

УДК 591.9:574.583(265+268)

И.В. Волвенко*

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

СРАВНЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА ПО ИНТЕГРАЛЬНЫМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ СЕТНОГО ЗООПЛАНКТОНА ЭПИПЕЛАГИАЛИ

По результатам широкомасштабных планктонных съемок, выполненных ТИНРО-центром в 1984–2013 гг. большой сетью Джели с площадью входного отверстия 0,1 м², дается сравнение Чукотского, Берингова, Охотского, Японского морей и сопредельной части Тихого океана по видовому разнообразию, его компонентам и другим интегральным характеристикам зоопланктона. Эти характеристики рассчитаны для всей обследованной акватории площадью почти 7 млн км² и отдельно для каждого водоема. Тихоокеанские воды опережают все моря по видовому богатству, но отстают от них по концентрации особей (экз./м³) и равномерности распределения их по видам. Средние размеры особей только в Беринговом море больше, чем в океане. Видовое разнообразие меньше, чем в океане, только в Чукотском море, а плотность населения (г/м³) — только в Японском море. Среди морей Чукотское занимает 1-е место по плотности и концентрации планктона, 2-е по выравненности видов по обилию, 3-е по размерам особей, последнее по видовому богатству и разнообразию. Берингово море на 1-м месте по средним размерам планктонов, на 2-м по числу видов, разнообразию и плотности, на 3-м по концентрации и на последнем по равномерности видовой структуры. Охотское море на 2-м месте по размерам особей, на последнем по их концентрации и на 3-м по всем остальным показателям. Японское море занимает 1-е место по видовому богатству, выравненности и разнообразию, 2-е по концентрации особей, но последнее по их средним размерам и, как следствие, — по плотности населения. При этом плотность планктона в соответствии с концентрацией биогенов возрастает в направлении с юга на север (но абсолютное его обилие в большей степени зависит от величины водоема). В этом же направлении увеличиваются средние размеры особей, а в противоположном — равномерность их распределения по видам (исключение для обеих характеристик — Чукотское море). Ранг водоема по разнообразию совпадает с его рангом по видовому богатству. Последнее возрастает с севера на юг (исключение — Охотское море), но сильно зависит от обследованной площади и еще больше — от обследованного объема воды. С привлечением литературных сведений в масштабах водоемов обнаружены некоторые неожиданные статистически значимые связи интегральных характеристик планктона с теми же характеристиками макрофауны пелагиали и дна, а также с продукционными показателями планктона. Причины и биологический смысл большинства этих связей пока не поддаются рациональной интерпретации. Их проверка на других уровнях пространственной шкалы будет продолжена в следующих публикациях.

Ключевые слова: сравнение водоемов, северная Пацифика, восточная Арктика, зоопланктон, обилие, видовое богатство, биоразнообразие, выравненность видовой структуры, размеры животных.

* Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник,
e-mail: volvenko@tinro.ru.

Volvenko Igor V., D.Sc., principal researcher, e-mail: volvenko@tinro.ru.

Volvenko I.V. Comparative study of the Far-Eastern Seas and the North Pacific by integral parameters of net zooplankton in the epipelagic layer // *Izv. TINRO.* — 2017. — Vol. 188. — P. 37–53.

Species diversity and other integral parameters of zooplankton community in the Japan, Okhotsk, Bering, Chukchi seas and adjacent Pacific waters (total area close to $7.0 \cdot 10^6 \text{ km}^2$) are compared on the data obtained in the large-scale surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in 1984–2013. Standard Juday net with mesh size 0.186 mm and mouth area 0.1 m² was used for sampling. Among four seas, the Chukchi Sea takes the 1st place by abundance (ind./m³) and biomass (mg/m³) of zooplankton, 2nd by species evenness, 3rd by mean size of organisms, and the last by species richness and diversity. The Bering Sea is the 1st by mean size of animals, 2nd by species richness, diversity and biomass, 3rd by abundance, and the last by species evenness. The Okhotsk Sea takes the 2nd place by mean size of zooplankton, the last by its abundance, and the 3rd by other parameters. The Japan Sea is the 1st by species richness, evenness and diversity, 2nd by abundance, and the last by mean size of zooplankton and therefore by its biomass. Zooplankton in the Pacific waters has the lowest abundance, but its biomass is higher there in comparison with the Japan Sea. Species richness is the highest in the Pacific, but species diversity is higher there than in the Chukchi Sea and species evenness is the lowest. Mean size of zooplankton organisms in the Pacific is rather large but smaller than in the Bering Sea. In general, zooplankton abundance increases northward in accordance with nutrients supply, as well as the mean size of animals (with exclusion of the Chukchi Sea), but uniformity of the species abundance has opposite tendency (except the Chukchi Sea again). The rank in biodiversity coincides with the rank in species richness. The latter decreases from south to north (with exclusion of the Okhotsk Sea), but depends strongly on size of the surveyed area and surveyed volume of water. Some unexpected statistically significant relationships are found between the integral parameters of zooplankton and these parameters for pelagic and bottom macrofauna which have not yet any rational interpretation.

Key words: comparative study, North Pacific, East Arctic, zooplankton, abundance, species diversity, species richness, species evenness, size of animals.

Введение

Объект настоящей статьи *мезофауна* — совокупность животных, которые облавливаются планктонной сетью, так называемый *сетной зоопланктон* (табл. 1). Это организмы с массой тела от сотен до тысячных долей миллиграмма — в основном кормовая база нектона и бентоса, морских птиц и млекопитающих, а также личинки беспозвоночных и рыб. Далее в тексте для краткости все это просто *зоопланктон* без указания, что он сетной, и без приставки мезо-.

Таблица 1
Состав зоопланктона, обнаруженного на обследованной акватории (рис. 1)

Table 1

Species composition of zooplankton in the surveyed area (see Fig. 1)

Таксономическая/экологическая группа	Число видов
Веслоногие (копеподы)	94
Мелкие желетелые (медузы, гребневики, оболочники)	29
Бокоплавы (амфиподы)	22
Эвфаузииды	18
Мизиды	11
Щетинкочелюстные (хетогнаты)	8
Ветвистоусые (кладоцеры)	8
Крылоногие моллюски (птероподы)	6
Простейшие (протисты)	4
Планктонные полихеты	1
Кумовые раки	*
Ракушковые раки (остракоды)	*
Равноногие раки (изоподы)	*
Меропланктон (личинки донных животных)	10
Всего видов не менее	214

Примечание. Звездочкой помечены 3 сборные группы, представители которых не идентифицированы до вида.

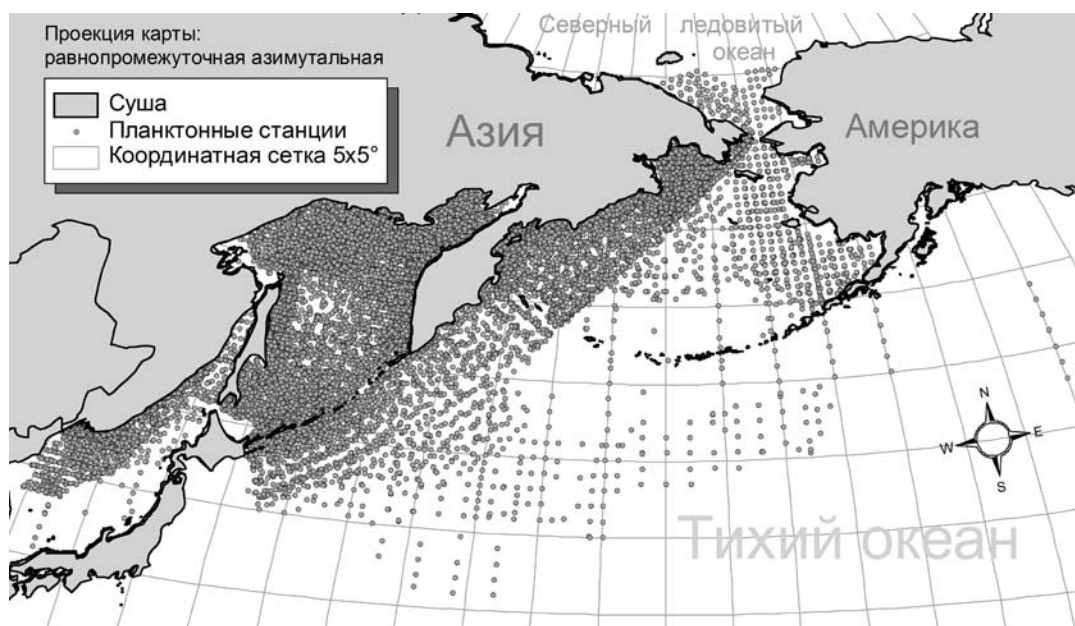


Рис. 1. Расположение станций на обследованных акваториях пяти водоемов, для которых вычислялись интегральные характеристики зоопланктона

Fig. 1. Zooplankton sampling location on 5 water bodies for calculation of its integral parameters

В соответствии с доступными данными более или менее полная информация здесь представлена по зоопланктону не всех дальневосточных морей и не всей северной части Тихого океана, а только по российской исключительной экономической зоне с прилежащими нейтральными водами и части экономических зон США, Японии и КНДР, где работы с участием российских ученых проводились по межправительственным соглашениям (рис. 1). Это в основном субарктические тихоокеанские воды, северо-западная треть Японского моря, почти все Охотское, большие части акваторий Берингова и Чукотского морей. В данной статье они будут называться *Тихий океан* (или просто *океан*), *Японское море*, *Охотское море*, *Берингово море*, *Чукотское море*, а вместе — *вся акватория*, которая является одним из самых продуктивных и хозяйственно важных районов Мирового океана (Зенкевич, 1963; Моисеев, 1969; Богоров, 1970; Гершанович и др., 1990; Шунтов, 2001, 2016), обеспечивая 90 % российского (Бочаров, 2004, 2010) и значительные части иностранного (американского, канадского, японского, корейского и китайского) вылова водных биоресурсов.

