**Известия ТИНРО**

**2014** **Том 178**

*УДК 591.9(265.5)*

**И.В. Волвенко***

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

# СРАВНЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА ПО ИНТЕГРАЛЬНЫМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ ТРАЛОВОЙ МАКРОФАУНЫ ПЕЛАГИАЛИ И ДНА

По результатам многолетних широкомасштабных пелагических и донных траловых съемок, выполненных ТИНРО-центром в 1977–2010 гг., дается сравнение пелагиали и бентали Берингова, Охотского и Японского морей (в основном в пределах российской ИЭЗ) и сопредельной части Тихого океана по плотности населения макрофауны, ее видовому богатству и разнообразию, выравненности видов по обилию и средней индивидуальной массе особей.

**Ключевые слова:** сравнение водоемов, северо-западная Пацифика, пелагиаль, бенталь, макрофауна, обилие, видовое богатство, выравненность видовой структуры, разнообразие, размеры животных.

**Volvenko I.V.** Comparison of the Far-Eastern Seas and North-West Pacific by integral characteristics of pelagic and benthic trawled macrofauna // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 178. — P. 58–67.

The Bering Sea, Okhotsk Sea, Japan/East Sea and adjacent waters of the Pacific Ocean (mainly within EEZ of Russia) are compared by abundance of pelagic and benthic macrofauna, its species richness, evenness, diversity, and mean weight of animals using the data of long-term large-scale pelagic and bottom trawl surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in 1977–2010.

**Key words:** Far-Eastern Seas, North-West Pacific, pelagic macrofauna, benthic macrofauna, fish abundance, species richness, evenness, diversity, size of animals.

## Введение

Как следует из названия, *объект* настоящей статьи — *макрофауна* (совокупность животных с размерами тела ≥ 1 см) северо-западной Пацифики. Однако в соответствии с доступными мне данными более или менее полная информация здесь будет представлена не по всей северо-западной четверти Тихого океана, а только по российской ИЭЗ с прилежащими нейтральными водами и части экономических зон Японии и КНДР, где работы с участием российских ученых проводились по межправительственным соглашениям (рис. 1). Это в основном субарктические океанические воды, северо-западная треть Японского моря, западная часть Берингова моря (тоже около 1/3 площади водоема) и т.д., однако для краткости в данной статье это *Тихий океан* (или просто *океан*), *Японское море*, *Охотское море*, *Берингово море* и *северо-западная Пацифика*

* *Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: volvenko@tinro.ru.*

*Volvenko Igor V., D.Sc., head of laboratory, e-mail: volvenko@tinro.ru.*

(или *весь регион*). Еще одно предварительное уточнение связано со способом сбора исходных данных: *макрофауной пелагиали* в настоящей статье называется то, что попадает при пелагических тралениях в разноглубинный трал с мелкоячейной вставкой из 10–12-миллиметровой дели, вшитой в его кутец на протяжении последних 12–15 м, а *макрофауной бентали, или дна,* — животные, оказывающиеся в уловах донных тралов, также оснащенных мелкоячейной вставкой (табл. 1).

