

УДК 574.9(265.5)

БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД НА ОСНОВЕ ТРАЛОВЫХ ПРОБ НЕКТОНА

© 2017 г. О. А. Иванов¹, В. В. Суханов²

¹ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, Владивосток, Россия

² Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия

e-mail: oliv@tinro.ru

Поступила в редакцию 10.09.2015 г., после доработки 15.02.2016 г.

Приведены результаты биогеографического районирования эпи- и мезопелагиали на основе ареалов нектона с использованием новой модификации метода Шорыгина. Показано, 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). Во всех случаях районирования строго широтного размещения выделов природных зон не наблюдается. Степень детальности районирования уменьшается от верхнего слоя эпипелагиали к мезопелагиали, а результат районирования мезопелагиали не совпадает с результатом районирования эпипелагиали. Предлагается использовать новый подход районирования к задачам “динамической биогеографии”.

DOI: 10.7868/S0030157417060065

В данной работе пойдет речь о морской биогеографии с точки зрения биолога (не географа). Закономерности географического распространения любых проявлений жизни выявляются путем биогеографического районирования [39]. В основе любого биогеографического построения лежит ареал таксона [35, 39]. 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 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 [64, 67].

Исход решения задачи биогеографического районирования морских и океанических акваторий определяется уровнем изученности биоты района исследований, прежде всего ее состава и географического распространения отдельных видов [55]. Уровень изученности

физико-географических факторов окружающей среды, видового состава и географического распространения отдельных видов нектонной составляющей фауны дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана довольно высок [5, 7, 39, 42, 44, 49, 59]. В этих работах представлены схемы районирования пелагиали по фитопланктону, планктону, птицам, рыбам и головоногим, правда, все они осуществлены в генерализованном масштабе (океан, мировой океан).

В настоящей работе биогеографическое районирование осуществлено с помощью новой модификации [51] метода Шорыгина [57], относящегося к хорологическому направлению в морской биогеографии [48]. В основе этого метода лежит классификация и типология ареалов таксонов, фаунистических элементов, биотических комплексов в системе планетарных широтных зон, а само районирование подчинено задаче выделения аналогичных и закономерно повторяющихся единиц их распространения [33, 40, 47]. Районирование по методу Шорыгина имеет ряд модификаций [2, 18, 19, 20], а примененная нами модификация относится к биоценотическому подходу – одному из трех (биотический, биоценотический и ландшафтный) основных типов районирования [66]. Цель настоящего исследования можно определить следующим образом: осуществить широтно-зональное районирование пелагиали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по нектону.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходным материалом для настоящей публикации послужили фактические данные о видовом составе и распределении рыб и головоногих моллюсков в российской экономической зоне в северо-западной части Тихого океана. Сбор этих данных осуществлялся пелагическими тралами во время комплексных экспедиционных работ ТИНРО-центра на протяжении 30 лет (1980–2009 гг.). За этот период было проведено 272 морские экспедиции и выполнено свыше 27 тыс. учетных тралений. Доля эпипелагических (до 200 м глубины) тралений составила 79.2%, а мезопелагических (глубже 200 м) – соответственно 20.8%. Всего в общем списке видов nekтона российских дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана оказалось 493 вида гидробионтов. Из них – 43 вида головоногих моллюсков, 2 вида миног, 15 видов хрящевых и 433 вида костных рыб. Предметом исследования в данной работе стали видовые ареалы nekтона в системе широтных зон.

Биогеографическое районирование осуществлено с использованием новой модификации [51] метода Шорыгина, по которому выявляются различия в биогеографической структуре списка видов на произвольно выбранных участках или в отдельной пробе, с предварительной типизацией распространения видов [19]. В работе применен биоценотический принцип районирования – каждая проба (траловая станция) была наделена биогеографической характеристикой, которая представляет собой “усредненный ареал” всех видов в пробе. Типизация ареалов nekтона осуществлялась по приуроченности ареалов видов к широтным подзонам, зонам или интерзонам. В этом случае основной единицей районирования (широтная зональность) является зона либо подзона [40]. В Северном полушарии обычно принято 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 [8, 23, 34, 37, 44, 45, 63]. В соответствии с этим на основе литературных сведений [1, 40, 52, 54, 56, 68] была проведена типизация ареалов всех видов в пробе. В некоторых случаях сведения о типах ареалов были взяты из поисковой системы сайта <http://www.fishbase.org>. Далее все словесно сформулированные типы ареалов, а всего их оказалось 8, были отождествлены с их численными рангами (рис. 1, таблица).

Перевод словесных описаний ареалов в числовую шкалу проводился следующим образом. В качестве неделимого далее минимального выдела была

выбрана подзона. Границам между подзонами были присвоены ранги от 0 до 6. Ранги границам присваивали в порядке увеличения от тропиков (экватор получил ранг 0) к северным широтам, заканчивая в высокоарктической подзоне (Северный полюс получил ранг 6). Заметим, что в наших материалах не оказалось ни одного вида, ареалу которого можно было бы присвоить ранг 1.5 или 0.5. Последовательность таких рангов (рис. 1) была названа шкалой индексов широтной зональности. Для компактности предложений вместо часто используемого в контексте статьи словосочетания “индекс широтной зональности” будет применено инициальное сокращение – ИШЗ.

В каждой траловой пробе (одно стандартное часовое траление) с известными географическими координатами видовые ИШЗ использовались для расчёта средней арифметической по всем видам, встреченным в данной пробе. Эта средняя служила биогеографической характеристикой для данной географической точки. В итоге из множества таких соседних локальностей формируются участки акватории с одинаковыми или близкими ИШЗ. Процедура построения картосхем районирования (распределение ИШЗ по акватории исследований) осуществлялась программой Surfer-10 (разработчик Golden Software Inc., USA). Расчет сеток для индексов проводился методом кригинга с последующей многократной фильтрацией [50]. Параллельно со средней вычислялось стандартное отклонение для ИШЗ в пробе. Оно характеризовало вариабельность, нестабильность этого индекса в данной точке.