Предметом сравнения выступают 7 эмерджентных интегральных свойств зоопланктона, характеризующих его в целом:

1 — *видовое разнообразие* по Шеннону (Shannon, 1948) H (бит/экз.) — мера неопределенности — неоднозначности принадлежности случайно взятой особи к определенному виду*, которая целиком зависит от двух следующих характеристик;

2 — *видовое богатство* S (число видов) — мера таксономического многообразия и числа реализованных экологических ниш;

3 — *выравненность видовых обилий* по Пайлоу (Pielou, 1966) J (доля единицы) — показатель равномерности распределения особей по видам, синоним «полидоминантности» биоценологических группировок, величина, обратно пропорциональная выраженности доминирования массовых видов над всеми прочими («монодоминантности» или «олигомиксности»), характеристика однородности структуры и сложности организации сообщества;

* Если рассматривать планктон в качестве пищевой базы для следующего трофического уровня, то этот показатель характеризует ассортимент пищевых объектов для планктофагов.

4 — *средняя индивидуальная масса особи* W (мг/экз.) — характеристика средних размеров, среднего уровня метаболизма животных, количества потребляемых ими ресурсов, мощности и подвижности особей, а также доли среди них хищников;

5 и 6 — суммарная плотность M (г/м³) и концентрация N (экз./м³) всех особей в единицах численности и биомассы — *показатели относительного обилия*;

7 — *абсолютная биомасса* B (млн т), которая вместе с показателями N и M отражает запас воспроизводимых биологических ресурсов, продуктивность и кормность той экосистемы, которая обеспечивает их воспроизводство, а также интенсивность биогеохимического круговорота и реализованную экологическую емкость среды на том участке, где эта система располагается.

По аналогичным характеристикам макрофауны пелагиали и бентали почти все те же самые акватории ранее уже сравнивались между собой (Волвенко, 2009а, 2014а; Volvenko, 2015; Шунтов, Волвенко, 2016). Под *макрофауной* в данном случае подразумеваются животные с размерами тела от 1 см до нескольких метров и массой тела от граммов до сотен килограммов, которые облавливаются тралами, оснащенными в кутце мелкоячейной вставкой из 10–12-миллиметровой дели, — представители нектона, бентоса и макрозоопланктона (в том числе крупные медузы, гребневики, пелагические оболочники, которые не попадают в планктонную сеть).

Теперь появилась возможность дополнить ранее сделанные сравнения водоемов по макрофауне сравнением их по мезофауне, а также сравнением двух сравнений, и выявить общие закономерности пространственной изменчивости интегральных характеристик.

Материалы и методы

Исходные данные для расчетов взяты из базы данных «Сетной зоопланктон северной Пацифики 1984–2013 гг.» (Волвенко, 2016), содержащей часть материалов комплексных экосистемных съемок северной Пацифики и сопредельного сектора Арктики (Волвенко, 2015а–в), выполненных сотрудниками ТИНРО-центра с бортов российских, японских и американских судов для мониторинга состояния экосистем и биоресурсов этого важнейшего рыбохозяйственного региона. Во всех случаях планктон облавливался большой сетью Джеди (БСД) стандартных размеров из капронового сита № 49 (ячея 0,168 мм) с площадью входного отверстия 0,1 м² от глубины 200 м до поверхности, а там, где глубина менее 200 м, от дна до поверхности. Сбор материалов происходил круглосуточно (и днем, и ночью)*, по возможности круглогодично и ежегодно по сетке станций, регулярно охватывающей всю ИЭЗ России и периодически — сопредельные акватории. Обработка проб выполнялась по экспресс-методике (Рекомендации..., 1984; Волков, 1996, 2008).

Расчеты интегральных характеристик зоопланктона сделаны по данным 21952 станций (рис. 1, табл. 2), выполненных с 27.04.1984 по 12.09.2013 г. в 235 рейсах. Эти же исходные данные ранее были использованы для подготовки пяти справочников (Сетной зоопланктон..., в печати, а–д), в табличном виде обобщающих информацию о видовом составе, встречаемости, численности и биомассе зоопланктона пелагиали обследованного региона.

В справочниках подробно описаны методы оценки численности и биомассы зоопланктона — N , M и B . Значения W получены делением M на N . Формулы для вычисления H и J общеизвестны.

Для сравнения с полученными результатами использованы результаты аналогичных расчетов, сделанных по базам данных пелагической и донной траловой макрофауны этого региона (Волвенко, Кулик, 2011; Волвенко, 2014б, 2015а–в; Volvenko, 2014), ранее опубликованные (Волвенко, 2009а, 2014а; Volvenko, 2015; Шунтов, Волвенко, 2016). Сведения о концентрации биогенов, первичной продукции и продукционных

* Это особенно важно для учета целого ряда массовых видов эвфаузиид, некоторых видов копепод и гипериид, которые в дневное время опускаются в более глубокие слои за пределы эпипелагиали.

Таблица 2

Величины выборок, по которым рассчитаны интегральные характеристики зоопланктона

Table 2

Sample values for calculation of zooplankton integral parameters

Водоем	Число станций	Обследованные		Объем взятых проб, м ³	Поймано особей, млн экз.
		Площадь, км ²	Объем, км ³		
Чукотское море	104	180022	7962	474	3
Берингово море	5255	1810576	242771	67558	189
Охотское море	9351	1507742	246582	149090	345
Японское море	4939	569831	103148	42476	276
Тихий океан	2303	2904307	571696	45314	92
Вся акватория	21952	6972478	1172159	304912	905

характеристиках зоопланктона Берингова, Охотского, Японского морей и северо-западной части Тихого океана взяты из двух монографий (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002).

Параметры приведенных в статье регрессий найдены методом наименьших квадратов с применением, где это потребовалось, линеаризующих преобразований переменных (см. напр.: Дрейпер, Смит, 1986, 1987).

Результаты и их обсуждение

Разнообразие с видовым богатством и выравниенностью видов по числу особей (рис. 2) связаны уравнением $H = \log_2 S \cdot J$. Следовательно, анализировать H в отрыве от S и J не имеет смысла. Любые вариации разнообразия определяются изменениями двух его компонентов, не зависящих друг от друга, корреляция между которыми ни математически, ни биологически не обоснована. Они по-разному зависят от различных факторов, и изучать их следует по-отдельности (см. напр.: Hairston et al., 1968; Tramer, 1969; Hurlbert, 1971; Kricher, 1972; McNaughton, 1977; James, Rathbun, 1981; Rainey, Travisano, 1998; Wilsey, Potvin, 2000; Lundholm, Larson, 2003; Wilsey et al., 2005; Ma, 2006; Wilsey, Stirling, 2007; Barrantes, Sandoval, 2009; Volvenko, 2012).

Ранее (Волвенко, 2007, 2008, 2009а, б) показано, что итоговая величина разнообразия макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики в большей степени зависит от выравниенности видовых обилий, чем от видового богатства. В планктоне все обстоит иначе: из-за того что значения выравниенности для дальневосточных морей слабо различаются (находятся в пределах 0,45–0,50), распределение по морям разнообразия соответствует сглаженному распределению по ним видового богатства. В океане же выравниенность не достигает 0,4, поэтому видовое разнообразие там меньше, чем в любом из морей (кроме самого северного Чукотского), несмотря на заметно большее число обитающих там видов.

