

УДК 574.584(265.54)

ВИДОВАЯ СТРУКТУРА НЕКТОНА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

О. А. Иванов¹, В. В. Суханов²

¹Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, г. Владивосток
E-mail: oliv@tinro.ru

²Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, г. Владивосток
E-mail: bbc@ibm.dvo.ru

По программе экосистемных исследований ресурсов пелагиали дальневосточных морей с начала 1980-х гг. ТИНРО-Центром в северо-западной части Японского моря проведено большое количество комплексных экспедиций. К настоящему времени накоплен значительный объем информации по траловым съемкам пелагического нектона. В недавно опубликованных монографиях по нектону северо-западной части Японского моря в табличной и в картографической форме содержится подробный отчет по собранным массивам данных. Их всесторонний анализ – многомерная задача будущих исследований. Один из этапов таких исследований рассматривается в статье с изложением различных аспектов таксономического, биотопического и зоогеографического разнообразия. Обсуждается ранговая структура нектона, дается прогноз потенциального видового богатства в изучаемом районе.

Ключевые слова: нектон, таксономический состав, биотоп, тип ареала, ранговая структура, ранговые кривые, видовое богатство.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

В основе обсуждаемых в работе сведений по таксономическому составу пелагического нектона в северо-западной части Японского моря лежат материалы 32 рейсов, выполненных в 1981–2003 гг., когда осуществлялись пелагические траления с комплексом океанологических и планктонологических работ. Технические особенности и параметры траловых систем, алгоритм подсчета обилия (экз./км² или кг/км²) конкретного вида или таксономической группы животных подробно приведены в монографиях (Нектон..., 2004; Атлас..., 2004). Всего мы использовали 2074 траления. Основная их часть (71%) была выполнена в верхнем слое эпипелагиали (0–70 м), на долю мезопелагических тралений (глубже 200 м) пришлось всего 16%.

Не включенные таксоны. Некоторые полевые определения видов или иных таксонов были отнесены в категорию «сомнительных определений». После критического анализа такие определения либо удалялись из списка, либо им придавался другой таксономический статус. Небольшая часть нектонов с самого начала, еще в рейсе, не была определена до видового уровня. Поскольку идентификация этих организмов до видового уровня была уже невозможна по ряду причин, то в примечании к списку видов в алфавитном порядке приводится их таксономический надвидовой статус. Показатели обилия этих организмов

учтены в наших исследованиях при количественной обработке материалов. Напротив, встреченные в уловах беспозвоночные организмы (бентосные и планктонные формы), не относящиеся к нектону, в количественном анализе не использовались. В основном они редко отмечались в уловах, даже частота встречаемости желетелых (медузы и гребневики) не превышала 12%. Список этих организмов в алфавитном порядке без таксономического анализа (всего 49 наименований) включает: *Aequorea* sp., *Amphipoda* gen. sp., *Argis dentate*, *Argis* sp., *Ascidia* sp., *Aurelia aurita*, *Aurelia limbata*, *Aurelia* sp., *Beroe* sp., *Buccinidae* gen. sp., *Chionoecetes* sp., *Chrysaora quinquecirrha*, *Coelenterata* gen. sp., *Crangon dalli*, *Crangon* sp., *Crinoidea* gen. sp., *Ctenophora* gen. sp., *Cyanea capillata*, *Cyanea* sp., *Decapoda* gen. sp., *Echinoidea* gen. sp., *Echiurus echiurus*, *Euphausia pacifica*, *Euphausiacea* gen. sp., *Holothuroidea* gen. sp., *Hydrozoa* gen. sp., *Isopoda* gen. sp., *Macrura* gen. sp., *Medusae* gen. sp., *Mytilidae* gen. sp., *Pandalopsis japonicus*, *Pandalus borealis*, *Pandalus goniurus*, *Pandalus hypsinotus*, *Paralichthys olivaceus*, *Pectinidae* gen. sp., *Plathelminthes* gen. sp., *Platichthys stellatus*, *Polychaeta* gen. sp., *Sagittidae* gen. sp., *Salpida* gen. sp., *Sclerocrangon boreas*, *Sclerocrangon salebrosa*, *Sclerocrangon* sp., *Scyphozoa* gen. sp., *Strongylocentrotus* sp., *Thalia* sp., *Thetys vagina*, *Tunicata* gen. sp.

Таксономический состав нектона. В список вошли только встреченные в наших уловах виды головоногих моллюсков (Cephalopoda), миног

Список видов nekтона северо-западной части Японского моря
по данным пелагических траловых съемок ТИНРО в 1981–2003 гг.

The nekton taxonomic structure in the northwestern Sea of Japan, according
to pelagic trawling data under the TINRO Program, 1981–2003

КЛАСС CEPHALOPODA

Отряд Sepiida

Семейство (1) Sepiolidae

1. *Rossia pacifica* Berry, 1911

Отряд Teuthida

Семейство (2) Gonatidae

2. *Berryteuthis magister* (Berry, 1913)
3. *Gonatus madokai* Kubodera et Okutani, 1977
4. *Gonatopsis japonicus* Okiyama, 1969
5. *G. octopedatus* Sasaki, 1920

Семейство (3) Euploteuthidae

6. *Euploteuthis chunii* Ishikawa, 1914
7. *Watasenia scintillans* (Berry, 1911)
Семейство (4) Ommastrephidae
8. *Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880

КЛАСС PETROMYZONES

Отряд Petromyzontiformes

Семейство (5) Petromyzonidae

9. *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811)

КЛАСС CHONDRICHTHYES

Отряд Lamniformes

Семейство (6) Lamnidae

10. *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810
11. *Lamna ditropis* Hubbs et Follett, 1947

Отряд Spharxariformes

Семейство (7) Spharxarhinidae

12. *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758)

Отряд Squaliformes

Семейство (8) Squalidae

13. *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758

Отряд Rajiformes

Семейство (9) Rajidae

14. *Bathyrāja parmifera* (Bean, 1881)

КЛАСС OSTEICHTHYES

Отряд Clupeiformes

Семейство (10) Clupeidae

15. *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847
16. *Etrumeus micropus* Temminck et Schlegel, 1846
17. *Konosirus punctatus* (Temminck et Schlegel, 1846)
18. *Sardinops melanostictus* (Temminck et Schlegel, 1846)
Семейство (11) Engraulidae

19. *Engraulis japonicus* (Temminck et Schlegel, 1846)

Отряд Salmoniformes

Семейство (12) Osmeridae

20. *Mallotus villosus* catervarius (Pennant, 1784)
21. *Osmerus dentex* Steindachner, 1870

Семейство (13) Salmonidae

22. *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792)
23. *O. keta* (Walbaum, 1792)
24. *O. kisutch* (Walbaum, 1792)
25. *O. masou* (Brevoort, 1856)
26. *Salvelinus malma* curilus (Pallas, 1814)

Семейство (14) Salangidae

27. *Salangichthys microdon* (Bleeker, 1860)

Отряд Stomiiformes

Семейство (15) Sternoptychidae

28. *Maurollicus japonicus* Ishikawa, 1915

Отряд Gadiformes

Семейство (16) Gadidae

29. *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810)
30. *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810
31. *Theragra chalcogramma* (Pallas, [1814])

Отряд Beloniformes

Семейство (17) Scombroscidae

32. *Cololabis saira* (Brevoort, 1856)

Отряд Lampridiformes

Семейство (18) Trachipteridae

33. *Trachipterus ishikawai* Jordan et Snyder, 1901

Отряд Gasterosteiformes

Семейство (19) Gasterosteidae

34. *Gasterosteus* c.f. *aculeatus* Linnaeus, 1758
35. *Pungitius pungitus* (Linnaeus, 1758)

Отряд Sygnathiformes

Семейство (20) Sygnathidae

36. *Hippocampus mohnikei* Bleeker, 1854
37. *Syngnathus schlegeli* Kaup, 1856

Отряд Scorpaeniformes

Семейство (21) Sebastidae

38. *Sebastes minor* Barsukov, 1972
39. *S. owstoni* (Jordan et Thompson, 1914)
40. *S. steindachneri* Hilgendorf, 1880
41. *S. taczanowskii* Steindachner, 1880
Семейство (22) Hexagrammidae
42. *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz, 1913

Семейство (23) Cottidae

43. *Alcichthys elongatus* (Steindachner, 1881)
44. *Gymnocanthus detrisus* Gilbert et Burke, 1912
45. *G. pistilliger* (Pallas, 1814)
46. *G. herzensteini* Jordan et Starks, 1904
47. *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks, 1904
48. *Icelus cataphractus* (Pavlenko, 1910)

49. *I. stenosomus* Andriashev, 1937

50. *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829)

51. *M. polyacanthocephalus* (Pallas, [1814])

52. *M. stelleri* Tilesius, 1811

53. *Triglops pingeli* Reinhardt, 1831

54. *T. jordani* (Schmidt, 1903)

55. *T. szepticus* Gilbert, 1896

Семейство (24) Psychrolutidae

56. *Malacocottus zonurus* Bean, 1890

Семейство (25) Hemitriptidae

57. *Blepsias bilobus* Cuvier et Valenciennes, 1830

58. *Hemitripterus villosus*

59. *Nautichthys pribilovius* (Jordan et Gilbert, 1898)