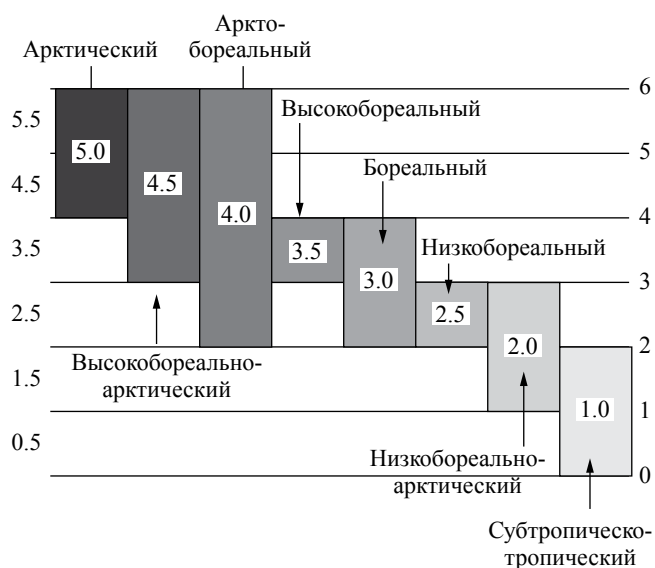


Рис. 1. Ранговая шкала индексов широтной зональности (ИШЗ). Средние ранги подзон указаны слева, границы между подзонами в единицах рангов – справа (0 – экватор, 6 – Северный полюс).

Частотное распределение видов nekтона по индексам широтной зональности (ИШЗ)

ИШЗ	Ареал	Доля видов, %			
		Северо-западная часть Японского моря: $N = 122$, $Z = 2.67$	Охотское море: $N = 281$, $Z = 3.23$	Западная часть Берингова моря: $N = 191$, $Z = 3.22$	Тихоокеанские воды: $N = 361$, $Z = 2.55$
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. N – видовое богатство, Z – среднее значение ИШЗ.

Для интерпретации полученных схем районирования проделывалась обратная процедура – цифровые обозначения широтных зон приводились к их вербальным соответствиям (рис. 1). Вопрос о границах соответствующих единиц районирования (зоны и подзоны) сводился к простой процедуре – на карте выделяется изолиния (граница), соответствующая тому или иному широтному рангу (например, граница между высоко- и низкобореальными подзонами проходит по изолинии с широтным рангом 3).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные итоги широтно-зонального районирования дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по nekтону в различных пространственно-временных масштабах опубликованы отдельно по каждому из обособленных регионов [25, 26, 27, 28, 29]. Ниже в сравнительном аспекте мы обсудим результаты районирования по обобщенным данным, накопленным за 30-летний период исследований – отдельно для эпи- и мезопелагиали.

Представленные на рис. 2 результаты районирования эпипелагиали (слой 0–200 м) показывают, что все изученные регионы размещены в умеренной (бореальной) климатической зоне. Во всех четырех регионах строго широтного размещения выделов природных зон не наблюдается. Это является проявлением закона азональности [4, 32, 58]. Однако общая тенденция увеличения уровня ИШЗ с юга на север хорошо выражена. Сгущение изолиний

ИШЗ наблюдается везде, где есть фронтальные зоны, а также на границах акватории пелагических и бентальных биотопов (мелководные и глубоководные зоны).

По нашим расчетам граница между высокобореальной и низкобореальной широтными подзонами в северо-западной части Японского моря располагается в Татарском проливе, а 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 по мере приближения к островам Курильской гряды она смещается на юг до о-ва Итуруп, повторяя очертания холодного течения Ойясио. В западной части Берингова моря эта граница не прослеживается. Граница между бореальной и тропической зонами (субтропическая подзона) прослежена только в двух регионах – на юге акватории исследований Японского моря и в прикурильских водах Тихого океана, где она также проявилась в южной части акватории.

Схожий результат биогеографического деления рассматриваемых регионов (в том числе с применением биотического типа районирования) был получен и другими исследователями, правда, в более генерализованном масштабе и с некоторыми различиями в положении границ областей – по фитопланктону, планктону, рыбам, головоногим и птицам [5, 6, 39, 42, 44, 49, 59]. Очевидно, что близость этих результатов диктуется влиянием температуры, одного из главных абиотических факторов среды (который в ряде случаев не стоит переоценивать).