Отмечу, что приведенные на рис. 2 значения видового богатства занижены, поскольку при экспресс-обработке планктонных проб не все таксономические группы полностью разделялись по видам. При учете редких и малочисленных представителей зоопланктона данные здесь оценки видового богатства могли бы увеличиться на 30–50 % (Волвенко, 2016). Однако для сравнения водоемов они вполне годятся и без таких поправок, потому что сделаны по единой методике, одними и теми же планктонологами, с одинаковой степенью недоучета. В пользу этого свидетельствует то, что на имеющихся данных четко проявляются самые известные закономерности, характерные для видового богатства: закон Гумбольдта-Уоллеса (Humboldt, 1808; Wallace, 1878; Fischer, 1960; Pianka, 1966; Briggs, 1995; Кафанов, Кудряшов, 2000; Hillebrand, 2004; Allen, Gillooly, 2006; Tittensor et al., 2010) и правило «виды-площадь» (Watson, 1835; Jaccard, 1908; Arrhenius, 1921; Gleason, 1922; Preston, 1948; Connor, McCoy, 1979; Песенко, 1982; Одум, 1986; Lomolino, 2001; Tjorve, 2003; и мн. др.). В соответствии с первым число видов увеличивается в направлении с севера на юг (рис. 2), в соответствии со вторым — при увеличении обследованной площади и объема (рис. 3). Статистически значимых зависимостей видового богатства от других характеристик выборки не наблюдается.

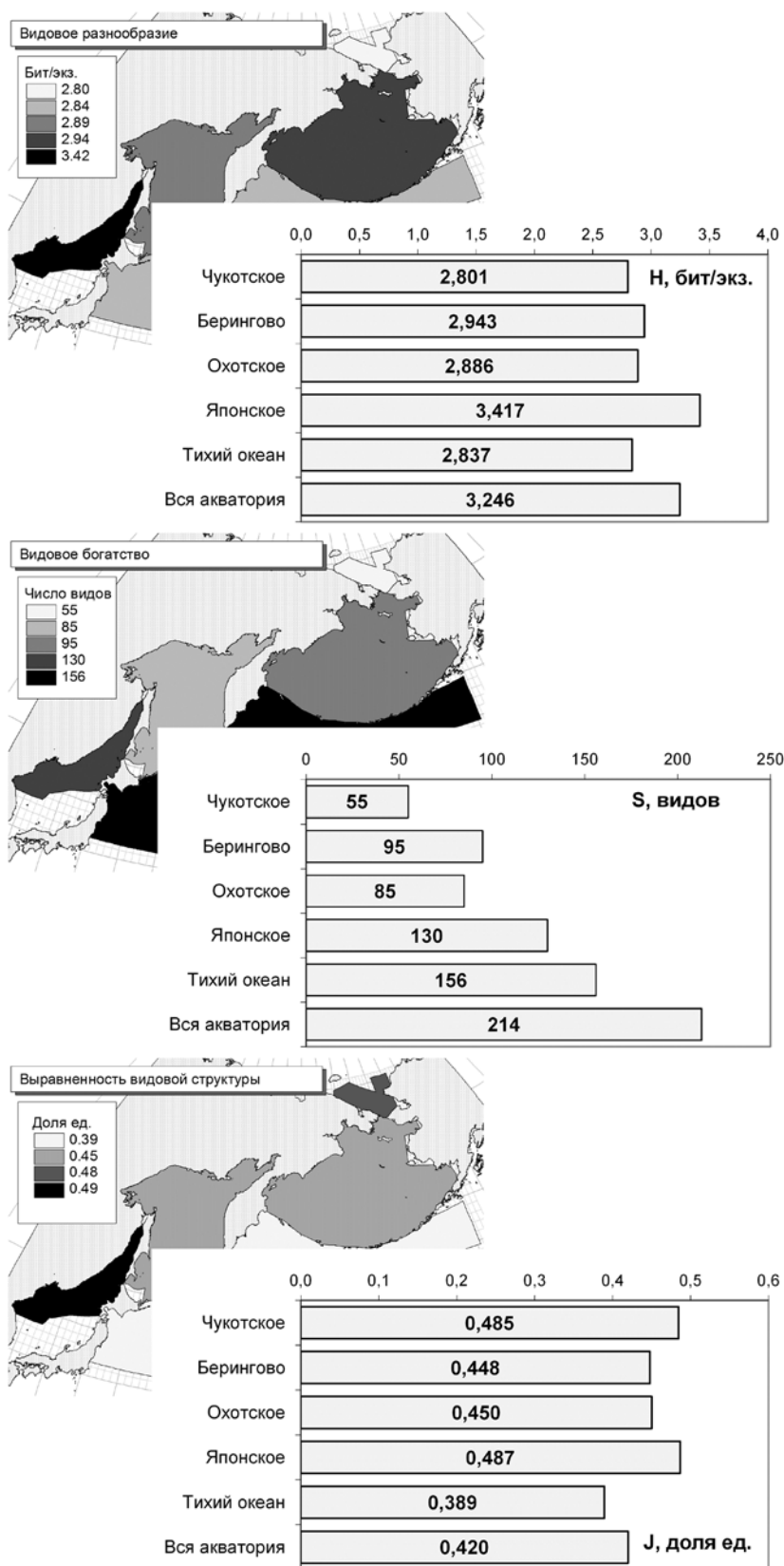


Рис. 2. Сравнение водоемов по видовому разнообразию $H = \log_2 S \cdot J$ и двум его компонентам — S и J

Fig. 2. Water bodies comparison by species diversity $H = \log_2 S \cdot J$ and its components S and J

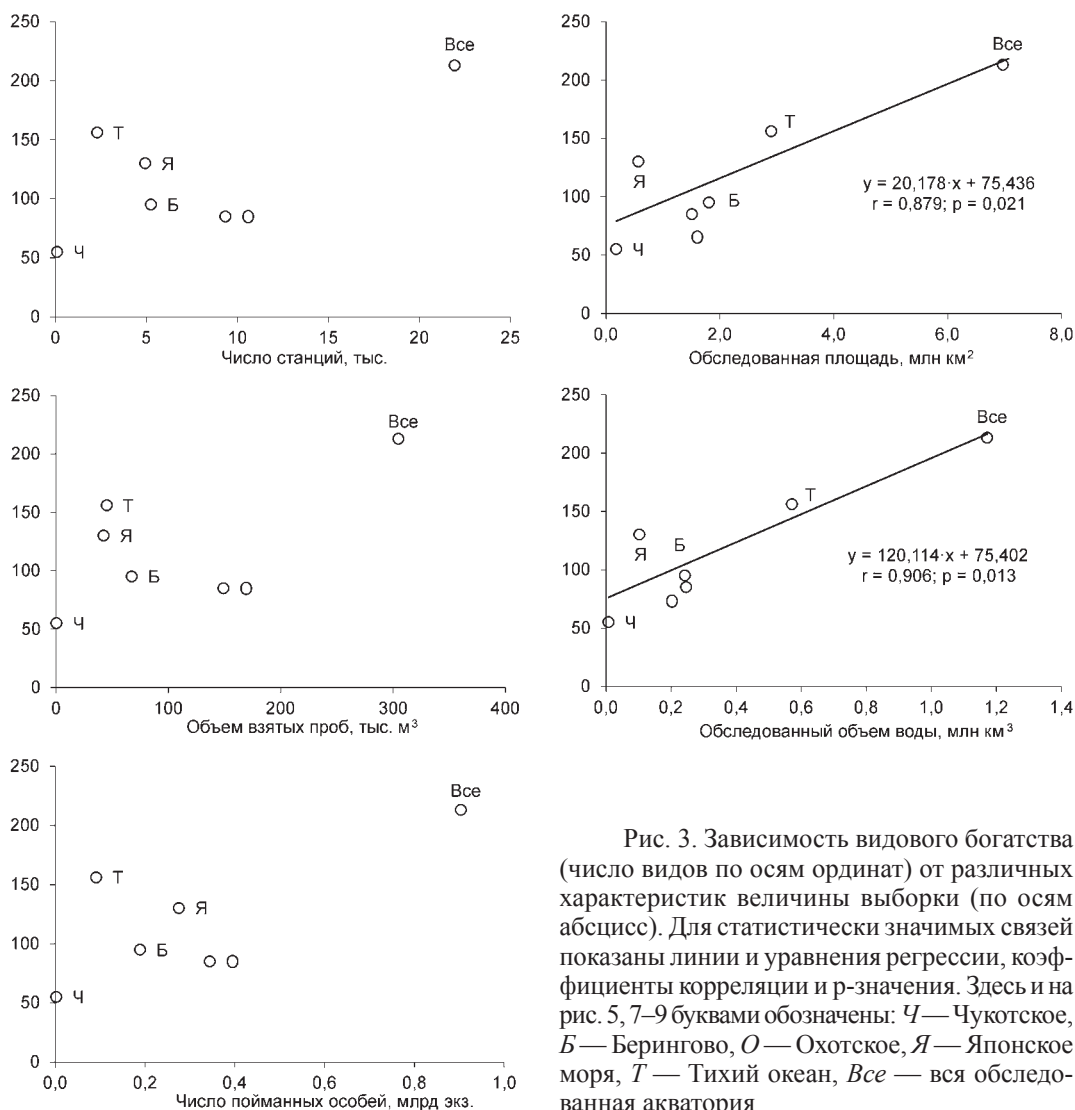


Рис. 3. Зависимость видового богатства (число видов по осям ординат) от различных характеристик величины выборки (по осям абсцисс). Для статистически значимых связей показаны линии и уравнения регрессии, коэффициенты корреляции и р-значения. Здесь и на рис. 5, 7–9 буквами обозначены: Ч—Чукотское, Б—Берингово, О—Охотское, Я—Японское моря, Т—Тихий океан, Все—вся обследованная акватория

Fig. 3. Dependence of species richness (ordinates — number of species) on certain measures of sample values (abscisses). Regression lines and equations, correlation coefficients and p-values are shown for statistically significant relationships only. Legend for this figure and Figs. 5, 7–9: Ч—Chukchi Sea, Б—Bering Sea, О—Okhotsk Sea, Я—Japan Sea, Т—Pacific Ocean, Все—whole surveyed area

Для дальневосточных морей в целом прослеживается тенденция убывания с юга на север (от Японского моря к Чукотскому) и видового разнообразия, и обоих его компонентов. По выравниваемости этот широтный тренд нарушается в самом северном Чукотском море, где она соответствует той, что отмечается в самом южном Японском море. Широтный тренд видового богатства и разнообразия нарушается в Охотском море. По этим характеристикам оно уступает более северному Берингову морю. Причины первого нарушения не понятны, второго, вероятно, связаны с большей суровостью климата Охотского моря по сравнению с берингоморским.