Семейство (26) Agonidae

60. *Anoplagonus occidentalis* Lindberg, 1950

61. *Agonomalus proboscidalis* (Valenciennes, 1858)

62. *Freemanichthys thompsoni* (Jordan et Gilbert, 1898)

63. *Leptagonus decagonus* (Bloch et Schneider, 1801)

64. *Pallasina barbata* (Steindachner, 1876)

65. *Podothecus sachi* (Jordan et Snyder, 1901)

66. *P. sturioideus* (Guichenot, 1869)

67. *P. veterinus* Jordan et Starks, 1895

68. *Sarritor knipowitschi* Lindberg et Andriashev, 1937

69. *Tilesina gibbosa* Schmidt, 1904

Семейство (27) Cyclopteridae

70. *Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769)

71. *Cyclopteropsis bergi* Popov, 1929
 72. *C. lindbergi* Soldatov, 1930
 73. *Eumicrotremus birulai* Popov, 1928
 74. *E. taranetzi* Perminov, 1936
 75. *E. pacificus* Schmidt, 1904
 Семейство (28) Liparidae
76. *Careproctus rastrinus* Gilbert et Burke, 1912
 77. *C. rhodomelas* Gilbert et Burke, 1912
 78. *C. sinensis* Gilbert et Burke, 1912
 79. *C. trachysoma* Gilbert et Burke, 1912
 80. *Crystallias matsushimae* Jordan et Snyder, 1902
- Отряд Perciformes**
 Семейство (29) Carangidae
81. *Seriola lalandi* Valenciennes, 1833
 82. *S. quinqueradiata* Temminck et Schlegel, 1845
 83. *Trachurus japonicus* (Temminck et Schlegel, 1844)
 Семейство (30) Coryphaenidae
84. *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758
 Семейство (31) Bramidae
85. *Brama japonica* Hilgendorf, 1878
 Семейство (32) Oplegnathidae
86. *Oplegnathus fasciatus* (Temminck et Schlegel, 1844)
 Семейство (33) Zoarcidae
87. *Bothrocara hollandi* (Jordan et Hubbs, 1925)
 Семейство (34) Stichaeidae
88. *Leptoclinus maculatus* (Schmidt, 1904)
 89. *Stichaeus grigorjewi* Herzenstein, 1890
 90. *S. punctatus* (Fabricius, 1780)
 91. *Lumpenus sagitta* Wilimovsky, 1956
 Семейство (35) Anarhichadidae
92. *Anarhichas orientalis* Pallas, [1814]
 Семейство (36) Ptilichthyidae
93. *Ptilichthys goodei* Bean, 1881
 Семейство (37) Mugilidae
94. *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758
 Семейство (38) Trichodontidae
95. *Arctoscopus japonicus* (Steindachner, 1881)
 Семейство (39) Pholidae
96. *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814)
 Семейство (40) Ammodytidae
97. *Ammodytes hexapterus* Pallas, [1814]
 Семейство (41) Trichiuridae
98. *Trichiurus lepturus* Linnaeus, 1758
 Семейство (42) Scombridae
99. *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782
100. *Auxis thazard* (Lacepede, 1800)
 Семейство (43) Centrolophidae
101. *Hyperoglyphe japonica* (Döderlein, 1884)
 Семейство (44) Stromateidae
102. *Pampus argenteus* (Euphrasen, 1788)
- Отряд Pleuronectiformes**
 Семейство (45) *Pleuronectidae*
103. *Acanthopsetta nadeshnyi* Schmidt, 1904
 104. *Cleisthenes herzensteini* Schmidt, 1904
 105. *Glyptocephalus stelleri* Schmidt, 1904
 106. *Hippoglossoides elassodon* Jordan et Gilbert, 1880
 107. *H. dubius* Schmidt, 1904
 108. *Limanda aspera* (Pallas, [1894])
 109. *L. punctatissimus* (Steindachner, 1879)
 110. *L. sakhalinensis* Hubbs, 1915
 111. *Lepidopsetta mochigarei* Snyder, 1911
 112. *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schlegel, 1848)
 113. *Platichthys stellatus*
 114. *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas, 1814
- Отряд Tetraodontiformes**
 Семейство (46) Monacanthidae
115. *Stephanolepis cirrhifer* (Temminck et Schlegel, 1850)
 116. *Thamnaconus modestus* (Gunther)
 Семейство (47) Tetraodontidae
117. *Takifugu chinensis* (Abe, 1949)
 118. *T. niphobles* (Jordan et Snyder, 1901)
 119. *T. porphyreus* (Temminck et Schlegel, 1850)
 120. *T. rubripes* (Temminck et Schlegel, 1850)
 121. *T. vermicularis* (Temminck et Schlegel, 1850)
 Семейство (48) Molidae
122. *Mola mola* (Linnaeus, 1758)

Примечание. Список таксонов, не определенных до видового уровня нектеров: *Arothron* sp., *Bothrocara* sp., *Careproctus* sp., *Chupeidae* gen. sp., *Cottidae* gen. sp., *Cyclopteridae* gen. sp., *Cyclopteropsis* sp., *Dasycottus* sp., *Eumicrotremus* sp., *Gonatopsis* sp., *Gonatus* sp., *Hexagrammidae* gen. sp., *Liparidae* gen. sp., *Liparis* sp., *Lycodes* sp., *Malacocottus* sp., *Malacosteus* sp., *Octopodidae* gen. sp., *Octopus* sp., *Pampus* sp., *Pisces* gen. sp., *Pleuronectidae* gen. sp., *Psychrolutidae* gen. sp., *Sepiolidae* gen. sp., *Scorpaenidae* gen. sp., *Sebastes* sp., *Squalidae* gen. sp., *Stichaeidae* gen. sp., *Takifugu* sp., *Tetraodontidae* gen. sp., *Teuthida* gen. sp., *Zoarcidae* gen. sp.

(Cephalaspidomorphi), хрящевых и костных рыб (Chondrichthyes и Osteichthyes). Итак, в составе nekтона насчитывается 122 названия видового уровня, 32 – неопределенного видового статуса.

Добавив к этому список вышеуказанных планктонных и бентосных форм (15 идентифицированных видов и 32 неопределенного видового статуса), увидим, что общий список встреченных в наших уловах морских организмов включает 201 наименование различного таксономического статуса.

Обсудим детальнее список нектеров с видовым статусом. Всего он насчитывает 4 класса, 19 отрядов, 48 семейств, 89 родов и 122 вида.

Класс головоногих моллюсков в наших уловах был представлен 2 отрядами, 4 семействами, 7

родами и 8 видами. Все таксоны выстроены согласно К. Н. Несису (1982а). Наибольшим количеством видов (4) представлено семейство *Gonatidae*. Остальные семейства в своем составе имели 1–2 вида. Г. А. Шевцов и Н. М. Мокрин опубликовали список головоногих моллюсков Японского моря зоны России (1998), который можно считать основополагающим, поскольку для зоны России это единственная современная обобщающая сводка по видовому составу головоногих моллюсков. По сравнению с их списком наш оказался небольшим и неоригинальным. В списке названных авторов из 18 видов головоногих моллюсков – 2 сублиторальных вида осьминогов, а остальные – пелагические кальмары и карака-

Таблица 1. Коэффициенты уловистости (КУ), встречаемость (кол-во тралений), биомасса (кг/км²), численность (экз./км²), биотопическая и зоогеографическая характеристика видов nektona (виды ранжированы по биомассе) северо-западной части Японского моря

Table 1. The catchability coefficients (КУ), frequency (the number of trawling events), biomass (kg/km²), number (specimen/km²), and biotopic and zoogeographic characteristics of nekton species classified by their biomass in the northwestern Sea of Japan