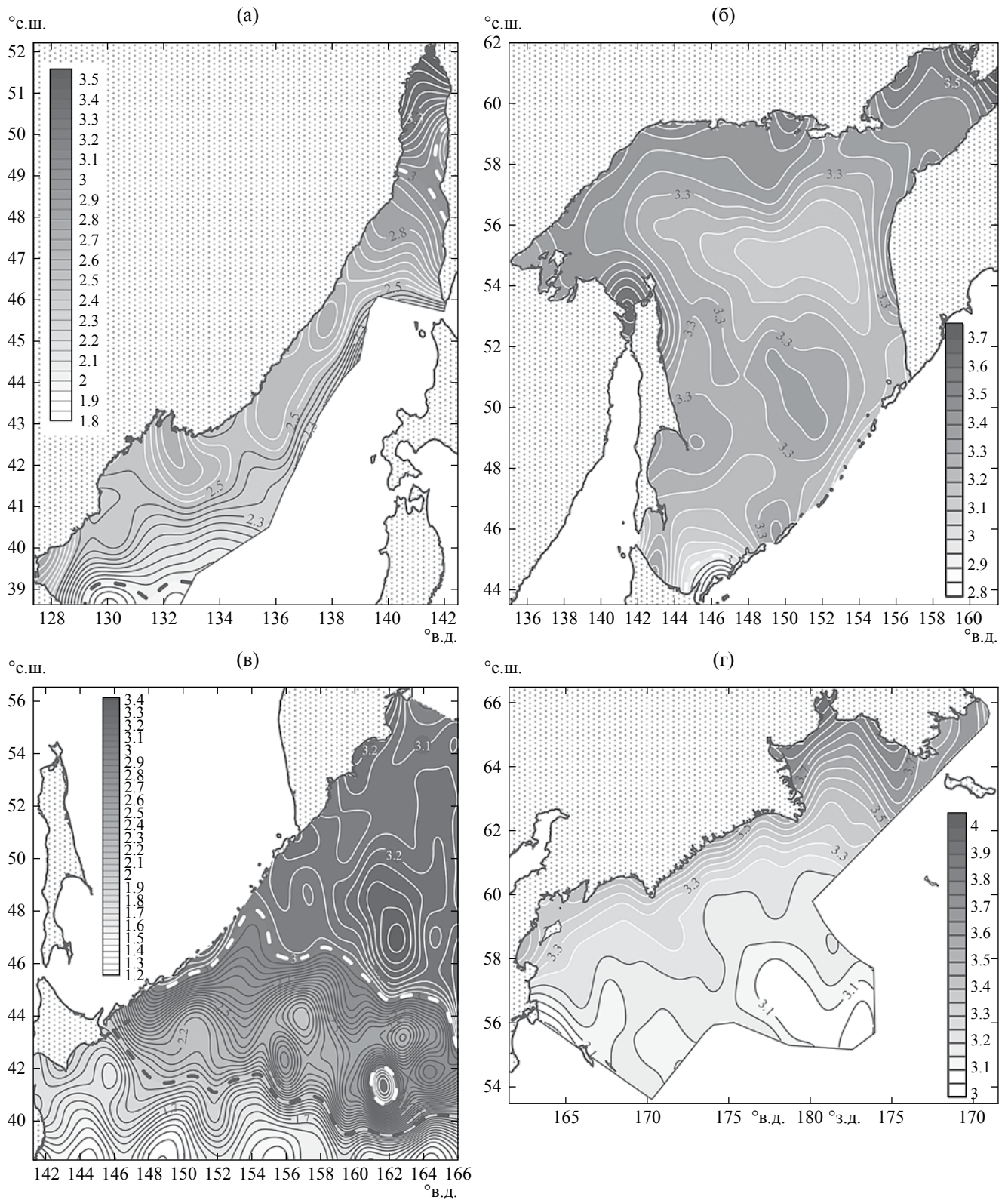


Рис. 2. Широтно-зональное районирование эпипелагиали: (а) – северо-западная часть Японского моря, (б) – Охотское море, (в) – тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов, (г) – западная часть Берингова моря. Вертикальная шкала – градация изменений индекса широтной зональности (ИШЗ), изолинии – границы между областями с одинаковыми значениями ИШЗ. Белая пунктирная линия – граница между высоко- и низкобореальной подзонами, черная пунктирная линия – граница между бореальной и тропической широтными зонами.

Средние значения ИШЗ для Охотского и западной части Берингова морей составили близкие величины: 3.291 ± 0.004 и 3.293 ± 0.005 , достоверных статистических различий не обнаружено. Эти средние значения попадают в диапазон рангов от 3 до 4-го, что соответствует высокобореальной широтной подзоне (рис. 1).

Тихоокеанские воды России и северо-западная часть Японского моря по этому показателю отнесены к низкобореальной широтной подзоне – ИШЗ равен соответственно 2.467 ± 0.011 и 2.614 ± 0.013 (значения находятся в диапазоне рангов от 2 до 3). Эти средние достоверно различимы. Меньшее значение из них (тихоокеанские воды России) говорит о большем влиянии видов nekтона с ареалами низких широт (низкобореально-субтропические и субтропическо-тропические фаунистические комплексы). Аналогичный вывод можно сделать при сравнении видовых списков nekтона в этих регионах – в северо-западной части Японского моря 30% видов имеют ареалы низких широт, а в тихоокеанских водах России таких видов уже 47% [65].

Подчеркнем, что это средние оценки. Если в случае с дальневосточными морями России (рис. 2а, 2б, 2г) большая часть их площадей действительно соответствует средним оценкам ИШЗ, то в случае с обширной акваторией тихоокеанских вод России это усреднение несколько искажает полученную картину районирования (рис. 2в). В частности, довольно приличная по площади акватория тихоокеанских вод России от северных Курил до Берингова моря по результатам районирования отнесена 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. 2в) 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.

На карте районирования тихоокеанских вод России наибольшее сгущение изолиний ИШЗ наблюдается в низкобореальной подзоне. По сути, на этой карте 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 смешивание разнородных фаунистических комплексов видов. Привлекают внимание несколько “круговоротов” на карте районирования (рис. 2в), отражающих реально существующие океанологические элементы, а именно вихри и ринги [16, 30, 46]. Поскольку течения и водные массы – это структурированные гидрологические образования, то в этом усматривается согласованность между структурой среды обитания и результатами проведенного районирования. В свою очередь, для нашего нового подхода биогеографического районирования эта согласованность является дополнительной проверкой. Она основана на биотопическом подходе в экосистемных исследованиях, когда структура и расположение сообществ являются отражением структуры среды обитания [4, 5, 36]. Иными словами, и сообщества, и его элементы приурочены к биотопам определенного типа, а, следовательно, очерченные в пространстве “биогеографические совокупности организмов” [35] должны соответствовать структурным параметрам среды: в соответствии с системой биотопов “находятся закономерное строение морских биоценозов и распределение слагающих эти сообщества видов” [6].

Для объяснения карты районирования эпипелагиали для северо-западной части Японского моря была построена стандартизированная карта поверхностной температуры воды (рис. 3а). Эта карта получена следующим образом. Данные по каждому из четырех сезонов года подвергались центрально-нормированному преобразованию: из конкретного значения измеренной поверхностной температуры вычиталась ее средняя для этого сезона, а результат делился на среднеквадратическое 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 относительной температуры. Изолинии температур на этой карте в целом проходят параллельно береговой линии, также повторяя ее изгибы. Такой прием позволяет выявить устойчивые во времени, независимые от сезонов паттерны температурных полей.