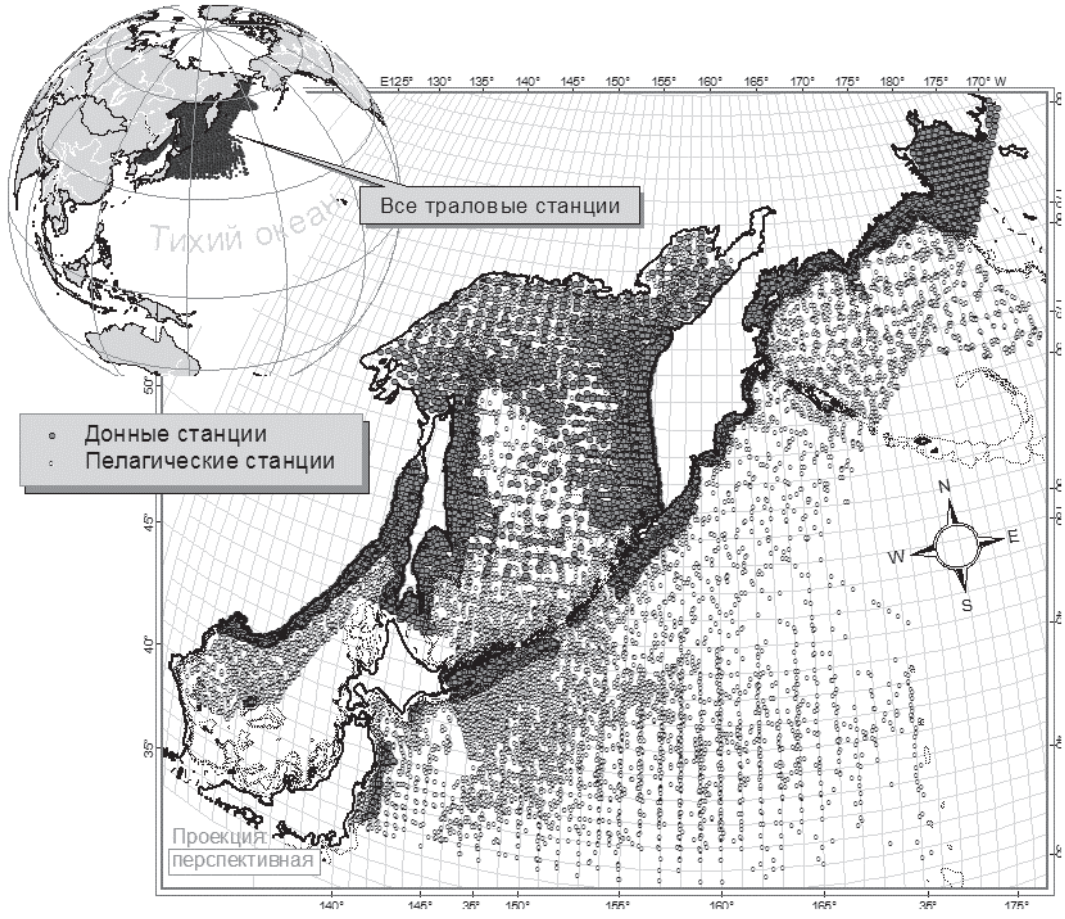


Рис. 1. Расположение траловых станций на обследованных акваториях четырех водоемов, для которых вычислялись интегральные характеристики макрофауны

Fig. 1. Location of trawl stations in four water bodies where integral characteristics of macrofauna are calculated

*Предметом* сравнения выступают 6 эмерджентных интегральных свойств макрофауны, характеризующих ее в целом:

1 и 2 — суммарные численность $N$ (экз./км$^2$) и биомасса $M$ (кг/км$^2$) всех особей — *показатели обилия*, плотности населения, отражающие потенциальный запас воспроизводимых биологических ресурсов, продуктивность той экосистемы, которая обеспечивает их воспроизводство, а также интенсивность биогеохимического круговорота и реализованную экологическую емкость среды на том участке, где эта система располагается;

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

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

5 — *выравненность видовых обилий* по Пайлоу (Pielou, 1966) $J$ (доля ед.) — показатель равномерности распределения особей по видам, синоним «полидоминантности»

Таблица 1

Состав исследуемой макрофауны (в скобках число видов)

Table 1

Species composition of macrofauna, number of species (in brackets)

| Биотопическая группировка | Экологические формы | Таксономические группы | |
|---|---|---|---|
| Население пелагиали (825) | Нектон (790) | Рыбы и круглоротые (677) | Позвоночные (677) |
| | | Головоногие (75) | Беспозвоночные (148) |
| | | Креветки и шримсы (38) | |
| | Макропланктон (35) | Медузы и гребневики (27) | |
| | | Прочие (8) | |
| Население бентали (1306) | Нектобентос (819) | Рыбы и круглоротые (693) | Позвоночные (693) |
| | | Головоногие (57) | Беспозвоночные (613) |
| | | Креветки и шримсы (69) | |
| | Бентос (468) | Брюхоногие (123) | |
| | | Двустворчатые (71) | |
| | | Крабы (38) | |
| | | Морские ежи (8) | |
| | | Голотурии (14) | |
| | | Прочие (214) | |
| | Макропланктон (19) | Медузы и гребневики (19) | |