№ п/п	Вид	КУ	Встречаемость	Биомасса	Численность	Биотоп	Зоогеографическая категория	
1	2	3	4	5	6	7	8	
1	<i>Sardinops melanostictus</i>	0,40	731	9117,604	121414,209	НП	НБ-СТ	ПРА
2	<i>Theragra chalcogramma</i>	0,40	554	1677,569	7251,146	ЭМП	Б	ШСТО
3	<i>Clupea pallasii</i>	0,40	172	385,741	1937,426	НП		АБ
4	<i>Engraulis japonicus</i>	0,10	299	242,858	9445,046	НП	НБ-СТ	ПРА
5	<i>Todarodes pacificus</i>	0,10	601	127,529	687,513	ЭП	НБ-СТ	ПРА
6	<i>Lamna ditropis</i>	0,50	98	76,345	0,721	ЭП	НБ-СТ	ШСТО
7	<i>Watasenia scintillans</i>	0,01	214	63,325	76513,607	ЭМП	НБ-СТ	ПРА
8	<i>Pleurogrammus azonus</i>	0,40	407	60,778	2145,348	ЭЛ	НБ	ПРА
9	<i>Mallotus villosus</i>	0,10	191	48,719	3222,035	НП		АБ
10	<i>Scomber japonicus</i>	0,30	110	21,876	103,638	НП		К
11	<i>Oncorhynchus gorboscha</i>	0,30	270	20,749	43,487	ЭП АН		АБ
12	<i>Beryteuthis magister</i>	0,10	110	12,871	78,111	ЭЛ	Б	ШСТО
13	<i>Gasterosteus c. f. aculeatus</i>	0,05	110	5,532	796,228	НП АН		АБ
14	<i>Cololabis saira</i>	0,10	124	3,963	52,960	ЭП	НБ-СТ	ШСТО
15	<i>Thamnaconus modestus</i>	0,50	114	2,387	48,340	ЭП		ИТ
16	<i>Gonatopsis octopedatus</i>	0,10	268	1,721	143,876	ЭМП	Б	ШСТО
17	<i>Gadus macrocephalus</i>	0,40	24	1,337	0,523	ЭЛ	Б	ШСТО
18	<i>Isurus oxyrinchus</i>	0,50	3	1,077	0,012	ЭП		К
19	<i>Sebastes owstoni</i>	0,50	61	1,067	7,990	ЭЛ	Б	ПРА
20	<i>Oncorhynchus masou</i>	0,30	77	0,977	1,209	ЭП АН	НБ	
21	<i>Gonatopsis japonicus</i>	0,10	206	0,967	31,276	ЭМП	Б	ПРА
22	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0,50	4	0,818	0,182	ЭЛ	Б	ШСТО
23	<i>Salangichthys microdon</i>	0,10	32	0,812	1097,055	ЭЛ	НБ	ПРА
24	<i>Hyperoglyphe japonica</i>	0,40	16	0,797	0,829	ЭМП	НБ-СТ	ПРА
25	<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	0,50	80	0,786	10,722	ВБ	НБ	ПРА
26	<i>Oncorhynchus keta</i>	0,30	21	0,681	0,807	ЭП АН		АБ
27	<i>Squalus acanthias</i>	0,50	34	0,62	0,235	ЭЛ		К
28	<i>Hippoglossoides dubius</i>	0,50	28	0,603	1,734	ВБ	НБ	ПРА
29	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,50	116	0,528	0,982	ВБ	Б	ШСТО
30	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0,50	9	0,51	2,079	ВБ	Б	ШСТО
31	<i>Lethenteron camtschaticum</i>	0,10	96	0,495	4,492	ЭП АН		АБ
32	<i>Prionace glauca</i>	0,50	1	0,448	0,003	ЭП		К
33	<i>Gymnacanthus detrisus</i>	0,50	65	0,392	2,490	ЭЛ	Б	ПРА
34	<i>Eumicrotremus birulai</i>	0,20	113	0,312	16,043	ВБ	Б	ПРА
35	<i>Mola mola</i>	0,50	2	0,232	0,008	ЭП		К
36	<i>Etrumeus micropus</i>	0,40	6	0,231	2,323	НП	НБ-СТ	ПРА
37	<i>Glyptocephalus stelleri</i>	0,50	50	0,229	2,504	ВБ	Б	ШСТО
38	<i>Bathyraja parmifera</i>	0,50	3	0,178	0,033	ВБ	Б	ШСТО
39	<i>Takifugu porphyreus</i>	0,50	36	0,156	0,282	НП	НБ-СТ	ПРА
40	<i>Osmerus dentex</i>	0,20	11	0,145	4,474	НП АН		АБ
41	<i>Stichaeus grigorjewi</i>	0,10	4	0,129	0,281	ЭЛ	Б	ПРА
42	<i>Triglops scepticus</i>	0,20	4	0,112	0,809	ЭЛ	Б	ШСТО
43	<i>Icelus cataphractus</i>	0,20	5	0,104	1,423	ЭЛ	Б	ПРА
44	<i>Hemitripterus villosus</i>	0,50	1	0,099	0,062	СЛ	Б	ШСТО
45	<i>Platichthys stellatus</i>	0,50	5	0,085	0,258	СЛ		АБ
46	<i>Maurolicus japonicus</i>	0,10	60	0,078	131,900	МП	НБ-СТ	ПРА
47	<i>Eumicrotremus pacificus</i>	0,20	39	0,059	2,119	ЭЛ	НБ	ПРА
48	<i>Takifugu rubripes</i>	0,50	6	0,048	0,033	НП	НБ-СТ	ПРА

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
49	<i>Mugil cephalus</i>	0,40	2	0,047	0,053	НП	К
50	<i>Sebastes steindachneri</i>	0,50	20	0,043	0,343	ЭЛ	НБ ПРА
51	<i>Eleginus gracilis</i>	0,40	6	0,042	0,266	СЛ	АБ
52	<i>Enoplateuthis chunii</i>	0,01	4	0,038	30,802	ЭМП	НБ-СТ ПРА
53	<i>Myoxocephalus jaok</i>	0,50	6	0,037	0,053	ЭЛ	Б ШСТО
54	<i>Salvelinus malma curilus</i>	0,30	4	0,034	0,192	ЭП АН	АБ
55	<i>Gymnacanthus herzensteini</i>	0,50	3	0,033	0,160	ЭЛ	НБ ПРА
56	<i>Podothecus sturioides</i>	0,30	20	0,030	0,562	ЭЛ	Б ПРА
57	<i>Malacocottus zonurus</i>	0,50	11	0,026	0,564	ВБ	Б ШСТО
58	<i>Paralichthys olivaceus</i>	0,50	5	0,021	0,046	ЭЛ	НБ-СТ ПРА
59	<i>Takifugu vermicularis</i>	0,50	4	0,019	0,023	НП	НБ-СТ ПРА
60	<i>Bothrocara hollandi</i>	0,20	29	0,015	0,936	ВБ	НБ ПРА
61	<i>Blepsias bilobus</i>	0,50	13	0,014	0,181	ЭЛ	Б ШСТО
62	<i>Leptoclinus maculatus</i>	0,10	5	0,014	3,810	ЭЛ	АБ
63	<i>Tilesina gibbosa</i>	0,30	13	0,014	0,338	ЭЛ	Б ПРА
64	<i>Coryphaena hippurus</i>	0,30	1	0,012	0,013	ЭП	К
65	<i>Cyclopteroopsis lindbergi</i>	0,20	15	0,011	0,503	ЭЛ	Б ПРА
66	<i>Limanda aspera</i>	0,50	6	0,011	0,041	ЭЛ	АБ
67	<i>Sebastes minor</i>	0,50	10	0,010	0,133	ЭЛ	Б ПРА
68	<i>Podothecus sachi</i>	0,30	3	0,009	0,034	ЭЛ	Б ПРА
69	<i>Pungitius pungitius</i>	0,05	2	0,009	2,931	НП АН	АБ
70	<i>Pampus argenteus</i>	0,50	5	0,008	0,044	НП	ИТ
71	<i>Anarhichas orientalis</i>	0,50	25	0,007	0,343	СЛ	Б ПРА
72	<i>Cleisthenes herzensteini</i>	0,50	2	0,007	0,030	ЭЛ	Б ПРА
73	<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0,40	20	0,007	10,172	ЭЛ	Б ШСТО
74	<i>Careproctus sinensis</i>	0,50	1	0,005	0,018	ВБ	Б ПРА
75	<i>Careproctus rastrinus</i>	0,50	3	0,005	0,023	ВБ	Б ШСТО
76	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,30	1	0,005	0,003	ЭП АН	Б ШСТО
77	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0,50	1	0,005	0,008	ЭЛ	Б ШСТО
78	<i>Rossia pacifica</i>	0,50	43	0,005	2,989	ЭЛ	Б ШСТО
79	<i>Brama japonica</i>	0,50	1	0,004	0,002	ЭП	НБ-СТ ШСТО
80	<i>Crystallias matsushimae</i>	0,50	3	0,004	0,007	ВБ	НБ ПРА
81	<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	0,50	1	0,004	0,005	ЭЛ	Б ПРА
82	<i>Nautichthys pribilovius</i>	0,20	2	0,004	0,042	ЭЛ	Б ШСТО
83	<i>Stephanolepis cirrifer</i>	0,50	4	0,004	0,026	НП	НБ-СТ ПРА
84	<i>Triglops jordani</i>	0,20	8	0,004	0,594	ЭЛ	АБ
85	<i>Arctoscopus japonicus</i>	0,50	17	0,003	0,072	ВБ	НБ ПРА
86	<i>Auxis thazard</i>	0,30	1	0,003	0,006	ЭП	К
87	<i>Careproctus rhodomelas</i>	0,50	5	0,003	0,016	ВБ	Б ПРА
88	<i>Lumpenus sagitta</i>	0,10	14	0,003	2,084	ЭЛ	АБ
89	<i>Podothecus thompsoni</i>	0,30	13	0,003	0,104	ЭЛ	Б ПРА
90	<i>Sarritor knipowitschi</i>	0,20	12	0,003	0,203	ЭЛ	Б ПРА
91	<i>Takifugu chinensis</i>	0,50	2	0,003	0,005	НП	НБ-СТ ПРА
92	<i>Trachipterus ishikawai</i>	0,50	1	0,003	0,003	МП	СТ-Т ПРА
93	<i>Trichiurus lepturus</i>	0,50	5	0,002	0,006	НП	К
94	<i>Eumicrotremus taranetzi</i>	0,20	4	0,002	0,056	ЭЛ	ВБ ПРА
95	<i>Seriola quinqueradiata</i>	0,30	2	0,002	0,008	НП	НБ-СТ ПРА
96	<i>Triglops pingelii</i>	0,20	7	0,002	0,388	ЭЛ	АБ
97	<i>Alcichthys elongates</i>	0,40	1	0,001	0,003	СЛ	Б ПРА
98	<i>Ammodytes hexapterus</i>	0,10	2	0,001	2,738	НП	АБ
99	<i>Careproctus trachysoma</i>	0,50	3	0,001	0,005	ВБ	Б ПРА
100	<i>Cyclopteroopsis bergi</i>	0,20	1	0,001	0,038	ЭЛ	Б ПРА
101	<i>Gonatus madokai</i>	0,10	1	0,001	0,610	ЭМП	Б ШСТО
102	<i>Gymnacanthus pistilliger</i>	0,50	3	0,001	0,017	ЭЛ	АБ
103	<i>Limanda punctatissimus</i>	0,50	1	0,001	0,003	ЭЛ	Б ПРА
104	<i>Limanda sakhalinensis</i>	0,50	1	0,001	0,016	ЭЛ	Б ПРА
105	<i>Sebastes taczanowskii</i>	0,50	1	0,001	0,007	ЭЛ	НБ ПРА