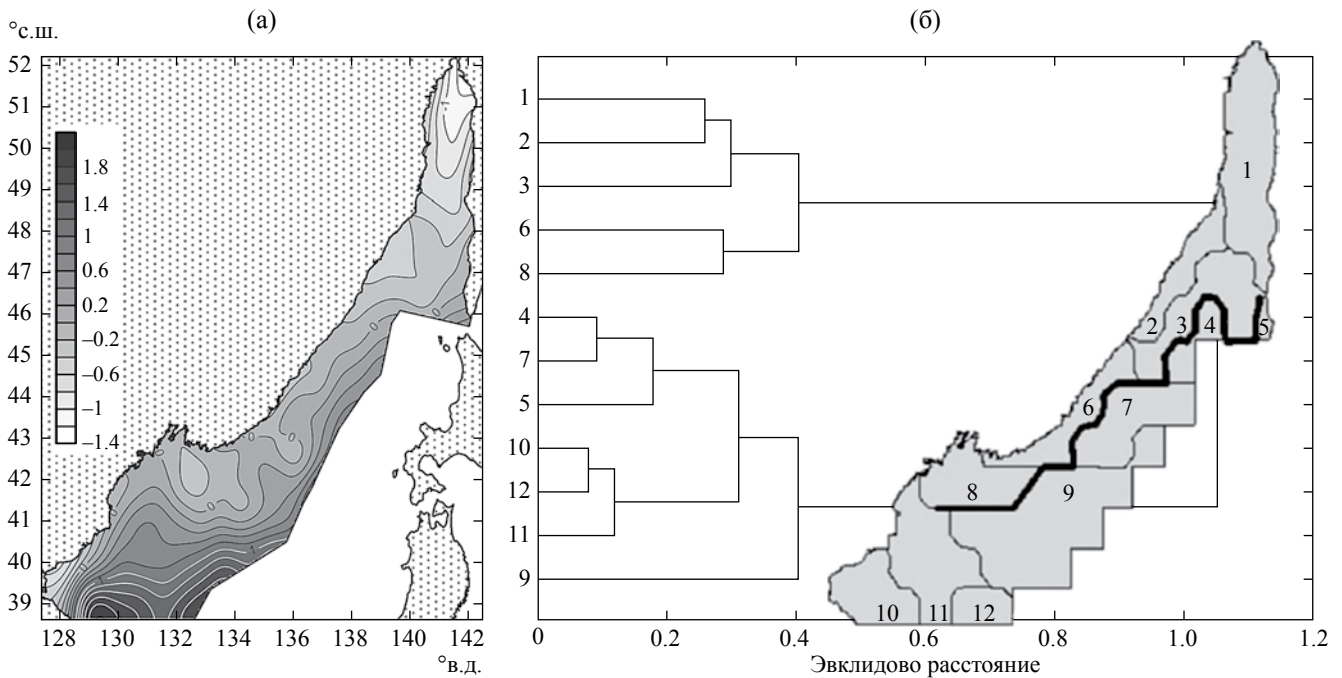


Рис. 3. (а) – Среднегодовое распределение центро-нормированной температуры на поверхности северо-западной части Японского моря (1981–2003 гг.), (б) – икhtiофаунистическое районирование и дендрограмма икhtiофаунистического сходства [9]: 1, 2,...,12 – элементарные биогеографические выделы, ограниченные изоплетями наиболее резкого изменения видового богатства. Жирная линия – граница Северо-японской провинции.

Сравнивая карты на рис. 2а и 3а, легко увидеть их сходство. Направленность изолиний ИШЗ практически копирует направленность изотерм поверхностных температур. И те, и другие в целом ориентированы параллельно потоку основных течений с вектором от северо-востока на юго-запад [58].

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 [62]. В распределении областей с одинаковыми широтно-зональными индексами видов (рис. 2а) 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, их можно объяснить влиянием циркулирующих вод [24, 61]. Горизонтальные циркуляции обуславливаются влиянием вод

холодного Приморского течения, дающего начало Северо-Корейскому течению. Вертикальные циркуляции определяются вдольсклоновыми конвекциями, формирующими в осенне-зимний период на всех глубинах предельно низкое значение температур, а также и апвеллингами. С другой стороны, кроме этих фактов, нарушение закона широтной зональности здесь вызывают следующие аazonальные 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 относиться 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. 2а) положение и сгущение изолиний соответствует положению границ Субполярного фронта, где происходит смешивание субтропических и субарктических вод.

Мы проверили сопряженность между поверхностной температурой воды и индексом широтной зональности. Существование такой связи подтвердилось. Коэффициент корреляции этой связи отрицателен и равен -0.56 ± 0.02

(значимо отличен от нуля). Это средняя по силе связь. Впрочем, ожидать строго детерминированного соответствия между этими показателями было бы слишком оптимистичным.

Использованный здесь фактический материал уже применялся для районирования северо-западной части Японского моря [9]. Это районирование проводилось при помощи кластеризации на базе видовых списков (фаунистическое районирование). Выделенная И.В. Волвенко и А.И. Кафановым с помощью дендрограммы граница “Северояпономорской фаунистической провинции” проходит почти там же (рис. 3б), где и наша изолиния индекса широтной зональности на уровне 2.5 ранга (центральный “хребет” низкобореальной подзоны, рис. 2а).

Вместе с тем в сравниваемых результатах фаунистического и широтно-зонального подходов есть и различия. Проведенное Волвенко и Кафановым [9] на южной периферии района ихтиофаунистическое районирование имеет незаконченный вид. Южный конец выделенной ими границы оборван в точке с координатами 41.5° с.ш. и 131.0° в.д. Скорее всего, кластеры в этом месте у них склеились не так, как надо. По нашим данным, эта граница продолжается в юго-восточном направлении вплоть до 39° с.ш. Тем не менее, два принципиально разных методических подхода к одному и тому же материалу привели к очень похожим результатам. Таким образом, оба метода успешно прошли взаимную проверку.

На карте районирования Охотского моря (рис. 2б) хорошо видно в его южной части влияние теплого 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 тихоокеанскими водными массами. Наряду с этим на карте проявляется влияние холодной аномалии проливов Фриза и Буссоль [10, 38].

Результаты широтно-зонального районирования западной части Берингова моря (рис. 2г) в целом могут быть объяснены общими особенностями его климата и водообменом с Тихим океаном. Хорошо известно, что западная часть этого моря холоднее восточной, а прибрежные области холоднее районов открытой части моря — особенно тех, где наблюдается свободный водообмен моря с водами Тихого океана [11, 58]. На карте районирования хорошо заметно, что значения ИШЗ увеличиваются от открытой части моря к береговой линии с юго-востока на северо-запад, а также в целом и с юга на север. Сгущение изолиний индекса широтной зональности наблюдается в прибрежной зоне моря. Наибольших значений ИШЗ достигают в Анадырском заливе. Наименьшие значения этого индекса наблюдаются

в открытых районах моря, где температурный фон явно выше, чем на шельфе. Именно в эти открытые части акватории моря в теплое время года происходит проникновение ряда представителей неритической и океанической фаун низких широт (тихоокеанская сайра, японский анчоус, японский лещ и др.).

В отличие от результатов районирования по эпипелагиали (рис. 2) хорологическая 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. 4в).