При этом плотность планктона M (рис. 4), наоборот, возрастает в направлении с юга на север в соответствии с концентрацией биогенов и без каких-либо исключений. Вместе с тем различия водоемов по величине (в частности по объему воды V) столь велики, что ранжирование их по абсолютной биомассе $B = M \cdot V$ полностью совпадает с ранжированием их по размерам. Поэтому предсказать B планктона по M нельзя, а по V , умножив его на 0,819, — можно и довольно точно (рис. 5). Фактические и расчетные значения валового запаса зоопланктона хорошо согласуются по масштабам и

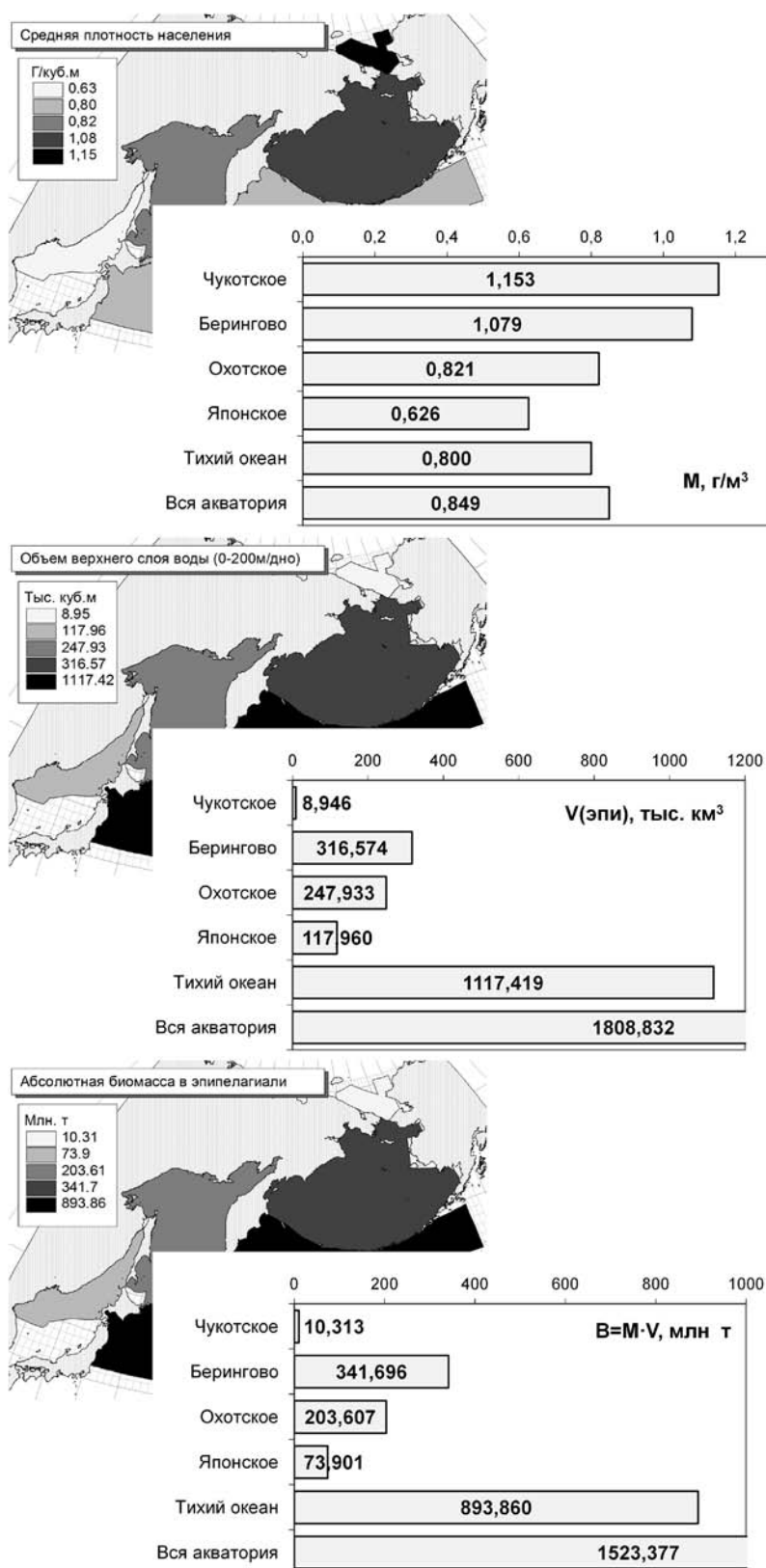
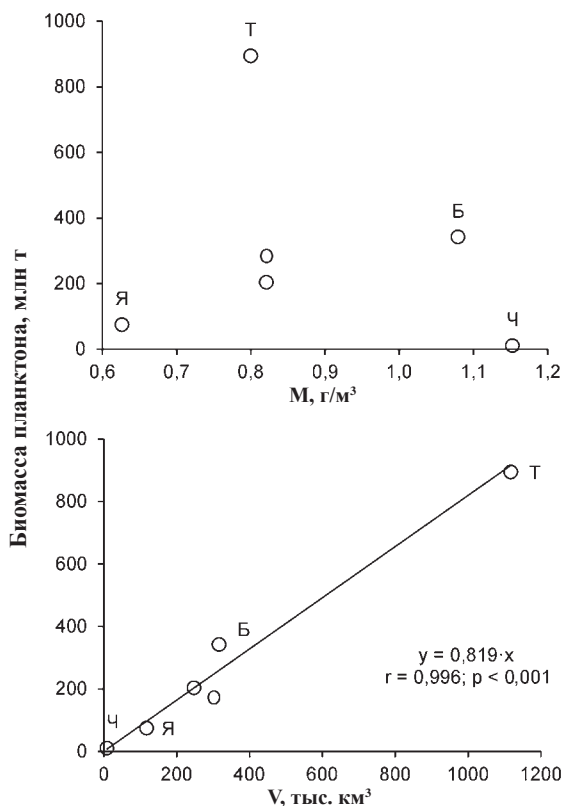


Рис. 4. Сравнение водоемов по плотности зоопланктона в единицах массы M , объему воды в эпипелагиали V и абсолютной биомассе зоопланктона $B = M \cdot V$

Fig. 4. Water bodies comparison by zooplankton biomass M , volume of epipelagic layer V , and stock of zooplankton $B = M \cdot V$

Рис. 5. Связь абсолютной биомассы планктона с его плотностью и объемом воды в эпипелагиали

Fig. 5. Zooplankton stock (10^6 t) dependence on its biomass and volume of epipelagic layer



полностью совпадают по рангам с ранее опубликованными (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Волков, 2015): по этому показателю на первом месте оказывается самое большое Берингово море, на втором Охотское, на третьем Японское, на последнем — самое маленькое Чукотское, а океан значительно опережает все моря вместе взятые. Абсолютная биомасса планктона на обследованной акватории превышает 1,5 млрд т.

Концентрация планктона N (рис. 6), почти так же как M , возрастает с юга на север, но исключение здесь составляет Японское море, выделяющееся слишком большой численностью в среднем намного более мелких особей.

Ранее (Волвенко, 2016) уже обращалось внимание на тенденцию, соответствующую правилу Бергмана (Bergmann, 1847; см. также: Лукин, 1940; Мауг, 1956; Майр, 1968; Мина, Клевезаль, 1976; Atkinson, 1994; Angilletta, Dunham, 2003; и мн. др.): чем теплее (южнее), тем мельче планктон, чем холоднее (севернее), тем он крупнее. Судя по литературным сведениям, аналогичные тенденции наблюдаются и с другой стороны Евразии. Например, в холодных водах Арктики доминируют крупные виды зоопланктона, а в более теплых атлантических — мелкие (Stempniewicz et al., 2007).