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	
106	<i>Agonomalus proboscidalis</i>	0,20	1	+	0,012	ЭЛ	Б	ПРА
107	<i>Anoplagonus occidentalis</i>	0,10	1	+	0,026	ЭЛ	Б	ПРА
108	<i>Hippocampus mohnikei</i>	0,50	2	+	0,014	СЛ	НБ-СТ	ПРА
109	<i>Icelus stenosomus</i>	0,20	1	+	0,006	ЭЛ	Б	ПРА
110	<i>Konosirus punctatus</i>	0,40	3	+	0,014	НП		ИТ
111	<i>Leptagonus decagonus</i>	0,30	1	+	0,008	ЭЛ		АБ
112	<i>Myoxocephalus stelleri</i>	0,50	1	+	0,005	СЛ	Б	ШСТО
113	<i>Oplegnathus fasciatus</i>	0,40	2	+	0,015	НП	НБ-СТ	ПРА
114	<i>Pallasina barbata</i>	0,10	1	+	0,051	СЛ	Б	ШСТО
115	<i>Podothecus veterius</i>	0,30	1	+	0,017	ЭЛ		АБ
116	<i>Ptilichthys goodie</i>	0,50	1	+	0,002	ЭЛ	Б	ШСТО
117	<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i>	0,30	1	+	0,008	ЭЛ	Б	ШСТО
118	<i>Seriola lalandi</i>	0,30	1	+	0,004	НП		К
119	<i>Stichaeus punctatus</i>	0,10	6	+	0,333	СЛ		АБ
120	<i>Trachurus japonicus</i>	0,30	2	+	0,008	ЭП	НБ-СТ	ПРА
121	<i>Syngnathus schlegeli</i>	0,50	2	+	0,006	СЛ	СТ-Т	ПРА
122	<i>Takifugu niphobles</i>	0,50	1	+	0,001	НП	НБ-СТ	ПРА

Примечание. Сокращения биотопических и зоогеографических категорий видов nekтона: Ан – проходные рыбы; ЭП – эпипелагический; ЭМП – эпимезопелагический; НП – неритопелагический; МП – мезопелагический; СЛ – сублитеральный; ЭЛ – элитеральный; ВБ – верхнебореальная; АБ – аркто-бореальная (интерзона); Б – бореальная (зона); ВБ – высокобореальная (подзона бореальной зоны); НБ – низкобореальная (подзона бореальной зоны); НБ-СТ – нижнебореально-субтропическая (интерзона); СТ-Т – субтропическая и тропическая (подзоны тропической зоны); К – космополит; ПРА – приазийский; ШСТО – широко северотихоокеанский; ИТ – индо-тихоокеанский.

тицы (за исключением элитерального командорского кальмара). В этом списке из кальмаров и каракатиц ровно половина – редко встречающиеся виды. В основном именно эти редкие виды и не попали в наш список. По частоте встречаемости среди головоногих моллюсков (табл. 1) чаще всего в уловах отмечались тихоокеанский кальмар (*Todarodes pacificus*), кальмар-светлячок (*Watasenia scintillans*), осьминожки и японский гонатопсисы (*Gonatopsis octopedatus* и *G. japonicus*). Осьминоги в наших уловах встречались редко (*Octopodidae* gen. sp. и *Octopus* sp., см. примечание к списку), и они не были определены до видового уровня. Таким образом, в наш список вошли массовые и характерные виды теутофауны северо-западной части Японского моря.

Все построения таксонов рыб и рыбообразных были основаны на общепринятой системе В. Н. Эшмайера (Eschmeyer, 1998). Ниже приведена краткая характеристика этих таксонов.

Класс миног в нашем списке представлен единственным видом – тихоокеанской миногой (*Lethenteron camtschatica*). В северо-западной части Японского моря это обычный проходной эпипелагический вид – за период исследований (см. табл. 1) он присутствовал в 96 траловых уловах (4,5%).

Небольшой список класса хрящевых рыб представлен 4 отрядами, 4 семействами, 5 родами и 5 видами (см. список). Конечно, этот список не претендует на полный перечень пелагической фауны

хрящевых рыб северо-западной части Японского моря. Потенциально, за счет тропико-субтропических мигрантов, он может значительно расширяться (в 3–4 раза). Это подтверждают и литературные данные (Линдберг, Легеза, 1959; Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007). По нашим сведениям, из всех отмеченных в эпипелагиали северо-западной части Японского моря видов хрящевых рыб только два вида – сельдевая акула (*Lamna ditropis*) и катран (*Squalus acanthias*) вполне обычны в уловах. Первый вид отмечался 98 раз в уловах (4,6%), второй – 34 раза (см. табл. 1).

Класс костных рыб в нашем списке пелагических nekтеров самый представительный, хотя по количеству видов он трехкратно уступает общему списку фауны морских рыб российских вод Японского моря (Соколовский и др., 2007). В этом списке значатся: 12 отрядов, 39 семейств, 77 родов и 108 видов (см. список). В среднем на один отряд приходится 3,3 семейства, 6,3 рода и 9,0 вида. По количеству таксонов наиболее представительными оказались два отряда – Скорпенообразные (Scorpaeniformes: 8 семейств, 24 рода, 43 вида) и Окунеобразные (Perciformes: 16 семейств, 20 родов, 22 вида). На уровне семейств вклад этих двух отрядов составляет 61,5%, на уровне родов – 57,9% и на уровне видов – 60,2%. Менее разнообразные по количеству таксонов отряды – Лососеобразные (Salmoniformes), Камбалообразные (Pleuronectiformes), Скалозубообразные (Tetraodontiformes) и Сельдеобразные (Clupeiformes) уже

заметно уступают двум лидирующим отрядам. Их вклад в совокупную фауну костных рыб на уровне семейств, родов и видов соответственно составил 23,1; 30,2 и 30,8%. Остальные отряды были представлены 1 семейством, 1–3 родами и видами (см. список). Если ранжировать отряды костных рыб по частоте встречаемости их представителей в уловах, то в порядке убывания рангов последовательность первых четырех отрядов будет такова: Сельдеобразные, Трескообразные (*Gadiformes*), Скорпенообразные и Лососеобразные (см. табл. 1).

БИОТОПИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ

В пелагических траловых уловах были зарегистрированы виды nekтона, относящиеся к двум основным биотопическим группам. По отношению к местообитанию видов эти группы составляют обитатели пелагических и донно-придонных биотопов. Назначение отдельным видам nekтона биотопического (экологического) статуса заимствовалося из нескольких литературных источников (Несис, 1985; Федоров, Парин, 1998; Шейко, Федоров, 2000).

Видовое богатство в группировках. В пелагиали из северо-западной части Японского моря видовой состав nekтона по принадлежности к биотопическим группировкам весьма разнообразен (см. табл. 1, 2). Большинство из видов nekтона, встреченных в пелагических уловах (59,8%), собственно пелагическими видами и не являются. Они предпочитают донно-придонные биотопы. Встреча этих видов в толще воды связана либо с особенностями их биологии (смена образа жизни на определенном этапе развития и временные миграции), либо со случайными причинами (вы-

нос течениями с прибрежных районов, случайное «присаживание» трала на грунт при работе в неритической пелагиали). Это явление достаточно хорошо известно и весьма характерно для пелагических сообществ морей, прибрежных и островных районов океанских вод (Парин, 1968; Радченко, 1994; Лапко, 1996; Федоров, Парин, 1998; Федоров, 2000; Kafanov, Volvenko, 2001; Иванов, Суханов, 2002; Волвенко, Кафанов, 2006).