На картах районирования мезопелагиали северо-западной части Японского и западной части Берингова морей выделы высокобореальной подзоны невелики по размерам. Вместе с тем в Охотском море эта подзона занимает весьма заметную площадь, окаймляя глубоководную часть моря подковой 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-ва Камчатка. В западной части Берингова моря незначительный выдел высокобореальной подзоны проявился вблизи о. Карагинский 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 близких к шельфу и свалу районах их вклад в полученные результаты районирования становится решающим. По нашим данным, в пелагиали доля теплолюбивых видов (ареалы низких широт) составляет 73.6%, в бентали — только 9.4%. Проявление высокобореальной аномалии южнее зал. Петра Великого, вероятно, связано с высоким запасом и интенсивным промыслом минтая в этом районе в 1982–1983 гг. [21, 53, 60], поскольку широтный статус этого

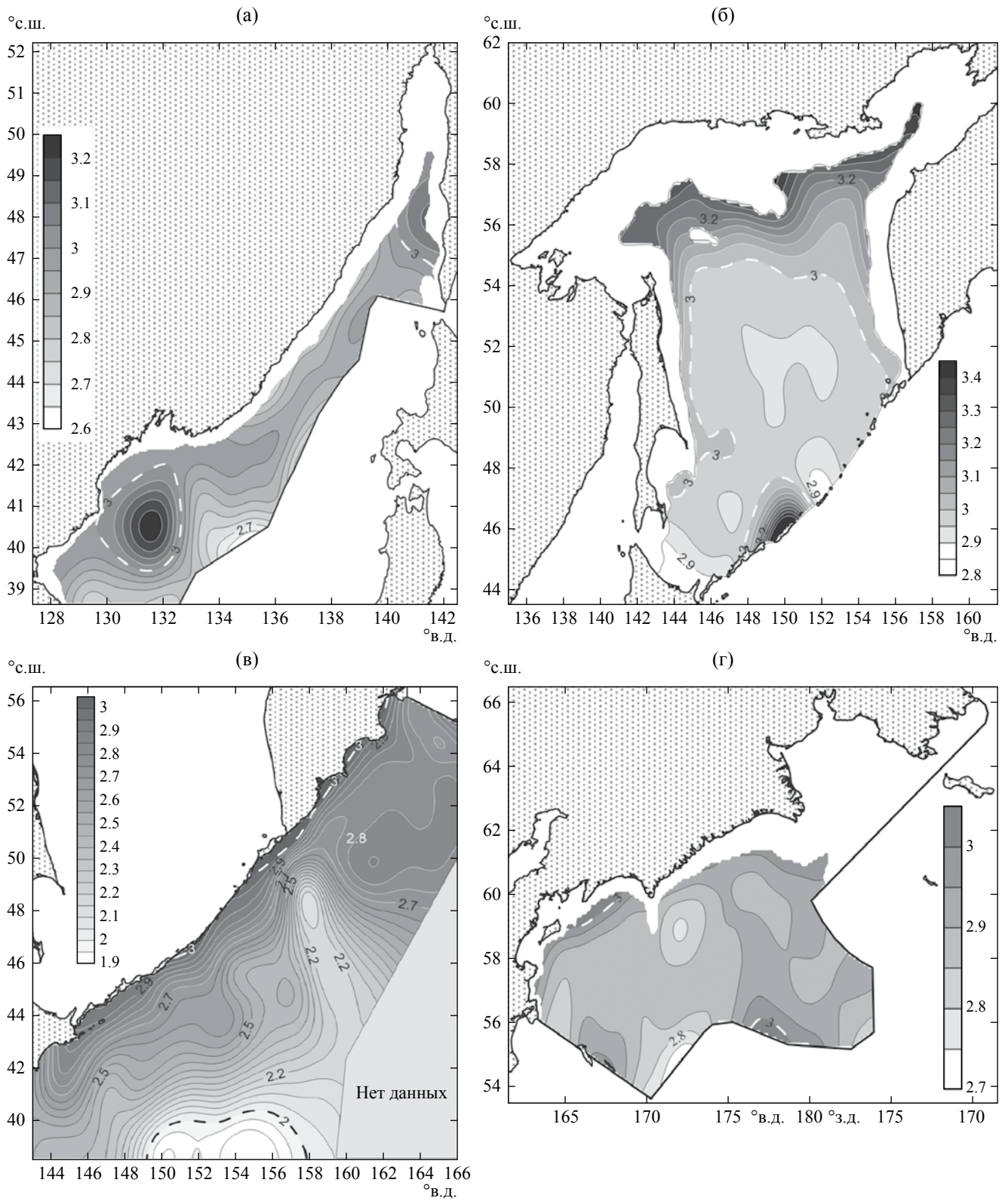


Рис. 4. Широтно-зональное районирование мезопелагиали: (а) – северо-западная часть Японского моря, (б) – Охотское море, (в) – тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов, (г) – западная часть Берингова моря. Условные обозначения см. рис. 2.

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 ± 0.013 , для Охотского моря — 3.059 ± 0.004 , для западной части Берингова моря — 2.897 ± 0.004 , для тихоокеанских вод России — 2.855 ± 0.009 . Попарное сравнение ИШЗ для эпи- и мезопелагиали выявило их значимые различия ($P < 0.001$).

Результаты широтно-зонального районирования эпипелагиали и мезопелагиали и не должны совпадать. Прежде всего, потому что широтные климатические различия (освещенность и нагрев Солнцем), выступающие в качестве первичного фактора дифференциации биоты и сообществ [31], совершенно по-разному воздействуют 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 [14, 17, 41]. 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. Первопричиной, определяющей неоднородность пелагиали как биотопа, становится уже не широтная, а вертикальная зональность.

В целом карты районирования мезопелагиали получились более выровненными и в меньшей степени градиентными по распределению ИШЗ в сравнении с картами районирования эпипелагиали. Этот результат находится в полном соответствии с известным в биогеографии утверждением, что с увеличением глубины степень дробности районирования уменьшается [13, 22, 43].

Мезопелагиаль по условиям существования — это более стабильный биотоп, чем эпипелагиаль. В умеренных широтах это особенно заметно по сезонным колебаниям температуры. Мезопелагические виды nekтона в сравнении с эпипелагическими видами адаптированы к более узкому диапазону абиотических факторов среды. Для них в большей степени характерны вертикальные, а не горизонтальные миграции, свойственные многим эпипелагическим видам nekтона. Нектон мезопелагиали в основном составляют глубоководные головоногие моллюски (семейства Chiroteuthidae, Cranchiidae, Euploteuthidae, Gonatidae, Onychoteuthidae) и рыбы (семейства Gonostomatidae, Microstomatidae, Mустophidae, Nemichthyidae, Notosudidae, Stomiidae, Oneirodidae, Paralepididae и др.). Ареалы видов nekтона в мезопелагиали главным образом приурочены к умеренным и низким широтам. В составе

nekтона мезопелагиали нет высокобореально-арктических и арктическо-бореальных фаунистических элементов, присутствующих в составе nekтона эпипелагиали. Этот факт определяет различия в районировании эпи- и мезопелагиали по nekтону.

Относительно однородные условия существования в мезопелагиали формируют и относительно стабильное по видовому составу nekтонное сообщество, особо не подверженное сезонным сукцессионным изменениям, которые воплощаются в сезонных горизонтальных миграциях. В верхнем же слое пелагиали изменчивость ИШЗ наиболее высока, поскольку в этот прогретый в теплый период слой проникают теплолюбивые виды nekтона с низкоширотными ареалами.