Средняя индивидуальная масса особи W (рис. 6) в морях северной Пацифики в соответствии с этой закономерностью возрастает с юга на север от Японского к Берингову морю. Однако в арктическом Чукотском море широтный тренд нарушается: его обитатели оказываются почти столь же мелкими, как в самом южном Японском море. Возможно, это связано с тем, что из-за сложной ледовой обстановки пробы в Чукотском море отбирались только в самое теплое время года — летом.

Представление данных в четырехмерной системе координат, как это делалось в предыдущих публикациях (Волвенко, 2009а, 2014а; Volvenko, 2015), показывает (рис. 7), что по совокупности интегральных характеристик наиболее сходны друг с другом самые рыбопродуктивные Охотское и Берингово моря. Океан и Японское море отличаются от других водоемов повышенным видовым богатством, Чукотское и Японское моря — меньшими размерами особей, их большей концентрацией на единицу объема и большей равномерностью их распределения по видам.

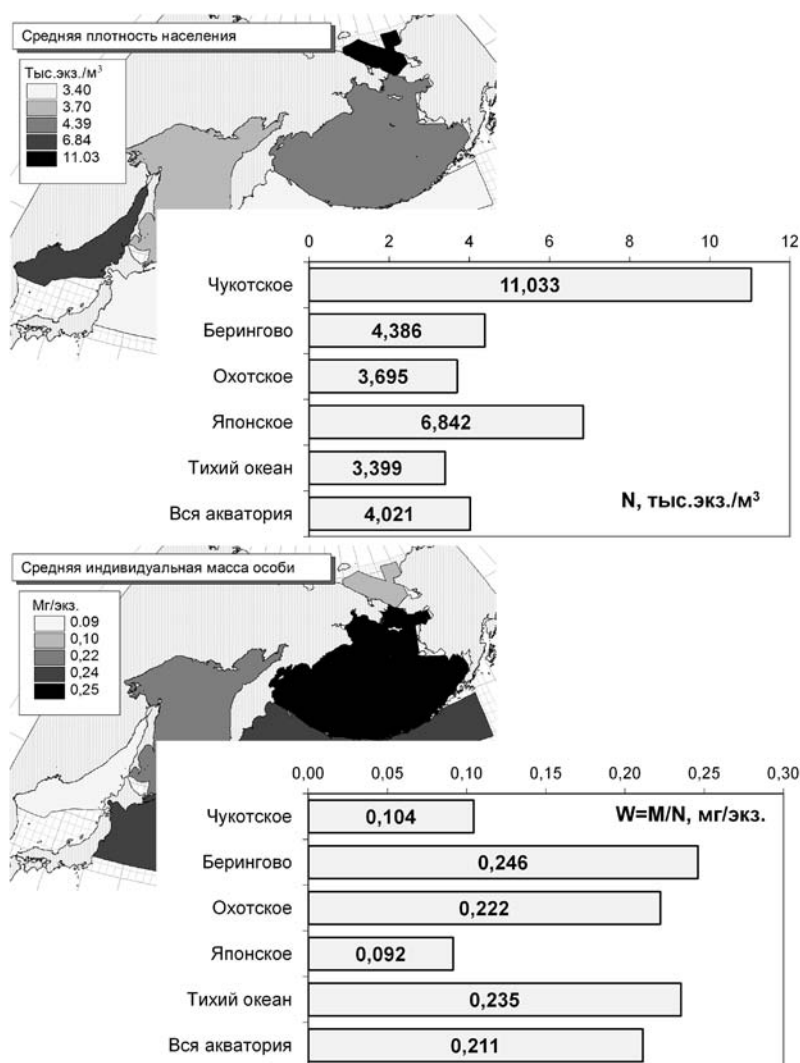


Рис. 6. Сравнение водоемов по относительной плотности зоопланктона в единицах численности N и средней индивидуальной массе особи $W = M/N$

Fig. 6. Water bodies comparison by zooplankton abundance N and mean individual weight $W = M/N$

Резюмируя вышесказанное, следует заметить, что в направлении с юга на север (с уменьшением температуры и увеличением концентрации биогенов) плотность планктона и его размеры возрастают, а разнообразие и его компоненты, наоборот, убывают. Однако между всеми этими переменными на масштабном уровне водоемов не удалось обнаружить никаких корреляций, статистически достоверных на 95 %-ном доверительном уровне (ни положительных, ни отрицательных), из-за малого числа точек и относительно большого числа исключений. Японское море нарушает широтный тренд по N , Охотское — по S и H , а Чукотское — по J и W .

Полученные результаты позволяют дать следующие краткие сравнительные характеристики обследованных водоемов.

Тихоокеанские воды опережают все моря по видовому богатству, но отстают от них по концентрации особей на единицу объема (N) и равномерности распределения их по видам. Средние размеры особей только в Беринговом море больше, чем в океане. Разнообразие меньше, чем в океане, только в Чукотском море, а плотность населения (M) — только в Японском море.

Среди морей (для удобства сравнения их ранги даны в сводной табл. 3) Чукотское занимает 1-е место по плотности и концентрации планктона, 2-е по выравненности

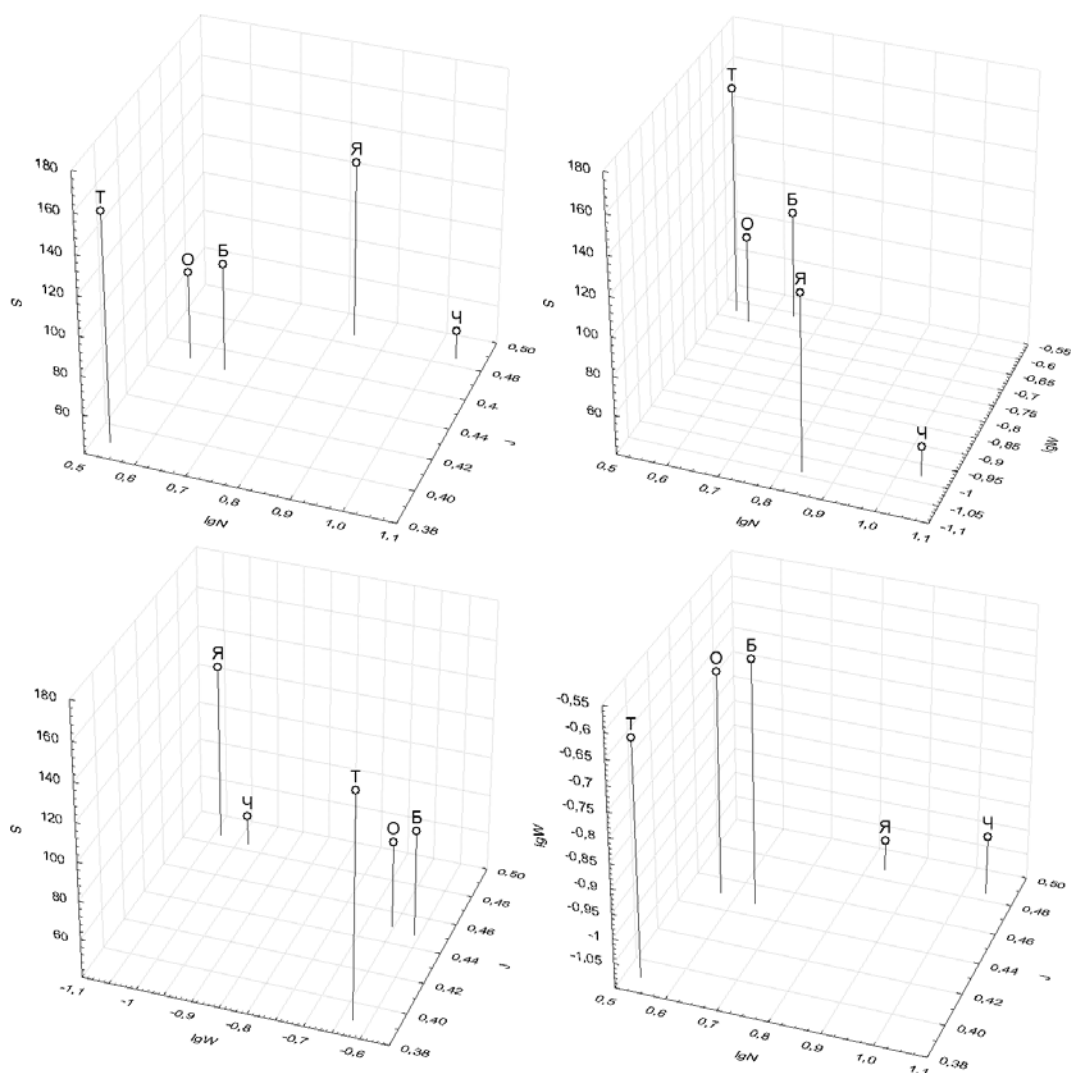


Рис. 7. Сравнительный статус различных водоемов, представленный в виде их взаимного расположения в трехмерных пространствах интегральных характеристик. По осям абсцисс, ординат и аппликат: lgN и lgW — десятичные логарифмы средней плотности населения в единицах численности и средней индивидуальной массы особи; J — показатель равномерности распределения по видам числа особей; S — видовое богатство

Fig. 7. Comparative status of water bodies presented as their mutual arrangement in the three-dimensional space of the integral parameters: lgN or lgW — logarithms of abundance or mean individual weight; J — species evenness; S — species richness

Ранжирование морей по шести интегральным характеристикам зоопланктона

Таблица 3

Table 3

Water bodies ranking by 6 integral parameters of zooplankton

Море	S	J	H	M	N	W
Чукотское	4	(2)	4	1	1	(3)
Берингово	2	4	2	2	3	1
Охотское	(3)	3	(3)	3	4	2
Японское	1	1	1	4	(2)	4

Примечания. Буквами обозначены: S — видовое богатство, J — равномерность распределения особей по видам, H — видовое разнообразие, M — относительная биомасса, N — относительная численность, W — средняя индивидуальная масса особи; цифра — место, которое занимает водоем среди прочих по данной характеристике. В скобки заключены цифры, нарушающие широтные тренды. Пояснения в тексте.