*Примечание.* В данной таблице даны нижние пределы видового богатства перечисленных групп гидробионтов, поскольку не все особи идентифицированы до вида. Полные видовые списки опубликованы (Макрофауна …, 2012а–в, 2014а–д).

биоценотических группировок, величина, обратно пропорциональная выраженности доминирования массовых видов над всеми прочими («монодоминантности» или «олигомиксности»), характеристика однородности структуры и сложности организации сообщества;

6 — *видовое разнообразие* по Шеннону (Shannon, 1948) *H* (бит/экз.) — мера неопределенности, неоднозначности принадлежности случайно взятой особи к определенному виду, показатель пригодности той или иной акватории для моно- или, наоборот, многовидового рыболовства.

По шести перечисленным характеристикам макрофауны пелагиали те же самые акватории уже сравнивались между собой 5 лет назад (Волвенко, 2009г; Volvenko, 2009). Для этого были использованы данные 19436 пелагических траловых станций, выполненных в 160 научно-исследовательских экспедициях ТИНРО-центра с 24.12.1979 до 30.11.2005 г. С тех пор к имеющимся в моем распоряжении материалам добавились данные более чем 22 тыс. траловых станций, большая часть из которых — донные. Так появилась возможность проверить и уточнить ранее сделанные сравнения водоемов по макрофауне пелагиали, дополнив их сравнениями по макрофауне бентали, а также сравнением пелагиали с бенталью. Этим определяются *цель* и *задачи* настоящей статьи.

## Материалы и методы

Первичные материалы для расчетов взяты из двух баз данных (Волвенко, Кулик, 2011; Volvenko, Kulik, 2011; Волвенко, 2014), содержащих информацию о макрофауне с 41596 траловых станций, выполненных за 33 года (точнее с 15.06.1977 до 06.09.2010 г.) с участием сотрудников ТИНРО-центра в 305 научно-исследовательских экспедициях, которые проводились для мониторинга состояния экосистем и биоресурсов северо-западной части Тихого океана и сопредельных морей (табл. 2). Ранее эти данные были использованы для подготовки восьми справочников, в табличном виде обобщающих информацию о видовом составе, встречаемости, численности и биомассе макрофауны пелагиали (Макрофауна …, 2012а–в) и бентали (Макрофауна …, 2014а–д) обследованного региона.

Нужно отметить, что работавшие здесь суда могли тралить на глубинах ≤ 2025 м, поэтому донные станции располагаются не столь далеко от береговой линии, как

Таблица 2

Величины выборок, сделанных в пелагиали и у дна (после косой черты)

Table 2

Number of analyzed pelagic/bottom trawlings

| Водоем | Обследованная площадь, тыс. км$^2$ | Число траловых станций, экз. | Число пойманных особей, млн экз. |
|---|---|---|---|
| Берингово море | 886/342 | 3543/4126 | 38,4/6,8 |
| Охотское море | 1486/1368 | 8100/6763 | 63,5/20,6 |
| Японское море | 425/199 | 2343/5395 | 20,4/7,4 |
| Тихий океан | 3116/333 | 8459/2867 | 251,4/11,4 |
| Вся акватория | 5912/2243 | 22445/19151 | 373,7/46,2 |

пелагические, и покрывают значительно меньшую площадь (см. рис. 1, табл. 2). Как следствие: 1) в базах данных отсутствуют материалы по глубоководному траловому нектону, бентосу и нектобентосу; 2) объединение данных пелагических и донных тралений для расчета общих интегральных характеристик макрофауны всей толщи воды некорректно, и по этой причине пелагиаль и бенталь в настоящей статье рассматриваются отдельно друг от друга.