Эти выводы подтверждаются оценками вариативности (среднеквадратичного отклонения) ИШЗ по слоям пелагиали. Вариативность индекса широтной зональности (разнообразие видов по типам ареалов) с увеличением глубины снижается. Так, например, в тихоокеанских водах России для слоя пелагиали 0–70 м вариативность ИШЗ составляет величину 0.721 ± 0.006 , для слоя пелагиали 70–200 м она уменьшается до 0.518 ± 0.013 , а для слоя 200–1000 м становится равной 0.437 ± 0.009 .

В Охотском море, как и в других дальневосточных морях, эту закономерность подтверждают следующие оценки вариативности ИШЗ: слой пелагиали 0–70 м — 0.859 ± 0.005 , слой пелагиали 70–200 м — 0.735 ± 0.005 , слой пелагиали (мезопелагиаль) 200–700 м — 0.566 ± 0.005 . Попарное сравнение этих средних величин во всех случаях показывает достоверные различия между ними (непараметрический критерий Манна-Уитни, $P < 0.001$).

Подвижность биотопов пелагиали придает особые свойства географическому распределению обитающих там видов по сравнению с видами, населяющими биотопы с неподвижными субстратами (суша, морское дно). Эта особенность воплощается в понятии “динамическая биогеография пелагиали”. Оно отражает свойства подвижности пелагических биотопов с проницаемыми для nekтона границами [3]. Предлагаемый здесь подход позволяет легко строить карты с мобильными во времени границами между выделами.

На рис. 5 показан пример с районированием эпипелагиали северо-западной части Японского моря по дневным и ночным уловам nekтона. Белым цветом выделена изолиния на уровне ИШЗ, равном 2.5 (это центральная, “хребтовая линия” низкобореальной подзоны). Легко видеть, что в течение суток карта районирования заметно изменяется. Это связано с ночными подъемами в эпипелагиаль мезопелагических (в основном это кальмары, поскольку глубоководная ихтиофауна

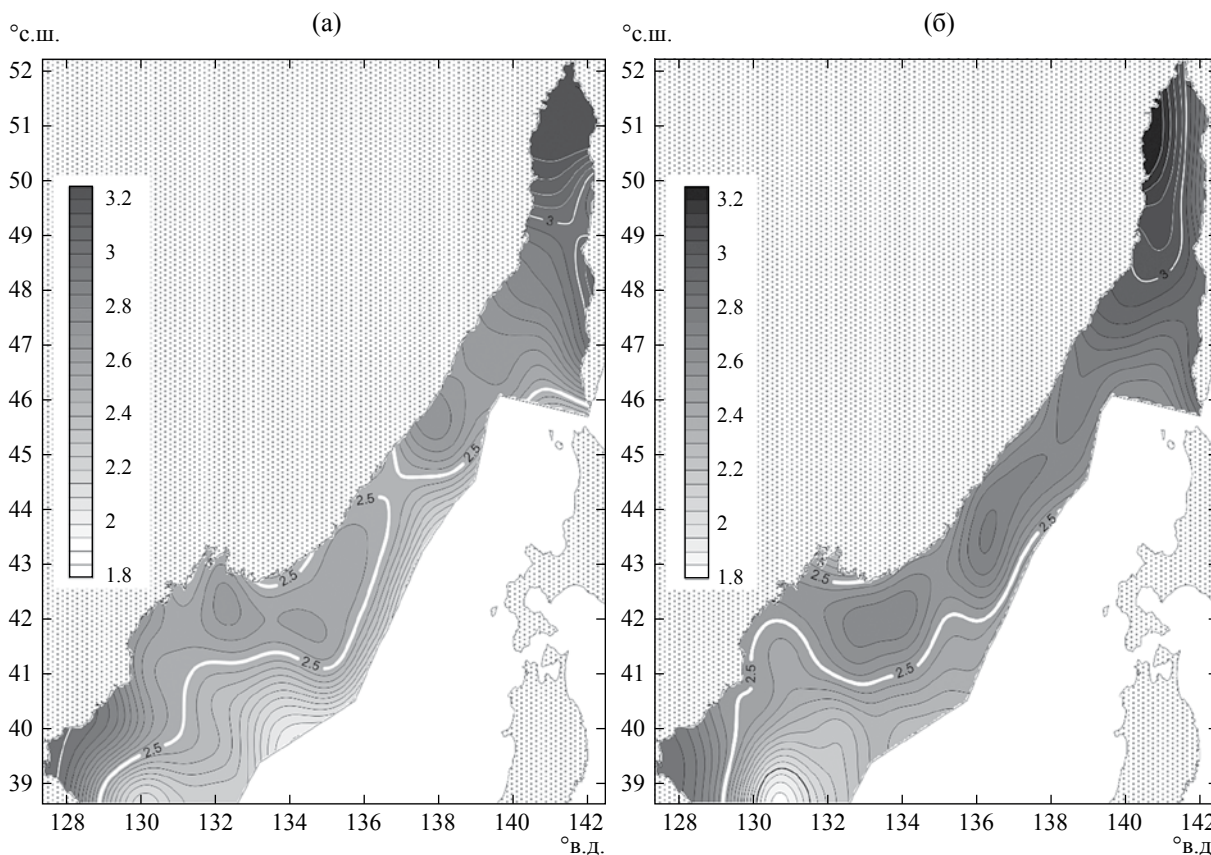


Рис. 5. Пример карты в контексте динамической биогеографии. Эпипелагиаль Японского моря. (а) – Дневные, (б) – ночные данные. Жирная белая линия – центр низкобореальной подзоны, остальные обозначения как на рис. 2.

Японского моря крайне бедна) и нектобентосных видов, биогеографический спектр которых существенно отличается от спектра постоянных обитателей эпипелагиали. Среднее значение ИШЗ видов в дневное время составило 2.633 ± 0.015 , в ночное время – 2.725 ± 0.018 . Различие этих статистических показателей на 5%-м уровне значимости оказалось в высшей степени достоверным.

Таким образом, представленные в описанных выше картах (рис. 2, 4) биогеографические границы есть результат усреднения по разным временным масштабам (суточный, сезонный, межгодовой). Устойчиво сохраняющихся во времени границ в динамической биогеографии не существует.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В основу проведенного нами широтно-зонального районирования российских вод дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана был положен метод Шорыгина в новой модификации. Предметом исследования был ареал вида, а объектом – экологическая группировка

пелагических организмов, объединенных в понятие нектон. Все видовые типы ареалов в схеме широтной зональности (вербальные формы) были отождествлены с их численными рангами, которые затем усреднялись по всем видам, встреченным в той или иной пробе. При помощи компьютерных средств на основе этих данных строились карты распределения нового биогеографического показателя (ИШЗ) с выделением границ (по широтно-зональному статусу обитающих там видов нектона) между широтными зонами и подзонами.

