохалинная структура и динамика вод Японского моря : автореф. дис. ... д-ра географ. наук. — Владивосток, 2011. — 45 с.

Яричин В.Г. Состояние изученности циркуляций вод Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. — 1980. — Вып. 80. — С. 46–61.

Azumaya T., Nagasawa T., Temnykh O.S., Khen G.V. Regional and seasonal differences in temperature and salinity limitations of Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 179–187.

Briggs J.C. Marine zoogeography. — N.Y., 1974. — 475 p.

Darlington P.J. Zoogeography: The geographical distribution of animals. — L. : Chapman and Hall, 1957. — 675 p.

Ekman S. Zoogeography of the Sea. — L., 1953. — 417 p.

Forbes E. Zoological geography: Distribution of marine life // A.K. Johnston's the physical atlas of natural phenomena. — L. : Blackwood, 1856. — P. 99–102.

Huggett R. Fundamentals of Biogeography. — Routledge, 1998. — 288 p.

Ivanov O.A., Sukhanov V.V. Species Structure of Pelagic Ichthyocenes in Russian Waters of Far Eastern Seas and the Pacific Ocean in 1980–2009 // J. Ichthyol. — 2015. — Vol. 55, № 4. — P. 497–526.

Manzer J.I., Ishida T., Peterson A.E., Hanavan M.G. Salmon of the North Pacific Ocean. Part 5: Offshore distribution of salmon : INPFC Bull. — 1965. — № 15. — 452 p.

Myers A.A., Giller P.S. Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions. — L. ; N.Y. : Chapman and Hall, 1988. — 288 p.

Ortmann A.E. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Anleitung zur Untersuchung der geographischen Verbreitung mariner Tiere, mit besonderer Berücksichtigung der Decapodenkrebse. — Jena : Fisher, 1896. — 96 S.

Udvardy M.D.F. Dynamic zoogeography with special reference to land animals. — N.Y. : Van Nostrand Reinhold, 1969. — 455 p.

Willis J.M., Percy W.G., Parin N.V. Zoogeography of midwater fishes in the Subarctic Pacific // Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo. — 1988. — Vol. 26, pt. 2. — P. 79–142.

Поступила в редакцию 29.06.15 г.