видов по обилию, 3-е по размерам особей, последнее по видовому богатству и разнообразию. *Берингово* море на 1-м месте по средним размерам планктеров, на 2-м по числу видов, разнообразию и плотности, на 3-м по концентрации и на последнем по равномерности видовой структуры. *Охотское* море на 2-м месте по размерам особей, на последнем по их концентрации и на 3-м по всем остальным показателям. *Японское* море занимает 1-е место по видовому богатству, выравненности и разнообразию, 2-е по концентрации особей, но последнее по их средним размерам и, как следствие, — по плотности населения.

Вся рассматриваемая акватория в целом характеризуется (см. рис. 2, 4, 6) наибольшим видовым богатством, поскольку оно включает все виды, встречающиеся в каждом бассейне. Остальные характеристики для нее принимают значения средних (средневзвешенных) по множеству водоемов, входящих в обследованный регион.

При сопоставлении интегральных характеристик планктона с аналогичными характеристиками макрофауны в масштабах четырех водоемов* следует учесть, что они оценивались по выборкам, не полностью совпадающим по районам, глубинам и времени отбора проб. Кроме того, величины *W* у планктона в миллионы раз меньше, зато *M* в тысячи, а *N* в миллиарды раз больше, чем у макрофауны. Для сравнения разнообразия и его компонентов характерны соотношения иного порядка: видовое богатство планктона из-за недоучета редких видов меньше, чем макрофауны, в разы (пелагической в 1,4–4,6, а донной в 4,3–9,6 раза в зависимости от водоема), но из-за большей выравненности видов по обилию разнообразие планктона в большинстве случаев не уступает разнообразию макрофауны, точнее — имеет среднее значение между разнообразием макрофауны пелагиали и дна.

Никаких достоверных положительных корреляций между интегральными характеристиками планктона и макрофауны обнаружить не удалось — даже таких ожидаемых, как связь между показателями обилия планктона и макрофауны. Даже ранжирование морей по плотности или биомассе планктона не совпадает с таковыми ни для пелагической, ни для донной макрофауны, т.е. ее обилие не связано напрямую с удельной кормностью водоема или абсолютной величиной кормовой базы для следующих трофических уровней.

У интегральных характеристик планктона с аналогичными характеристиками донной фауны вообще не оказалось связей, а с характеристиками пелагической макрофауны обнаружилось 5 отрицательных (рис. 8). Три из них означают, что с повышением концентрации планктона в водоеме снижается биоразнообразие и оба его компонента у крупных обитателей пелагиали (рыб, кальмаров, креветок, больших медуз и всего прочего, что ловится в разноглубинные тралы). Две остальные я затрудняюсь интерпретировать.

Еще более странные связи у характеристик планктона и пелагической макрофауны оказались с летней продукцией хищного планктона (рис. 9). При этом никаких достоверных связей у них с летней продукцией нехищного планктона нет. Нет их и с годовой первичной продукцией, продукцией фитопланктона, бактерий, микрозоопланктона. Но самой удивительной оказалась в высшей степени достоверная линейная положительная связь (рис. 10) доли хищников в планктоне (%) со средними размерами обитателей дна (кг/экз.).

Причины и биологический смысл большинства этих связей пока не поддаются рациональной интерпретации.

Заключение

В настоящей статье дана лишь статичная предельно обобщенная сравнительная характеристика водоемов с осреднением данных на максимально возможных пространственно-временных масштабах — 30 лет и почти 7 млн км². На самом деле рас-

* Сведения о макрофауне Чукотского моря пока не опубликованы.

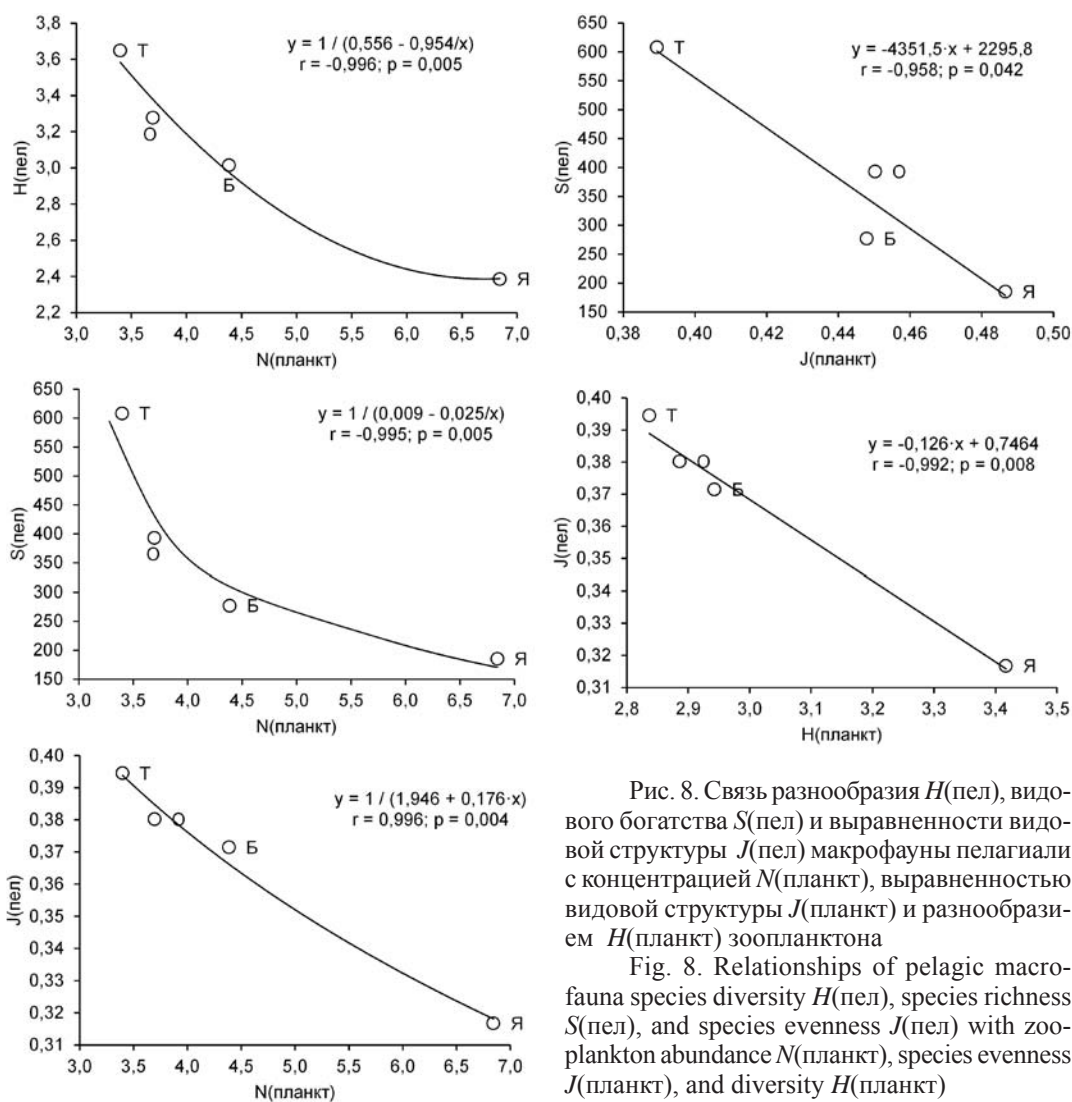


Рис. 8. Связь разнообразия $H(\text{пел})$, видового богатства $S(\text{пел})$ и выравненности видовой структуры $J(\text{пел})$ макрофауны пелагиали с концентрацией $N(\text{планкт})$, выравненностью видовой структуры $J(\text{планкт})$ и разнообразием $H(\text{планкт})$ зоопланктона

Fig. 8. Relationships of pelagic macrofauna species diversity $H(\text{пел})$, species richness $S(\text{пел})$, and species evenness $J(\text{пел})$ with zooplankton abundance $N(\text{планкт})$, species evenness $J(\text{планкт})$, and diversity $H(\text{планкт})$

пределение интегральных характеристик внутри каждого из бассейнов чрезвычайно неравномерно, а рассматриваемый интервал времени охватывает период крупных экосистемных перестроек в биоте этого региона, вызванных глобальными изменениями климато-океанологических и космо-геофизических факторов с начала 1990-х гг. (см. напр.: Shuntov et al., 1993; Шунтов, 1994, 1998; Шунтов и др., 1997, 2007; Шунтов, Темных, 2011).