Наши результаты районирования были протестированы на примере нектона Японского моря. Они совпали с ранее опубликованными результатами районирования других авторов, полученными на основе биотического (фаунистического) подхода. Это говорит о том, что оба метода успешно прошли взаимную проверку.

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

наблюдалось. Было обнаружено, что детальность районирования уменьшается от верхнего слоя эпипелагиали к мезопелагиали. При этом итоги районирования мезопелагиали и эпипелагиали не совпадают. С увеличением глубины вариабельность ИШЗ уменьшается.

Охотское море и западная часть Берингова моря имеют один и тот же широтный статус высокобореальной подзоны. Эпипелагиаль северо-западной части Японского моря и тихоокеанских вод России в целом относится к низкобореальной подзоне. По хорологической структуре фауны мезопелагиаль всех регионов соответствует низкобореальной широтной подзоне. Структура распределения и направленность изолиний ИШЗ соответствуют реально существующим относительно устойчивым элементам биотопа (водные массы, течения, фронтальные зоны, вихри и ринги).

Представленный в настоящей работе метод широтно-зонального районирования обладает тремя важными особенностями. Их вполне можно расценивать как преимущества.

Во-первых, пространственные размещения биогеографических выделов основаны на континуальном подходе, т.е. на распределении биогеографических признаков в виде непрерывных полей. Согласно одному из широко распространенных взглядов на окружающий мир (Г. Лейбниц: “природа не терпит скачков”), это соответствует фундаментальной черте организации биосферы – континуальности природных границ.

Во-вторых, компьютерный метод построения карт для непрерывных биогеографических полей позволяет легко масштабировать и задавать на карте районирования разные уровни детализации. Это дает возможность изучать внутреннюю структуру биогеографического элемента. Появляется удобный инструмент для выявления изменений в размещении биогеографических выделов (“динамическая биогеография”) в различных масштабах времени (суточные, сезонные и межгодовые процессы) и пространства (в пределах выделанного природного комплекса).

В-третьих, установление границ между биогеографическими выделами не проводится субъективно, “на глаз”, что нередко можно констатировать в ряде классических методов районирования. Эти границы строятся компьютером в результате статистического и картографического анализа биогеографических данных.

Конечно, нектон – это еще не вся биота исследованного региона, но аналогичный подход можно применить и к другим ее экологическим и систематическим группам. Подчеркнем, что на основе данного подхода может быть реализована давно высказываемая идея [12, 15] о том, 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” [59]. Наш метод как раз и позволяет усреднить типы распространения (ареалы) морских организмов.

Безусловно, дальнейшее развитие этого метода не просто. Серьезные трудности в трактовках возникнут при попытках объединить районирование по таким разным биотопам, как пелагиаль и бенталь, или по таким слабо разработанным систематическим группам, как бактерии и простейшие. И, наконец, кратко затронутая в конце статьи тема, связанная с динамической биогеографией, важна и разнопланова, поэтому ей также следует посвятить отдельную публикацию.

Работа частично финансировалась грантами № 15-1-8-056, № 15-1-6-059, № 15-1-4-056 по Программе фундаментальных исследований ДВО РАН “Дальний Восток” на 2015–2017 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Андряшев А.П.* Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Монография. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. 187 с.
2. *Анисимова Н.А.* Иголокожие (Echinodermata) Баренцева моря. Биогеографический анализ фауны // Современный бентос Баренцева и Карского морей / Ред. Матишов Г.Г. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 237–255.
3. *Беклемишев К.В.* Биотопы морских биоценозов // Проблемы биоценологии. М.: Наука, 1973. С. 23–37.
4. *Беклемишев К.В.* Экологические основы биогеографии пелагиали // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 14–24.
5. *Беклемишев К.В.* Экология и биогеография пелагиали: монография. М.: Наука. 1969. 292 с.
6. *Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Сёмина Г.И.* Естественные участки морской среды обитания с биоценологической точки зрения // Тр. ВНИРО. 1973. Т. 84. С. 7–32.
7. *Беклемишев К.В., Парин Н.В., Сёмина Г.В.* Пелагиаль. Биология океана // Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977. С. 219–261.
8. *Бродский К.А.* Фауна веслоногих рачков (Calanoida). Монография. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 222 с.
9. *Волвенко И.В., Кафанов А.И.* Ихтиофаунистическое районирование пелагиали северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиол. 2006. Т. 46. № 1. С. 29–37.