Пелагические группировки. Основная часть наших наблюдений пришлась на биотоп верхней эпипелагиали. Число эпипелагических видов nekтона (включая анадромные виды) в нем оказалось незначительным (17). Только один вид головоногих моллюсков был отнесен в эту экологическую категорию видов – тихоокеанский кальмар (*Todarodes pacificus*). Все остальные виды nekтеров относятся к «рыбной» составляющей. Группировка эпипелагических анадромных рыб представлена исключительно лососевыми (*Salmonidae*) – 6 видов (см. табл. 1, 2). Из 10 эпипелагических видов к костным рыбам относятся 7 видов и к хрящевым – 3. Отряд Окунеобразных в составе эпипелагической группировки представлен 4 видами: японским морским лещом (*Brama japonica*), макрелевым тунцом (*Auxis thazard*), японской ставридой (*Trachurus japonicus*) и обыкновенной корифеной (*Coryphaena hippurus*). Вклад Скалозубообразных и Сарганообразных (*Beloniformes*) в эпипелагическую группировку рыб оказался небольшим. Соответственно в первом случае два вида – темный спинорог (*Thamnaconus modestus*) и луна-рыба (*Mola mola*), а во втором случае один вид – сайра (*Cololabis saira*). Хрящевые рыбы представлены в этой экологической группировке тремя видами – акулой-мако (*Isurus ohyrinchus*), сельдевой акулой (*Lamna ditropis*) и голубой акулой (*Prionace glauca*). За исключением сельдевой акулы (Благодеров, 1993; Федоров, Парин, 1998), все остальные виды, вошедшие в эпипелагическую группировку, не являются постоянными обитателями эпипелагиали в северо-западной части Японского моря. Все они относятся к теплолюбивым видам с характерными сезонными (нагульными) миграциями.

По числу видов нектеры, которые были отнесены к неритической пелагической группировке, превзошли эпипелагическую группу видов (см. табл. 2). В эту группировку нектеров, обитающих в пелагиали над шельфом, вошли только костные рыбы – 24 вида, включая три проходных вида – тихоокеанскую зубастую корюшку (*Osmerus mordax dentex*), трехиглую и девятииглую колюшки (*Gasterosteus aculeatus* и *Pungitius pungitius*). Среди неритопелагических видов nekтона 3 вида относятся к постоянным обитателям биотопа неритопелагиали. Это тихоокеанская сельдь (*Clupea pallasii*), тихоокеанская мойва (*Mallotus villosus*)

Таблица 2. Количество и доля видов nekтона в составе биотопических группировок

Table 2. The number and percent share of nekton species in the biotope group structure

Биотопические группировки	Количество видов	Доля, %
<i>Пелагические – всего</i>	49	40,2
Неритические (морские)	20	16,4
Неритические анадромные	3	2,5
Эпипелагические (морские)	11	9,0
Эпипелагические анадромные	6	4,9
Эпимезопелагические	7	5,8
Мезопелагические	2	1,6
<i>Донно-придонные – всего</i>	73	59,8
Сублиторальные	10	8,2
Элиторальные	48	39,3
Верхнебатиальные	15	12,3

и тихоокеанская песчанка (*Ammodytes hexapterus*). Остальные 18 видов не являются постоянными обитателями неритопелагиали. Все они теплолюбивые и в преобладающем большинстве совершают нагульные миграции в северо-западную часть Японского моря в летне-осенний период. Отметим из этой группы дальневосточную сардину (*Sardinops melanostictus*) и японского анчоуса (*Engraulis japonicus*) как виды с наибольшей частотой встречаемости в уловах и с высокими показателями обилия (см. табл. 1).

В эпимезопелагическую группировку нектеров (см. табл. 2) в основном попали интерзональные виды головоногих моллюсков (5 видов), представленные двумя семействами – Gonatidae и Euploteuthidae. Первое семейство включает умеренно бореальные виды: японского кальмара-гонатописа (*Gonatopsis japonicus*), восьмирукого гонатописа (*Gonatopsis octopedatus*) и кальмара-гонатуса Мадоки (*Gonatus madokai*). Второе семейство состоит из южнобореально-субтропических видов: японского кальмара-светлячка (*Watasenia scintillans*) и кальмара-светлячка Хуни (*Enoploteuthis chunii*). Все они совершают суточные вертикальные миграции, но из них только кальмары-гонатиды всесезонно обитают в северо-западной части Японского моря (Шевцов, Мокрин, 1998). Костные рыбы в данной биотопической группировке представлены двумя видами – субтропико-тропическим японским гипероглифом (*Hyperoglyphe japonica*) и бореальным меро-мезоэпипелагическим минтаем (*Theragra chalcogramma*). Влияние последнего вида, обитающего в пелагиали над шельфом и свалом глубин, на пелагические и донные сообщества может быть весьма значительным, особенно в годы его высокой численности.

Мезопелагиаль как биотоп в нашем списке представляют всего два вида нектеров. Оба из класса костных рыб – японский мавролик (*Maurolicus japonicus*) и лососевый король, или рыба-лента (*Trachipterus ishikawai*).

Отметим, что столь малое количество видов рыб в составе эпимезопелагической и мезопелагической группировок характерно фауны Японского моря. Факт видовой бедности глубоководной ихтиофауны в Японском море давно известен (Суворов, 1948; Андрияшев, 1953).

Донно-придонные группировки. По нашим данным, на долю нектеров, проникающих в пелагиаль из донно-придонных биотопов, приходится около 60% от всех учтенных в пелагиали видов (см. табл. 2). Нередко их влияние на неритические пелагические сообщества может быть значительным. Среди этих видов по высоким показателям обилия и встречаемости следует выделить южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) и командорского кальмара (*Berryteuthis magister*). Эти два вида вошли в самую многочис-

ленную (48 видов) экологическую группировку в составе нектеров пелагиали – элиторальную (см. табл. 1). Среди элиторальных видов есть один представитель хрящевых рыб – катран (*Squalus acanthias*), два представителя головоногих моллюсков – тихоокеанская россия (*Rossia pacifica*) и вышеупомянутый командорский кальмар. Остальные 45 элиторальных видов объединены 11 семействами костных рыб. Наибольшее количество элиторальных видов отмечено в семействах Cottidae (11), Agonidae (9), Pleuronectidae (6), Sebastidae (4) и Cyclopteridae (4).

Сублиторальные нектеры насчитывают 10 видов. Все они относятся к классу костных рыб и распределены между 8 семействами (см. список и табл. 1, 2). Из всех этих видов упомянем только дальневосточную зубатку (*Anarhichas orientalis*), у которой в жизненном цикле есть пелагическая стадия развития (молодь). Именно поэтому она из всех сублиторальных видов имеет наибольшую частоту встречаемости в пелагических траловых уловах (см. табл. 1).

Доля видов верхнебатиальной группировки нектеров в пелагиали составляет 12,3% (см. табл. 2). Единственный вид, представляющий в этой группировке хрящевых рыб, – щитоносный скат (*Bathyraja parmifera*). Он всего лишь трижды отмечался в уловах (это очень редко). Все остальные 14 верхнебатиальных видов нектона принадлежат к костным рыбам. Из них наиболее часто в уловах отмечались рыба-лягушка (*Aptocyclus ventricosus*), круглопер Бирули (*Eumicrotremus birulai*) и колючая камбала (*Acanthopsetta nadeshnyi*). Наиболее массово по числу видов были представлены семейства Liparidae (5) и Pleuronectidae (4) (см. табл. 1).

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ

Рассмотрим состав основных биотопических группировок (пелагические и донно-придонные) нектона северо-западной части Японского моря в соответствии с зоогеографическим статусом видов (табл. 3). В основном назначение типа ареала (см. табл. 1) конкретному виду было заимствовано из литературных источников (Несис, 1985; Федоров, Парин, 1998; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000) и поисковой системы сайта <http://www.fishbase.org/search.php>. В указанных литературных источниках имеется ряд случаев, когда зоогеографический статус вида определен по-разному. Например, в работе Б. А. Шейко и В. В. Федорова (2000) дальневосточная сардина (*Sardinops melanostictus*) и японский анчоус (*Engraulis japonicus*) имеют один и тот же зоогеографический статус – «неритический, широкобореальный, приазиатский вид», а в работе В. В. Федорова (2000) зоогеографический статус дальневосточной сардины определен как «южнобореальный-

Таблица 3. Количество и доля видов nekтона в составе зоогеографических группировок

Table 3. The number and percent share of nekton species in zoogeographic group structure

Зоогеографические группировки	Кол-во видов	Доля, %*
<i>Пелагическая фауна – всего</i>	49	40,2 (100,0)
Аркто-бореальная	10	8,2 (20,4)
Высокобореальная	–	–
Бореальная	5	4,1 (10,2)
Низкобореальная	1	0,8 (2,0)
Тропико-субтропическая	33	27,1 (67,4)
<i>Донно-придонная фауна – всего</i>	73	59,8 (100,0)
Аркто-бореальная	11	9,0 (15,1)
Высокобореальная	1	0,8 (1,4)
Бореальная	46	37,7 (63,0)
Низкобореальная	11	9,0 (15,1)
Тропико-субтропическая	4	3,3 (5,4)

*В скобках указана доля видов в конкретном фаунистическом комплексе пелагиали (n = 49) и дна (n = 73).

*The species share of a pelagic (n = 49) or bottom assemblage (n = 73) is given in brackets.

субтропический вид», а японского анчоуса – как «субтропико-тропический вид». Поскольку общепринятой классификации по принадлежности организмов к широтным зонам не существует, впрочем, как не существует и единого мнения о количестве и названиях самих зон (Несис, 1982б), то в таких ситуациях принималась трактовка зоогеографического статуса вида из источника, наиболее близкого нашему мнению. Иногда принималась наша собственная трактовка зоогеографического статуса того или иного вида.