Многолетние, сезонные и суточные изменения обилия зоопланктона в пространственном масштабе одноградусных трапеций частично рассмотрены в недавно опубликованной статье (Волвенко, 2016), а для больших по площади стандартных районов осреднения информации их можно найти в пяти вышеупомянутых табличных справочниках (Сетной зоопланктон..., в печати, а–д). Детальному анализу ключевых закономерностей пространственной и временной изменчивости интегральных характеристик зоопланктона будут посвящены следующие публикации.

Автор благодарит д.б.н. А.Ф. Волкова и д.б.н. проф. В.П. Шунтова (ТИНРО-центр) за ценные замечания и дополнения, которые были учтены при подготовке рукописи к печати, а также всех планктологов ТИНРО-центра, работавших в 325 рейсах, материалы которых использованы в настоящей статье.

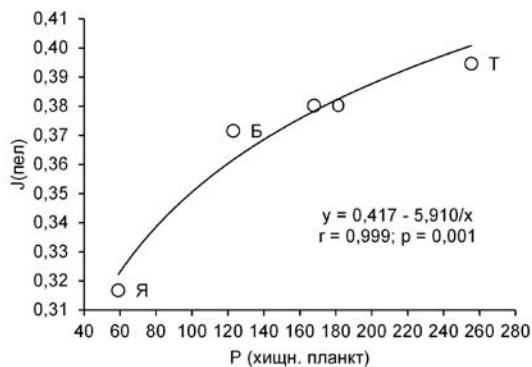
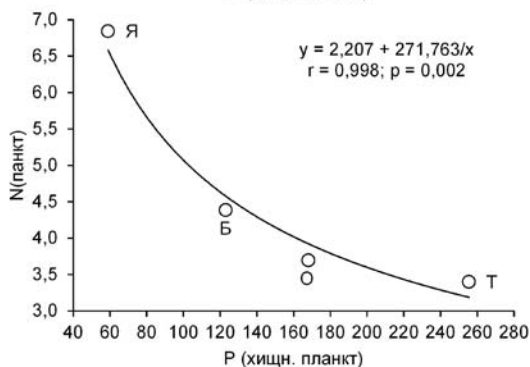
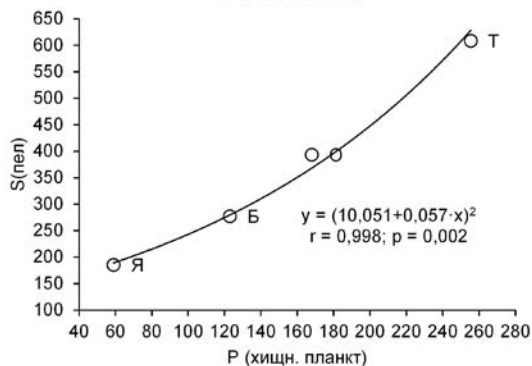
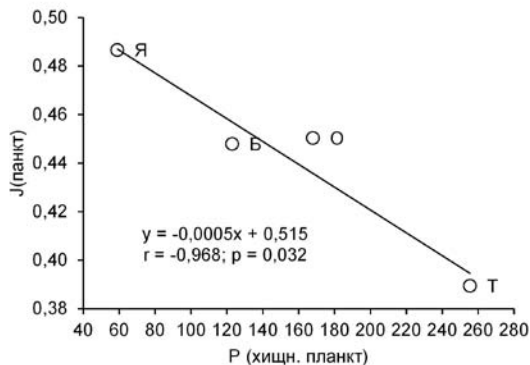
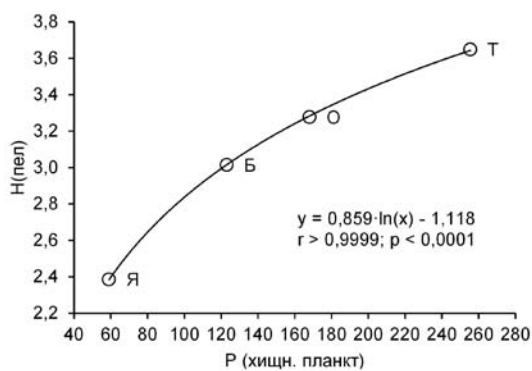
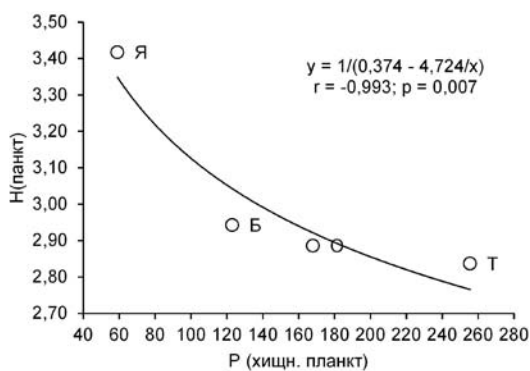


Рис. 9. Статистически достоверные связи различных характеристик планктона и макрофауны с продукцией ($\text{г}/\text{м}^2$) хищного планктона P . Пояснения в тексте

Fig. 9. Statistically significant relationships of certain parameters of zooplankton and macrofauna with production of predatory plankton (P , g/m^2). Legend as for previous figures, other explanations in the text

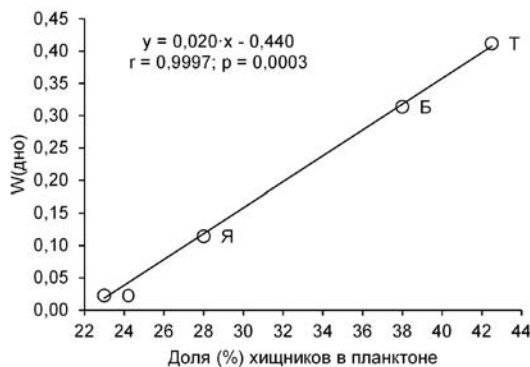


Рис. 10. В высшей степени статистически достоверная линейная связь средней индивидуальной массы особи донной макрофауны с долей хищников в зоопланктоне

Fig. 10. Highly statistically significant linear relationship between mean individual weight of benthic macrofauna and portion of predators in zooplankton

Список литературы

Богоров В.Г. Биологическая продуктивность океана и особенности ее географического распределения // Вопр. геогр. — 1970. — № 84. — С. 80–102.

- Бочаров Л.Н.** Перспективный подход к обеспечению населения продуктами рыболовства // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 3–18.
- Бочаров Л.Н.** Развитие рыбохозяйственной науки на Дальнем Востоке. Задачи и особенности современного этапа // ТИНРО—85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 3–24.
- Волвенко И.В.** Видовое богатство макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 49–87.
- Волвенко И.В.** Видовое разнообразие макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 21–63.
- Волвенко И.В.** Сравнительный статус дальневосточных морей и северо-западной Пацифики по совокупности интегральных характеристик макрофауны пелагиали // Изв. ТИНРО. — 2009а. — Т. 159. — С. 35–42.
- Волвенко И.В.** Выравненность видовой структуры макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики: 1. Равномерность распределения числа особей по видам // Изв. ТИНРО. — 2009б. — Т. 156. — С. 3–26.
- Волвенко И.В.** Информационное обеспечение комплексных исследований водных биоресурсов северо-западной Пацифики. Часть 1. Концепция, предыстория, начало реализации // Тр. ВНИРО. — 2015а. — Т. 156. — С. 38–66.
- Волвенко И.В.** Информационное обеспечение комплексных исследований водных биоресурсов северо-западной Пацифики. Часть 2. Базы данных, базы знаний, автоматизированные рабочие места // Тр. ВНИРО. — 2015б. — Т. 157. — С. 71–99.
- Волвенко И.В.** Информационное обеспечение комплексных исследований водных биоресурсов северо-западной Пацифики. Часть 3. ГИС, атласы, справочники, новые перспективы // Тр. ВНИРО. — 2015в. — Т. 157. — С. 100–126.
- Волвенко И.В.** Первый опыт эксплуатации новой базы данных сетного зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 3–18.
- Волвенко И.В.** Сравнение дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по интегральным характеристикам траловой макрофауны пелагиали и дна // Изв. ТИНРО. — 2014а. — Т. 178. — С. 58–67.
- Волвенко И.В.** Новая база данных донных траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1977–2010 гг. // Изв. ТИНРО. — 2014б. — Т. 177. — С. 3–24.
- Волвенко И.В., Кулик В.В.** Обновленная и дополненная база данных пелагических траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1979–2009 гг. // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 3–26.
- Волков А.Ф.** Интегральные значения биомассы и запаса зоопланктона в эпипелагиали 71 района севера Тихого океана, включая Берингово и Охотское моря, и схемы распределения массовых видов // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 140–160.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 306–311.
- Гершанович Д.Е., Елизаров А.А., Сапожников В.В.** Биопродуктивность океана : моногр. — М. : Агропромиздат, 1990. — 237 с.
- Дрейпер Н., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ. Т. 1 : моногр. — М. : Финансы и статистика, 1986. — 366 с.
- Дрейпер Н., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ. Т. 2 : моногр. — М. : Финансы и статистика, 1987. — 351 с.
- Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.
- Зенкевич Л.А.** Биология морей СССР : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 740 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.** Морская биогеография : моногр. — М. : Наука, 2000. — 176 с.
- Лукин Е.И.** Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1940. — 311 с.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция : моногр. — М. : Мир, 1968. — 597 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных. Анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 290 с.
- Моисеев П.А.** Биологические ресурсы Мирового океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1969. — 338 с.
- Одум Ю.** Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1–2. — 704 с.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : моногр. — М. : Наука, 1982. — 287 с.

- Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море** / А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 31 с.
- Сетной зоопланктон залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1988–2013** / Н.Т. Долганова, И.В. Волвенко ; под. ред. В.П. Шунтова, Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр (в печати, а).
- Сетной зоопланктон западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1986–2013** / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под. ред. В.П. Шунтова, Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр (в печати, б).
- Сетной зоопланктон Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2013** / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под. ред. В.П. Шунтова, Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр (в печати, в).
- Сетной зоопланктон северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1985–2013** / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под. ред. В.П. Шунтова, Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр (в печати, г).
- Сетной зоопланктон северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1985–2013** / Н.Т. Долганова, И.В. Волвенко ; под. ред. В.П. Шунтова, Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр (в печати, д).
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.
- Шунтов В.П.** Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // Вестн. ДВО РАН. — 1994. — № 2. — С. 59–66.
- Шунтов В.П.** Перестройки в пелагических экосистемах Охотского моря — реальный факт // Рыб. хоз-во. — 1998. — № 1. — С. 25–27.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Сравнительный анализ обилия макрофауны пелагиали и бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 2. — С. 133–147.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др.** Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в дальневосточной российской экономической зоне // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С.** Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 3–15.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 49–64.
- Allen A.P., Gillooly J.F.** Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale // Ecology Letters. — 2006. — Vol. 9, № 8. — P. 947–954.
- Angilletta M.J., Dunham A.E.** The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general // Am. Nat. — 2003. — Vol. 162, № 3. — P. 332–342.
- Arrhenius O.** Species and area // J. Ecol. — 1921. — Vol. 9, № 1. — P. 95–99.
- Atkinson D.** Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? // Adv. Ecol. Res. — 1994. — Vol. 25. — P. 1–58.
- Barrantes G., Sandoval L.** Conceptual and statistical problems associated with the use of diversity indices in ecology // Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.). — 2009. — Vol. 57, № 3. — P. 451–460.
- Bergmann C.** Über die Verhältnisse der Warmeökonomie der Tiere zu ihrer Grosse // Gott. Stud. — 1847. — Vol. 1. — P. 595–708.
- Briggs J.C.** Global biogeography. — Amsterdam : Elsevier, 1995. — 452 p.
- Connor E.F., McCoy E.D.** The statistics and biology of the species-area relationship // Am. Nat. — 1979. — Vol. 113, № 6. — P. 791–833.
- Fischer A.G.** Latitudinal variation in organic diversity // Evolution. — 1960. — Vol. 14. — P. 64–81.
- Gleason H.A.** On the relation between species and area // Ecology. — 1922. — Vol. 3, № 2. — P. 158–162.
- Hairston N.G., Allan J.D., Colwell R.K. et al.** The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria // Ecology. — 1968. — Vol. 49, № 6. — P. 1091–1101.
- Hillebrand H.** On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient // Am. Nat. — 2004. — Vol. 163, № 2. — P. 192–211.

- Humboldt A.** Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen. — Tübingen : Cotta, 1808. — 338 p.
- Hurlbert S.H.** The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // Ecology. — 1971. — Vol. 52, № 4. — P. 577–586.
- Jaccard P.** Nouvelles recherches sur la distribution florale // Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat. — 1908. — Vol. 44. — P. 223–270.
- James F.C., Rathbun S.** Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities // The Auk. — 1981. — Vol. 98. — P. 785–800.
- Kricher J.C.** Bird species diversity: the effect of species richness and equitability on the diversity index // Ecology. — 1972. — Vol. 53, № 2. — P. 278–282.
- Lomolino M.V.** The species-area relationship: new challenges for an old pattern // Progress in Physical Geography. — 2001. — Vol. 25, № 1. — P. 1–21.
- Lundholm J.T., Larson D.W.** Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement // Ecography. — 2003. — Vol. 26, № 6. — P. 715–722.
- Ma M.** Plant species diversity of buffer zones in agricultural landscapes: in search of determinants from the local to regional scale : D.Ph. thesis. — Helsinki : Univ. of Helsinki, 2006. — 41 p.
- Mayr E.** Geographic character gradients and climatic adaptation // Evolution. — 1956. — Vol. 10. — P. 105–108.
- McNaughton S.J.** Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology // Am. Nat. — 1977. — Vol. 111, № 979. — P. 515–525.
- Pianka E.R.** Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts // Am. Nat. — 1966. — Vol. 100, № 910. — P. 33–46.
- Pielou E.C.** The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theor. Biol. — 1966. — Vol. 13. — P. 131–144.
- Preston F.W.** The commonness and rarity of species // Ecology. — 1948. — Vol. 29, № 3. — P. 254–283.
- Rainey P.B., Travisano M.** Adaptive radiation in a heterogeneous environment // Nature. — 1998. — Vol. 394. — P. 69–72.
- Shannon C.E.** A mathematical theory of communication // Bell Syst. Techn. J. — 1948. — Vol. 27. — P. 379–423, 623–656.
- Shuntov V.P., Dulepova E.P., Radchenko V.I., Temnykh O.S.** On the beginning of large reorganizations in communities of plankton and nekton of the Far-Eastern Seas // North. Pac. Mar. Sci. Org. (PICES), Second Annual Meeting : Abstracts. — Seattle, 1993. — P. 35.
- Stempniewicz L., Blachowiak-Samolyk K., Weslawski J.M.** Impact of climate change on zooplankton communities, seabird populations and arctic terrestrial ecosystem — a scenario // Deep-Sea Res. Part II. — 2007. — Vol. 54. — P. 2934–2945.
- Tittensor D.P., Mora C., Jetz W. et al.** Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa // Nature. — 2010. — Vol. 466. — P. 1098–1103.
- Tjorve E.** Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models // Journ. of Biogeography. — 2003. — Vol. 30. — P. 827–835.
- Tramer E.J.** Bird species diversity: components of Shannon's formula // Ecology. — 1969. — Vol. 50, № 5. — P. 927–929.
- Volvenko I.V.** Extremal principles and goal functions of biocenotic systems // Biophysics. — 2012. — Vol. 57, № 3. — P. 350–362.
- Volvenko I.V.** The comparative statuses of the Far Eastern seas and the northwestern Pacific Ocean based on the range of integral characteristics of pelagic and bottom trawl macrofauna // Journ. of Asia-Pacific Biodiversity. — 2015. — Vol. 8. — P. 31–37.
- Volvenko I.V.** The new large database of the Russian bottom trawl surveys in the Far Eastern Seas and the North Pacific Ocean in 1977–2010 // Intern. Journ. of Environmental Monitoring and Analysis. — 2014. — Vol. 2, № 6. — P. 302–312.
- Wallace A.R.** Tropical Nature, and Other Essays. — L. ; N.Y. : Macmillan, 1878. — 356 p.
- Watson H.C.** Remarks on the geographical distribution of British plants; chiefly in connection with latitude, elevation, and climate. — L. : Longmans, 1835. — 288 p.
- Wilsey B., Stirling G.** Species richness and evenness respond in a different manner to propagule density in developing prairie microcosm communities // Plant Ecol. — 2007. — Vol. 190. — P. 259–273.
- Wilsey B.J., Chalcraft D.R., Bowles C.M., Willig M.R.** Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity // Ecology. — 2005. — Vol. 86, № 5. — P. 1178–1184.
- Wilsey B.J., Potvin C.** Biodiversity and ecosystem functioning: the importance of species evenness in an old field // Ecology. — 2000. — Vol. 81, № 4. — P. 887–892.

Поступила в редакцию 6.10.16 г.

Принята в печать 27.01.17 г.