10. Гидрометеорология и гидрохимия морей: монографический справочник / Под ред. Терзиева Ф.С. СПб.: Гидрометеоиздат, 1998. Т. 9. Вып. 1. Охотское море. 342 с.
11. Гидрометеорология и гидрохимия морей: монографический справочник / Под ред. Терзиева Ф.С. СПб.: Гидрометеоиздат, 2003. Т. 8. Вып. 1. Японское море. 398 с.
12. Гурьянова Е.Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принцип районирования Мирового океана // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии: Тр. I-й сессии Всесоюз. палеонтол. общ-ва / Под ред. Степанова Д.Л. М.: Госгеолтехиздат, 1957. С. 15–24.
13. 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.
14. Дажо Р. Основы экологии. Монография. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
15. Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. Монография. М.: Прогресс, 1966. 520 с.
16. Дарницкий В.Б., Булатов Н.В. Горизонтальная структура субарктического фронта от Японии до 180° по спутниковым и океанографическим наблюдениям // Океанология. 2002. Т. 42. № 3. С. 337–347.
17. Дрѐ Ф. Экология. Монография. М.: Атомиздат, 1976. 168 с.
18. Жирков И.А., Миронов А.Н. К зоогеографии полихет Северного Ледовитого океана // Тр. ИО РАН, 1985. Т. 120. С. 137–151.
19. Жирков И.А. Жизнь на дне. М: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 453 с.
20. Жирков И.А. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К, 2001. 632 с.
21. Зверькова Л.М. Минтай. Биология, состояние запасов. Монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2003. 247 с.
22. Зезина О.Н. Современные брахиоподы и проблемы батимальной зоны океана: монография. М.: Наука, 1985. 248 с.
23. Зенкевич Л.А. Избранные труды. М.: Наука, 1977. Т. 2. Биология океана. 244 с.
24. Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря: монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. 227 с.
25. Иванов О.А. Зоогеографическое районирование пелагиали Охотского моря на основе ареалов nekтона // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 4. С. 235–245.
26. Иванов О.А. Зоогеографическое районирование пелагиали прикурильских и прикамчатских вод на основе ареалов nekтона // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 3–19.
27. Иванов О.А. Зоогеографическое районирование пелагиали западной части Берингова моря на основе ареалов nekтона // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 6. С. 400–410.
28. Иванов О.А. Нектон дальневосточных морей и сопредельных тихоокеанских вод России: динамика видовой и пространственной структуры, ресурсы. Автореф. дис. ...д-ра биол.н. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2013. 48 с.
29. Иванов О.А. Зоогеографическое районирование северо-западной части Японского моря на основе ареалов пелагического nekтона // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 1. С. 70–79.
30. Истоки Ойясио / Под ред. Фукса В.Р., Мичурина А.Н. Монография. СПб.: Гос. ун-т., 1997. 248 с.
31. Кафанов А.И. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. Монография. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. 208 с.
32. Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография: учеб. пособие. М.: Наука, 2000. 176 с.
33. Кузякин А.П. О ландшафтной орнитогеографии и ее антипode // Проблемы орнитологии: Тр. 3-й Всесоюз. орнитол. конф. Львов: Изд-во Гос. ун-та им. Ивана Франко, 1964. С. 44–50.
34. Кусакин О.Г., Несис К.Н., Старобогатов Я.И. О биогеографической номенклатуре // Биология шельфа. Тез. докл. Владивосток: Институт биологии моря, 1975. С. 93–96.
35. Левушкин С.И. Проблемы островных фаун в свете отношений биогеографии и экологии // Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 26–52.
36. Моисеев П.А. Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов: Тр. всесоюз. гидробиол. общ-ва. М.: Наука, 1986. Т. 27. С. 3–6.
37. Микулин А.Е. Зоогеография рыб: Учеб. пособие. М.: ВНИРО, 2003. 436 с.
38. Морошкин К.В. Водные массы Охотского моря: монография. М.: Наука, 1966. 67 с.
39. 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.
40. Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция: монография. М.: Наука, 1985. 287 с.
41. Одум Ю.П. Экология. Монография. М.: Мир, 1986. Т. 1. 376 с.; Т. 2. 328 с.
42. Парин Н.В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. Монография. М.: Наука, 1968. 186 с.
43. Парин Н.В. Рыбы открытого океана. Монография. М.: Наука, 1988. 272 с.
44. Парин Н.В., Несис К.Н. Биогеография Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука, 1986. С. 61–75.

45. *Перестенко Л.П.* О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // *Морская биогеография*. М.: Наука, 1982. С. 99–114.
46. *Рогачев К.А., Гогина Л.В.* Вихри течения Ойясио // *Природа*. 2001. № 12. С. 36–42.
47. *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.
48. *Семенов В.Н.* О фауне, фаунистическом комплексе и логической структуре понятия “элемент биоты” в биогеографии // *Биотопическая основа распределения морских организмов: Тр. всесоюз. гидробиол. общ-ва*. М.: Наука, 1986. Т. 27. С. 76–90.
49. *Сёмина Г.И.* Фитопланктон Тихого океана: монография. М.: Наука, 1974. 239 с.
50. *Суханов В.В.* Научная графика на компьютере. Монография. Владивосток: Дальнаука, 2005. 355 с.
51. *Суханов В.В., Иванов О.А.* Об одном из подходов к биогеографическому районированию // *Биол. моря*. 2009. Т. 35. № 1. С. 62–69.
52. *Токранов А.М.* Видовой состав ихтиофауны западной части Берингова моря // *Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря*. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. С. 119–148 с.
53. *Фадеев Н.С.* Биология и промысел минтая Восточно-Корейского залива // *Изв. ТИНРО*. 2005. Т. 142. С. 113–133.
54. *Федоров В.В., Парин Н.В.* Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России. Монография. М.: ВНИРО, 1998. 154 с.
55. *Филатова З.А.* Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двусторчатых моллюсков // *Тр. ИО АН СССР*. 1957. Т. 23. С. 195–215.
56. *Шейко Б.А., Федоров В.В.* Рыбообразные и рыбы // *Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий*. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2000. С. 7–69.
57. *Шорыгин А.А.* Иглокожие Баренцова моря // *Тр. Морского научного института*. 1928. Т. 3. Вып. 4. С. 5–128.
58. *Шунтов В.П.* Биология дальневосточных морей России. Монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2001. Т. 1. 580 с.
59. *Шунтов В.П.* Морские птицы и биологическая структура океана. Монография. Владивосток: Дальиздат, 1972. 378 с.
60. *Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П.* Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Монография. Владивосток: ТИНРО, 1993. 426 с.
61. *Юрасов Г.И.* Термохалинная структура и динамика вод Японского моря: Автореф. дис. ... д-ра географ.н. Владивосток, 2011. 45 с.
62. *Яричин В.Г.* Состояние изученности циркуляций вод Японского моря // *Тр. ДВНИГМИ*. 1980. Вып. 80. С. 46–61.
63. *Ektan S.* Zoogeography of the Sea. London: Sidgwick and Jackson, 1953. 417 p.
64. *Huggett R.* Fundamentals of Biogeography. L., N.Y.: Routledge, 1998. 288 p.
65. *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. V. 55. № 4. P. 497–526.
66. *Mironov A.N.* Biotic complexes of the Arctic Ocean // *Invertebrate Zoology*. 2013. V. 10 (1). P. 3–48.
67. *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.
68. *Willis J.M., Pearcy W.G., Parin N.V.* Zoogeography of midwater fishes in the Subarctic Pacific // *Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo*. 1988. V. 26. Pt. 2. P. 79–142.

Biogeographical Mapping of Far East Seas and Adjacent Waters Based on Nekton Trawling Samples

O. A. Ivanov, V. V. Sukhanov

The results of the biogeographical subdivision of epi- and mesopelagic areas on the base of nekton species with use of new modification of a method of Shorygin are given. It is shown that the placement of biogeographic mapping unit and their boundaries are determined and coincides with the reality of relatively stable elements of the biotope (water masses, currents, frontal zones, eddies and rings). The strict latitudinal displacement of native zones districts is not observed in all cases of subdivision. Degree of zoning fragmentation decreases from the top epipelagic to mesopelagic layer, and the result of the zoning of mesopelagic does not match the result of the zoning of epipelagic. It is offered to use new approach of division into districts to problems of “dynamic biogeography”.