Видовое богатство в группировках. В сводной табл. 1 представлены результаты типизации ареалов видового состава nekтона пелагиали северо-западной части Японского моря. Вслед за В. В. Федоровым и Н. В. Париным (1998) при количественном рассмотрении зоогеографического статуса nekтеров пелагиали (см. табл. 3) мы применили более генерализованную классификацию зоогеографических категорий. В частности, в сборную тропико-субтропическую категорию были объединены виды nekтона с низкобореально-субтропическим, субтропико-тропическим, космополитическим и индо-тихоокеанским зоогеографическим статусом (см. табл. 3).

Состав группировок. Обратимся к табл. 3. Основное разнообразие фауны nekтона в северо-западной части Японского моря составляют бореальные и тропико-субтропические виды. При этом на разнообразие пелагической фауны значительное влияние оказывают тропико-субтропические виды (67,4%), тогда как на разнообразие фау-

ны донно-придонных биотопов – бореальные виды (63,0%). Если в первом случае представительство тропико-субтропических видов в районе исследований носит сезонный характер (летне-осеннее проникновение видов), то в случае с бореальными видами мы имеем дело с «местными жителями», которые с разной степенью периодичности посещают биотопы пелагиали. Субтропический компонент (27,1% от общего числа видов) не только разнообразит фауну nekтеров пелагиали, но и существенно влияет на структуру пелагических сообществ. Прежде всего это относится к дальневосточной сардине, японскому анчоусу и тихоокеанскому кальмару, в меньшей степени – к сайре и японской скумбрии. Если судить по показателям их обилия и частоте встречаемости в уловах, то эти виды входят в первую пятерку доминантов (см. табл. 1). Аналогично разнообразят биотопы пелагиали и бореальные виды (37,7% от общего числа видов), проникающие сюда из донно-придонных биотопов. Среди видов nekтона донно-придонной фауны с бореальным зоогеографическим статусом выделим лишь командорского кальмара (*Beryteuthis magister*) как вид с наибольшими показателями обилия.

Аркто-бореальные элементы в составе пелагической и донно-придонной фаун nekтеров распределены довольно равномерно, соответственно в процентном выражении – 20,4 и 15,1 (см. табл. 3). Судя по табл. 1, в пелагической фауне заметную роль в составе сообществ играют тихоокеанская сельдь (3-й ранг по обилию) и тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (за исключением низкобореальной сими). Аркто-бореальные виды донно-придонных биотопов не оказывают существенного влияния на видовую структуру nekтонных пелагических сообществ в северо-западной части Японского моря.

Высокобореальный зоогеографический статус отмечен только для донно-придонной фауны. Этот единственный вид – *Eumicrotremus taranetzi*, отмечался в уловах очень редко (см. табл. 1).

Основная часть видов nekтона с низкобореальным типом ареала отмечена среди обитателей донно-придонных биотопов. Всего обнаружено 12 видов nekтона с таким типом ареала, из них только один пелагический вид – сима (*Oncorhynchus masou*). Из оставшейся группы nekтеров по параметрам обилия и частоты встречаемости в уловах заметен только южный одноперый терпуг (см. табл. 1). Для этого элиторального вида характерен пелагический период жизни (Мельников, 1999) – нагул на ранних стадиях развития (молодь, годовики и частично двухгодовики) происходит в эпипелагиали. В основном именно молодь и годовики южного одноперого терпуга встречались в наших уловах.

РАНГОВАЯ СТРУКТУРА

Количественные зависимости, выявляемые в ранговой структуре нектона, составляют предмет данного раздела. Здесь же даются оценки потенциального видового богатства в исследуемом регионе.

Ранговые кривые. Под видовой структурой сообществ обычно понимают упорядоченный список составляющих его видов вместе с их обилиями (Левич, 1980). Эти распределения можно представить в виде так называемых ранговых кривых. Такая кривая строится следующим образом. Видовой список упорядочивается по убыванию видовых обилий: первый в списке вид – доминант, за ним – субдоминант и т. д. Этот список нумеруется: доминант – № 1, субдоминант – № 2 и т. д. Эти номера называются рангами видов. Затем строится ранговая кривая: по оси ординат откладывается логарифм обилия того или иного вида, а по оси абсцисс – ранг (номер) этого вида в списке. В англоязычной литературе такие конструкции называются «кривые значимости видов» (Пианка, 1981), у нас – «кривые относительного доминирования» (Федоров, Гильманов, 1980). Для краткости мы будем называть их ранговыми кривыми. По характеру ранговой кривой иногда можно кое-что сказать о свойствах сообщества.

Вид ранговой кривой зависит от того, какой объем материала пошел на ее построение. Ранговая кривая, построенная по одной траловой пробе, содержит немного видов и поэтому коротка. Ранговая кривая, построенная по всему материалу, собранному в Японском море, содержит много видов и поэтому длинна. Формы у этих ранговых кривых также различаются. Рассмотрим короткие ранговые кривые, построенные по траловым пробам.

На рис. 1 показана ранговая кривая по видовым биомассам, усредненная по всем 2074 тралениям. Она представлена в двух формах: с учетом и без учета видовых коэффициентов уловистости. Учет этих коэффициентов в расчетах приводит к подъему ранговой кривой – практически параллельным переносом вверх в среднем на 1,48 ед. в шкале натуральных логарифмов биомасс. Это означает, что учет уловистости повышает видовое обилие в среднем в 4,39 раза. Аномальные скачки точек в правой части кривых обусловлены малыми объемами выборок.

Обе кривые на рис. 1 имеют характерный прогиб выпуклостью вниз. Этот прогиб вниз выпрямляется, и кривые превращаются в прямые, если ось абсцисс (ранг вида) также представить в логарифмической шкале. Такое свойство говорит вроде бы о том, что ранговые кривые япономорского нектона хорошо описываются гиперболической моделью, которая носит также название

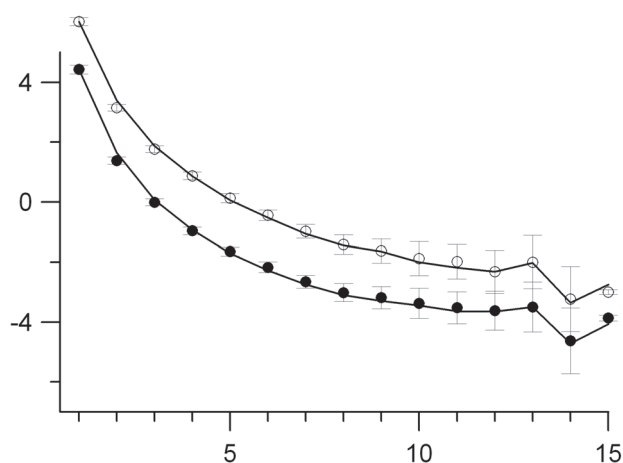


Рис. 1. Усредненные ранговые кривые нектона по биомассе видов в трале. Ось абсцисс – ранги видов, ось ординат – натуральный логарифм биомасс. Точки – эмпирика, линии – усредненная модель Мотомуры. Вертикальные отрезки – 95%-ные доверительные интервалы. Белые кружки – видовые биомассы с учетом коэффициентов уловистости, черные кружки – без их учета

Fig. 1. The averaged nekton range curves for an in-trawl species biomass. The X-axis is the species range and the Y-axis is the biomass natural logarithm. The empirical data are shown by points, and the curves represent an average model by Motomura. The 95% confidential intervals are shown by vertical lines. Species biomass with their catchability coefficients considered or ignored are depicted by white and black circles, respectively

модели Парето – Ципфа – Мандельброта. Но на проверку этот вывод оказывается неправильным.

На рис. 1, кроме точек, показаны также модельные аппроксимации эмпирических ранговых кривых. Они представлены отрезками линий. Качество модельной подгонки здесь очень хорошее: везде модельные кривые проходят прямо по точкам – даже там, где плавный ход тенденции нарушается.

Парадокс состоит в том, что подгонявшаяся модель не была гиперболической моделью. Это была модель геометрического ряда или, как ее еще называют, модель Мотомуры (Motomura, 1947). Модель геометрического ряда имеет вид прямой линии именно в той системе координат, которая показана на рис. 1. Но там наблюдаются не прямые, а выпуклые вниз кривые.

Все дело в том, что как эмпирические, так и модельные ранговые кривые построены усреднением по 2074 видовым спискам, каждый из которых был получен в отдельном тралении. При таком усреднении наблюдается закономерность, которая носит общий характер и встречается не только в нектоне (Иванов, Суханов, 2002), но и в других таксоценах (Суханов, Жуков, 2003).

Оказывается, чем короче ранговая кривая (чем меньше у нее видов), тем круче она падает, тем

больше у нее угловой коэффициент. Разные траления отличаются друг от друга по видовому богатству и при усреднении вносят разный вклад в общую ранговую кривую. И короткие, и длинные кривые участвуют в усреднении левой части общей кривой. В срединной же части общей ранговой кривой короткие кривые уже не участвуют – здесь они уже закончились по определению. Поэтому в срединной части общей ранговой кривой в усреднении участвуют достаточно длинные кривые с небольшими углами наклона. Наклон усредненной ранговой кривой начинает уменьшаться, и ее падение замедляется. До правой части общей ранговой кривой доходят лишь самые длинные видовые списки, характеризующиеся низкими углами падения. Общая ранговая кривая изгибается еще сильнее. Таким образом, сформировавшееся у биоценологов представление о широкой распространенности в природе именно гиперболических кривых, возможно, придется пересматривать.