Для удобства сравнения полученные результаты представлены в трех форматах: в двух таблицах — с числовыми значениями интегральных характеристик и с ранжированием водоемов по этим характеристикам, а также в графическом виде. При построении графиков учитывались следующие ранее опубликованные (Волвенко, 2009г; Volvenko, 2009) соображения.

Видовое разнообразие однозначно определяется двумя своими компонентами $H = J \cdot logS$. Также и биомасса может быть выражена простым произведением $M = N \cdot W$. Таким образом, всего четыре оси — $J$, $S$, $N$ и $W$ — требуются для формирования виртуального пространства, где каждый из водоемов может быть представлен точкой, положение которой по отношению к другим аналогичным точкам будет достаточно полно характеризовать его сравнительный статус сразу по шести интегральным характеристикам. Такое представление упрощает и делает наглядной естественную экологическую и/или биогеографическую классификацию водоемов. Формальная сложность состоит лишь в том, что представить сразу все 4 переменные в одном трехмерном пространстве нельзя, а четырех- и более- мерные пространства с трудом воспринимаются нами, обитателями трехмерного мира. Из-за этих ограничений оказывается, что взаимосвязи любых трех переменных можно наглядно изобразить одной объемной фигурой, а все возможные связи четырех — уже только четырьмя. Так $N$, $J$, $S$ и $W$ дают четыре различных сочетания по три: 1) $NJS$, 2) $NWS$, 3) $JWS$, 4) $NJW$. Именно эти 4 трехмерные проекции и представлены на рисунке, предназначенном для визуального сравнения между собой пелагиали и бентали различных бассейнов. При этом на всех проекциях $N$ и $W$ предварительно логарифмированы для удобства отображения переменных с логнормальным частотным распределением.

## Результаты и их обсуждение

Вышеперечисленные формы сравнения между собой различных морей (табл. 3, 4, рис. 2) иллюстрируют следующие характерные для них особенности.

*Пелагиаль Японского моря* отличается от пелагиали прочих морей наибольшими средними размерами особей и самыми низкими значениями всех остальных показателей: плотности населения (по численности и биомассе), видового разнообразия и его компонентов — видового богатства и выравненности видов по обилию. Макрофауна *бентали* этого моря тоже характеризуется минимальной биомассой, но средними значениями размеров, численности особей и видового богатства, а благодаря самой большой выравненности видов по обилию разнообразие придонного населения Японского моря выше, чем прочих морей.

Таблица 3

Интегральные характеристики макрофауны пелагиали и бентали (после косой черты)

Table 3

Integral characteristics of pelagic/benthic macrofauna

| Водоем | Суммарное обилие | | Масса особи | Видовое богатство | Выравненность | Разнообразие |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *N*, тыс. экз./км$^2$ | *M*, т/км$^2$ | *W*, кг/экз. | *S*, видов | *J*, доля ед. | *H*, бит/экз. |
| Берингово море | 562,307/89,745 | 7,874/28,146 | 0,014/0,314 | 277/552 | 0,371/0,389 | 3,014/3,544 |
| Охотское море | 439,312/740,347 | 12,043/16,654 | 0,027/0,022 | 393/820 | 0,380/0,224 | 3,277/2,168 |
| Японское море | 234,650/126,562 | 6,606/14,472 | 0,028/0,114 | 185/593 | 0,317/0,520 | 2,386/4,786 |
| Тихий океан | 213,738/79,971 | 5,771/32,928 | 0,027/0,412 | 608/669 | 0,395/0,344 | 3,649/3,228 |
| Вся акватория | 324,151/488,564 | 7,722/20,633 | 0,024/0,042 | 825/1306 | 0,438/0,251 | 4,248/2,575 |