Поднятая проблема носит не только абстрактный академический характер. По виду ранговой кривой можно выдвигать предположения о типе межвидовых взаимодействий в биоценозах и даже формулировать некие фундаментальные экстремальные принципы, управляющие структурой сообществ (Левич, 1980). Поэтому правильный диагноз типа ранговой кривой – это достаточно важная задача.

Потенциальное видовое богатство. Перейдем к оцениванию видового богатства нектона в Японском море, которое можно ожидать обнаружить в далекой перспективе. Для этой цели требуется построить ранговую кривую, объединяющую сразу весь материал по всему региону. Методика оценивания потенциального видового богатства описана в работе В. В. Суханова (1991). Коснемся лишь самых общих деталей.

Предполагается, что распределение всех найденных в регионе видов по их обилию подчиняется логнормальному закону. Требуется найти параметры этого закона, один из которых как раз и есть величина потенциального видового богатства.

При этом под обилием понимается не биомасса, а численность вида. Это важное условие. Дело в том, что факт попадания в трал нового редкого вида в некотором смысле напоминает известную в теории вероятности так называемую урновую схему. Биомасса вида не годится для такой трактовки: мы ловим именно особей новых видов (целочисленные величины), а вовсе не граммы их биомасс. Невозможно поймать 1 г сельдевой акулы. Можно поймать как минимум один экземпляр этого вида.

Отметим также, что видовые численности здесь (и только здесь) были представлены без уче-

та коэффициентов уловистости. Кроме того, в видовой список вносились все обнаруженные в тралах виды, включая и те, что не относятся собственно к нектону.

Подгонка параметров логнормального распределения проводилась для следующей модели:

$$x_i = E + \sigma u_i;$$

$$u_i = \begin{cases} \sqrt{a^2 - a\sqrt{2\pi} \ln(2i/S_{\max})} - a, & i < S_{\max}/2 \\ a - \sqrt{a^2 - a\sqrt{2\pi} \ln(2(1-i/S_{\max}))}, & i \geq S_{\max}/2 \end{cases}$$

Здесь x_i – натуральный логарифм численности вида, занимающего i -й ранг (номер) в ранжированном по убыванию численностей общем видовом списке; E , σ , S_{\max} – параметры логнормального закона (средняя, «сигма» и объем). Из них последний параметр S_{\max} и есть искомое потенциальное видовое богатство региона; a – коэффициент, равный 1,1157.

Подгонка параметров проводилась при помощи разработанной нами программы, где был реализован градиентный алгоритм поиска параметров с поправками Марквардта, предупреждающими вырождение матрицы Гессе (Бард, 1979). Результаты этой подгонки оказались следующими: $E = 1,07 \pm 0,20$; $\sigma = 6,79 \pm 0,07$; $S_{\max} = 411 \pm 11$. Остаточная дисперсия невязок составляет всего лишь 0,19% от общей дисперсии. Это говорит о хорошем качестве подгонки (рис. 2).

Таким образом, потенциальное видовое разнообразие всех морских организмов (не только нектон) в эпипелагиали Японского моря, оцениваемое при помощи траловых орудий лова, составляет 411 ± 11 видов. Это вдвое превышает общее число видов, обнаруженных нами на сегодня. С другой стороны, в общий списочный состав только морских рыб Японского моря, по разным оценкам, включает 365 видов (Парин, 2004; Соколовский и др., 2007). Если добавить к этому списку не менее разнообразных в видовом отношении гидробионтов с планктонным образом жизни, то потенциальная оценка видового разнообразия (411 ± 11 видов) имеет хорошие перспективы подтверждения.

Данный результат проверялся независимым методом расчета. Приняв, что наша логнормальная модель верна, можно сделать вывод, что число встреченных в пробе видов S зависит от площади этой пробы A по закону логнормальной кумуляты $S = S_{\max} (1 + \operatorname{erf}((\log(A) - E)/\sigma\sqrt{2}))/2$, где $\operatorname{erf}(\dots)$ – так называемый интеграл ошибок. Коэффициенты этой модели E , σ , S_{\max} имеют тот же самый смысл параметров логнормального распределения.

Подгонка логнормальной кумуляты к реальным данным по япономорскому нектону привела к следующим результатам: $E = 6,926 \pm 0,370$;

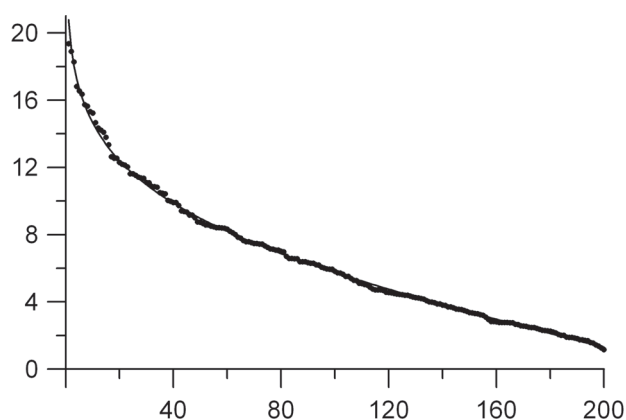


Рис. 2. Общая ранговая кривая япономорского нектона по численности. Ось абсцисс – ранги видов, ось ординат – натуральный логарифм численности видов. Точки – эмпирика, линия – логнормальная модель

Fig. 2. The species number-based general range curve for nekton in the Sea of Japan. The X-axis is the species rank and the Y-axis is the species number natural logarithm. The empirical data are shown by points and the curves represent a lognormal model

$\sigma = 3,262 \pm 0,174$; $S_{\max} = 281,0 \pm 25,0$, остаточная дисперсия составляет лишь 0,13% от эмпирической. На рис. 3 показаны эмпирические точки вместе с их аппроксимацией при помощи логнормальной кумуляты. Различия между сравниваемыми оценками $S_{\max} = 411$ (см. рис. 2) и $S_{\max} = 281$ (см. рис. 3) статистически значимы. Оценка потенциального видового богатства S_{\max} в варианте с $S(A)$ -кривой оказалась на 17% меньше, чем оценка, полученная по ранговой кривой для численностей видов. При выборе одного из двух представленных вариантов мы остановились на первом из них. Причина состоит в следующем.

$S(A)$ -кривая на рис. 3 состоит лишь из девяти точек, поэтому ее прогноз в область, очень далеко отстоящую от эмпирических данных, не вполне надежен. С другой стороны, ранговая кривая на рис. 2 состоит из 202 точек, поэтому ее прогноз в эту далекую экстраполяционную область подкреплен гораздо более представительным фактическим материалом и ему следует доверять в гораздо большей степени.

Частота встречаемости и массовые виды. Из всех 122 достоверно идентифицированных до видового уровня нектеров только малая часть имеет существенное значение в функционировании сообществ и в рыболовстве. Поэтому из приведенного списка имеет смысл выделить самые массовые виды и в подробностях изучить только их динамику, игнорируя второстепенные и редкие виды. Это пять самых массовых видов нектона, отмеченных в наших уловах: тихоокеанский кальмар (*Todarodes pacificus*), тихоокеанская сельдь (*Clupea pallasii*), дальневосточная сардина (*Sardinops melanostictus*), японский анчоус (*Engraulis*

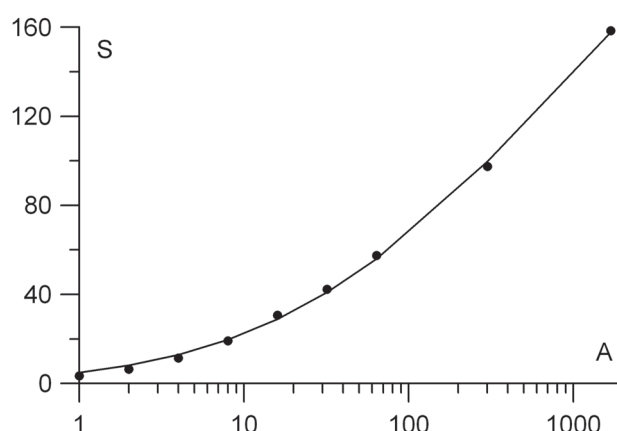


Рис. 3. Зависимости количества встреченных видов (S) от площади съемки (A) (км^2). Точки – эмпирика, кривая – модель логнормальной кумуляты

Fig. 3. The number of reported species (S) versus the survey area, km^2 (A). The empirical data are shown by points and the curve represents a lognormal model (the accumulation curve)

japonicus) и минтай (*Theragra chalcogramma*). Суммарная доля этих видов в общей биомассе япономорского нектона в среднем за все время исследований превышала 96%.

На рис. 4 показано частотное распределение видов по их встречаемости. На ранговой кривой можно выделить три скачка, т. е. три опускающиеся «ступеньки» на этой кривой. Это означает, что по частоте встречаемости все морские организмы, встреченные в наших уловах (202 названия), делятся на три естественные группы, разделенные хиатусами.

В первую группу наиболее часто встречаемых видов входят пять представителей: дальневосточная сардина, тихоокеанский кальмар, минтай, южный одноперый терпуг и японский анчоус. Обратим внимание на то, что состав этой пятерки почти полностью совпадает со списком самых больших по биомассе видов. Различие состоит лишь в том, что здесь вместо сельди фигурирует терпуг. Средняя частота встречаемости видов, входящих в эту группу, достигает почти 25%.

Следующая ступенька на ранговой кривой отмечает границу второй группы с умеренной частотой встречаемости. Это следующие виды и группы различного таксономического статуса: горбуша, восьмирукий кальмар-гонатописис, ктенофоры, кальмар-светлячок, японский кальмар-гонатописис, круглоперы рода *Eumicrotremus*, медузы и, наконец, тихоокеанская сельдь. Средняя частота встречаемости видов, входящих в эту группу, немногим превышает 10%.

Последняя, третья группа включает остальные 189 названий различного таксономического статуса с низкой частотой встречаемости (менее 6%). В этом длинном списке 64 вида и надвидовых таксонов были пойманы всего лишь единожды за весь

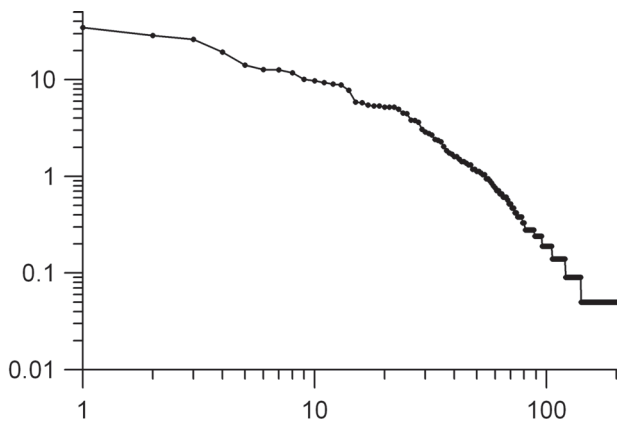


Рис. 4. Частотная ранговая кривая. Ось абсцисс – ранги видов (логарифмическая шкала), ось ординат – частота встречаемости в %, логарифмическая шкала

Fig. 4. The frequency range curve. The X-axis is the species range (a logarithmic scale) and the Y-axis is the species frequency in %, a logarithmic scale

период исследований (это более одной трети от списочного состава третьей группы). Средняя частота встречаемости видов из этой группы 0,75%.

Очевидные ступеньки в самой низкой, правой части у частотной ранговой кривой (при частотах ниже 0,1%) не вызваны наличием здесь естественных групп видов. Эти ступеньки объясняются дискретным характером величины частоты встречаемости, проявляющимся именно при низких ее значениях.

* * *

В итоге, говоря о nekтонном населении пелагиали в северо-западной части Японского моря, еще раз подчеркнем, что виды, слагающие данное сообщество nekтона, весьма неоднородны и разнообразны по биотопической специализации и зоогеографической принадлежности. Таксономическое разнообразие nekтона по нашим пелагическим траловым уловам не столь высоко по сравнению с литературными данными (Шевцов, Мокрин, 1998; Парин, 2004).

Nekтон в Японском море характеризуется классической ранговой структурой, характерной для многих биологических сообществ. Ранговая кривая видовых биомасс, усредненная по всем тралениям, проявляет явные свойства гиперболической модели (прямая линия в log-log-масштабе). Вместе с тем это обманчивый вывод, вызванный усреднением большого числа ранговых кривых с неодинаковыми видовыми богатствами в пробах. Более подходящей здесь оказывается модель геометрического ряда.

Логнормальная модель с высокой точностью описывает ранговую кривую распределения всех 202 видов по их численности. Оценивание параметров этой модели приводит к выводу, что потенциальное видовое богатство nekтона в северо-

западной части Японского моря должно составлять 411 ± 11 видов.

Частотная ранговая кривая позволяет разделить весь nekтон на три группы: пять массовых видов, восемь таксонов с умеренной частотой встречаемости и остальные редко встречающиеся виды, которые составляют 94% всего видового списка. Самые обильные пять видов Японского моря формируют 96% общей биомассы nekтона. Именно их динамика практически полностью определяет биоценологические закономерности, которым подчиняется функционирование япономорского nekтона.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряишев А. П. Древнеглубоководные и вторичноглубоководные формы рыб и их значение для зоогеографического анализа // Очерки по общим вопросам ихтиологии / под ред. Г. У. Линдберга. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 58–64.
- Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Японского моря / под ред. В. П. Шунтова и Л. Н. Бочарова. – М.: Национальные рыбные ресурсы, 2004. – 988 с.
- Бард Й. Нелинейное оценивание параметров. – М.: Статистика, 1979. – 349 с.
- Благодаров А. И. Сезонное распределение и некоторые черты биологии сельдевой акулы (*Lamna ditropis*) в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. – 1993. – Т. 33, № 5. – С. 715–719.
- Волвенко И. В., Кафанов А. И. Ихтиофаунистическое районирование пелагиали северо-западной части Японского моря // Там же. – 2006. – Т. 46, № 1. – С. 29–37.
- Иванов О. А., Суханов В. В. Структура nekтонных сообществ прикурильских вод. – Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 2002. – 154 с.
- Лапко В. В. Состав, структура и динамика nekтона эпипелагиали Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1996. – 24 с.
- Левич А. П. Структура экологических сообществ. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 182 с.
- Линдберг Г. У., Легеза М. И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – Ч. 1. – 207 с.
- Мельников И. В. Экология некоторых видов рыб дальневосточных морей и их использование в качестве биоиндикаторов океанологических условий: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1999. – 24 с.
- Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В. П. Шунтова и Л. Н. Бочарова. – Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 2004. – 226 с.
- Несис К. Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982а. – 360 с.
- Несис К. Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа // Морская биогеография. – М.: Наука, 1982б. – С. 114–134.
- Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. – М.: Наука, 1985. – 287 с.

Новиков Н. П., Соколовский А. С., Соколовская Т. Г., Яковлев Ю. М. Рыбы Приморья : монография. – Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. – 552 с.

Парин Н. В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. – М. : Наука, 1968. – 186 с.

Парин Н. В. Ихтиофауна морей России: биоразнообразие и промысловый потенциал // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 137. – С. 226–231.

Пианка Э. Эволюционная экология. – М. : Мир, 1981. – 400 с.

Радченко В. И. Состав, структура и динамика нектонных сообществ эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1994. – 24 с.

Соколовский А. С., Дударев В. А., Соколовская Т. Г., Соломатов С. Ф. Рыбы российских вод Японского моря : аннот. и иллюстр. каталог. – Владивосток : Дальнаука, 2007. – 200 с.

Суворов Е. К. Основы ихтиологии. – М. : Сов. наука, 1948. – 579 с.

Суханов В. В. Логнормальное распределение видов по обилию: оценивание параметров // Зоол. журн. – 1991. – Т. 70, № 3. – С. 157–160.

Суханов В. В., Жуков В. Е. Закономерности в изменчивости видовой структуры прибрежного сообщества водорослей-макрофитов: модельный анализ // Журн. общ. биол. – 2003. – Т. 64, № 3. – С. 248–262.

Федоров В. В. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов. Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских

островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. : сб. науч. тр. – М. : Изд-во ВНИРО, 2000. – С. 7–41.

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

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология : учебник для биол. спец. ун-тов. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.

Шевцов Г. А., Мокрин Н. М. Фауна головоногих моллюсков зоны России Японского моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 191–206.

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

Eschmeyer W. N. Catalog of fishes : 3 vols. – San Francisco, 1998.

Vol. 1. Introductory materials. Species of fishes A–L. – P. 1–958.

Vol. 2. Species of fishes M–Z. – P. 959–1820.

Vol. 3. Genera of fishes. Species and genera in a classification. Literature cited and appendices. – P. 1821–2905.

Kafanov A. I., Volvenko I. V. Ichthyofaunistic biogeography of the Japan (East) Sea: the comparison of various rank taxa for zoning // Journal of Biogeography. – 2001. – 28. – P. 1255–1269.

Motomura I. Further notes of the law of geometrical progression of the population density in animal associations // Seiri seitai (Tokyo). – 1947. – Vol. 1. – P. 55–60.

Поступила в редакцию 21.09.2007 г.

THE NEKTON SPECIES STRUCTURE IN THE NORTHWESTERN SEA OF JAPAN

O. A. Ivanov, V. V. Sukhanov

Since the early 1980ies, all-round studies of pelagic resources have been conducted by the TINRO Research Center in the northwestern Sea of Japan, under the Program of Ecosystem Studies of the Far Eastern seas. By present, a large amount of information has been obtained from trawling surveys of pelagic nekton. The collected data are presented in tables, charts and maps in new monographs about nekton in the northwestern Sea of Japan (Нектон..., 2004; Атлас..., 2004). An all-round analysis of these data shall be a multivariate problem of future studies, which are in part presented in this paper and are aimed at different aspects of taxonomic, biotopic and zoogeographic diversity. The nekton range structure is discussed and the species abundance is tentatively predicted for the study area.

Key words: nekton, taxonomic structure, biotope, natural habitat, range structure, range curves, species diversity.