Таблица 4

Ранжирование водоемов по шести интегральным характеристикам

Table 4

Ranking of water bodies by six integral characteristics

| Место | *N* | | *M* | | *W* | | *S* | | *J* | | *H* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | пел. | бен. | пел. | бен. | пел. | бен. | пел. | бен. | пел. | бен. | пел. | бен. |
| 1 | Б | О | О | Т | Я | Т | Т | О | Т | Я | Т | Я |
| 2 | О | Я | Б | Б | Т≈О | Б | О | Т | О | Б | О | Б |
| 3 | Я | Б | Я | О | О≈Т | Я | Б | Я | Б | Т | Б | Т |
| 4 | Т | Т | Т | Я | Б | О | Я | Б | Я | О | Я | О |

*Примечание:* пел. — пелагиаль, бен. — бенталь, Б — Берингово, О — Охотское, Я — Японское моря, Т — тихоокеанские воды. Обозначения характеристик как в табл. 3.

*В пелагиали Охотского моря* обитают почти столь же крупные гидробионты, как в пелагиали Японского, но численность их значительно больше, а другие показатели — биомасса, видовое богатство, выравненность, разнообразие — имеют максимальные величины среди всех рассматриваемых дальневосточных морей. *Бенталь* Охотского моря отличается от прочих самыми мелкими размерами гидробионтов, и поэтому, несмотря на самую большую численность придонного населения, биомасса его оказывается средней. Также, несмотря на рекордное видовое богатство, видовое разнообразие здесь минимально из-за самой низкой выравненности видов по числу особей.

*Для пелагиали Берингова моря* характерны максимальная численность наиболее мелких особей и средние значения остальных показателей. *Бенталь* этого моря характеризуется наименьшими значениями видового богатства и численности. При этом благодаря самым большим размерам особей их суммарная биомасса оказывается максимальной. Выравненность и видовое разнообразие населения бентали находятся на среднем уровне.

*В пелагиали тихоокеанских вод* обилие макрофауны меньше, чем в морях, но ее видовое богатство, выравненность и разнообразие выше, а средние размеры особей примерно такие же, как в Охотском и Японском морях. *В бентали* океана численность гидробионтов тоже меньше, чем в сопредельных морях. Однако из-за самых больших размеров обитающих здесь особей их суммарная биомасса существенно превышает биомассу других биотопических группировок. Видовое разнообразие и оба его компонента находятся здесь на средних уровнях.

Интегральные характеристики, вычисленные *для макрофауны пелагиали всего рассматриваемого региона в целом*, закономерно отличаются от рассчитанных для отдельных водоемов. Видовое богатство увеличивается, поскольку оно включает все виды, встречающиеся в каждом бассейне. Выравненность видовой структуры также возрастает, потому что максимально усредняются все локальные участки доминирования различных массовых видов. Соответственно увеличивается и видовое разнообразие. Остальные характеристики — численность, биомасса, средняя масса особи — принимают значения средних (средневзвешенных) арифметических по множеству водоемов, входящих в обследованный регион. *В бентали северо-западной Пацифики* наблюдается почти то же, но

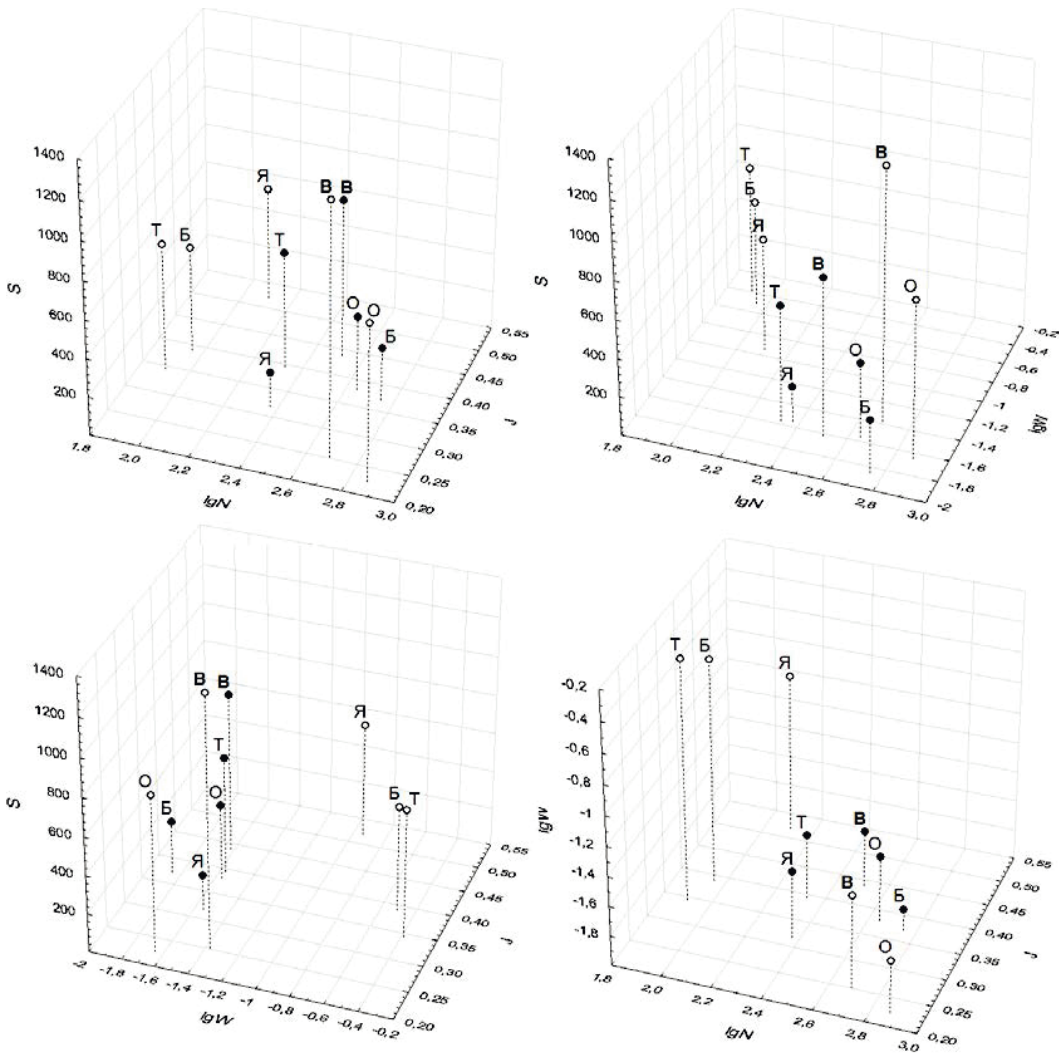


Рис. 2. Сравнительный статус различных водоемов, представленный в виде их взаимного расположения в трехмерных пространствах интегральных характеристик. *Темные точки* соответствуют пелагиали, *светлые* — бентали. Буквами обозначены: *Б* — Берингово, *О* — Охотское, *Я* — Японское моря, *Т* — тихоокеанские воды, *В* — весь обследованный регион. 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. 2. Comparative status of the water bodies macrofauna in three-dimensional spaces of integral characteristics: *Б* — Bering Sea, *O* — Okhotsk Sea, *Я* — Japan Sea, *T* — North-West Pacific, *B* — all surveyed regions. *Dark circles* — pelagic macrofauna, *light circles* — benthic macrofaunal. Axes: abscissa — decimal logarithms of average population density (*lgN*) and average weight of animals (*lgW*), ordinate — evenness index (*J*), applicate — species richness (*S*)

равномерность распределения особей по видам при осреднении данных со всей обследованной акватории не увеличивается. Поэтому не возрастает и видовое разнообразие.

В общем получается, что добавление многочисленных новых данных позволило уточнить ранее опубликованные (Волвенко, 2009г; Volvenko, 2009) значения интегральных характеристик макрофауны пелагиали (табл. 3), но при этом какого-либо изменения статуса различных бассейнов (табл. 4, рис. 2) ни по одному из показателей не произошло. Вместе с тем для бентали неожиданно были получены совершенно иные соотношения: по всем рассмотренным интегральным характеристикам макрофауны бентали водоемы ранжируются в другом порядке.

При сравнении между собой макрофаун пелагиали и бентали (см. табл. 3) прослеживаются следующие закономерности.

Во-первых, численность придонного населения, как правило, меньше, чем пелагического (исключение — Охотское море), но биомасса везде больше. В основном это объясняется более крупными размерами обитателей бентали (исключение то же — Охотское море).

Во-вторых, у дна обитает больше видов, чем в водной толще, но итоговая величина видового разнообразия определяется не видовым богатством, а равномерностью распределения особей по видам: где больше выравненность, там и выше разнообразие. Поэтому в Беринговом и Японском морях придонное население разнообразнее пелагического, а в Охотском море и в океане — наоборот.

Кроме того, расстояния между точками на рис. 2 показывают, что бенталь Охотского моря по соотношению интегральных характеристик оказывается близка к пелагиали этого моря и остальных водоемов, вероятно, из-за относительной мелководности — самой большой площади шельфа. Соответственно макрофауны бентали Японского, Берингова морей и Тихого океана по интегральным характеристикам сходны между собой и существенно отличаются от остальных биотопических группировок. При этом характеристики океанической макрофауны намного ближе к характеристикам макрофауны Берингова, чем Японского моря, по-видимому, оттого что последнее соединяется с океаном слишком мелкими и узкими проливами. Это препятствует транзиту через них обитателей дна и придонного слоя воды.

Теперь обратим внимание на взаимосвязи различных интегральных характеристик. Ранжирование водоемов (табл. 4) по *J* и *H* и в пелагиали, и в бентали, а в пелагиали по *S*, *J* и *H* полностью совпадает, т.е. по этим характеристикам наблюдается 100 %-ная положительная ранговая корреляция. В бентали же *S* с *H* и *N* с *W* коррелируют отрицательно. Парные корреляции Пирсона, в отличие от ранговых корреляций, статистически достоверны только для положительных связей *M* с *W* в бентали ($r = 0{,}952$, $P = 0{,}048$), *H* с *J* в пелагиали ($r = 0{,}974$, $P = 0{,}026$) и бентали ($r = 0{,}999$, $P = 0{,}001$). Две последние корреляции еще раз количественно подтверждают ранее сделанный вывод (см. также: Волвенко, 2007, 2008, 2009а) о том, что в северо-западной Пацифике разнообразие в основном зависит не от видового богатства, а от равномерности распределения особей по видам.

Сопоставление данных из табл. 2 и 3 показало различную для пелагиали и бентали, но во всех случаях статистически значимую положительную зависимость видового богатства от величины выборки (рис. 3). Эта издавна известная (см. напр.: Watson, 1835; Jaccard, 1908; Arrhenius, 1921; Gleason, 1922; Preston, 1948) закономерность означает, что со временем при продолжении мониторинга любые оценки видового богатства обязательно возрастут. Насколько — можно прикинуть, пользуясь многочисленными специальными методами (Суханов, 1991; Bunge, Fitzpatrick, 1993; Colwell, Coddington, 1994; Nichols, Conroy, 1996; Boulinier et al., 1998; Chazdon et al., 1998; Chao, 2005; Colwell, 2013; и мн. др.), дающими, кстати говоря, различные результаты. В данной статье я не привожу оценок потенциального числа видов, которое, возможно, будет обнаружено в каждом из бассейнов северо-западной Пацифики, поскольку решил ограничиться реальными данными фактических наблюдений (табл. 3). Главное то, что данные рис. 3 подтверждают вышесделанные сравнения пелагиали и дна: насколько полно ни были бы видовые списки укомплектованы записями о редких малочисленных видах, при прочих равных условиях видовое богатство бентали всегда будет существенно больше, чем пелагиали.

## Заключение

В заключение необходимо обратиться к монографии, посвященной биологии дальневосточных морей России (Шунтов, 2001), где на с. 540 дано обобщение литературных сведений в виде таблицы, в которой те же бассейны северо-западной Пацифики упорядочены по концентрации биогенов, первичной продукции, биомассам нектона

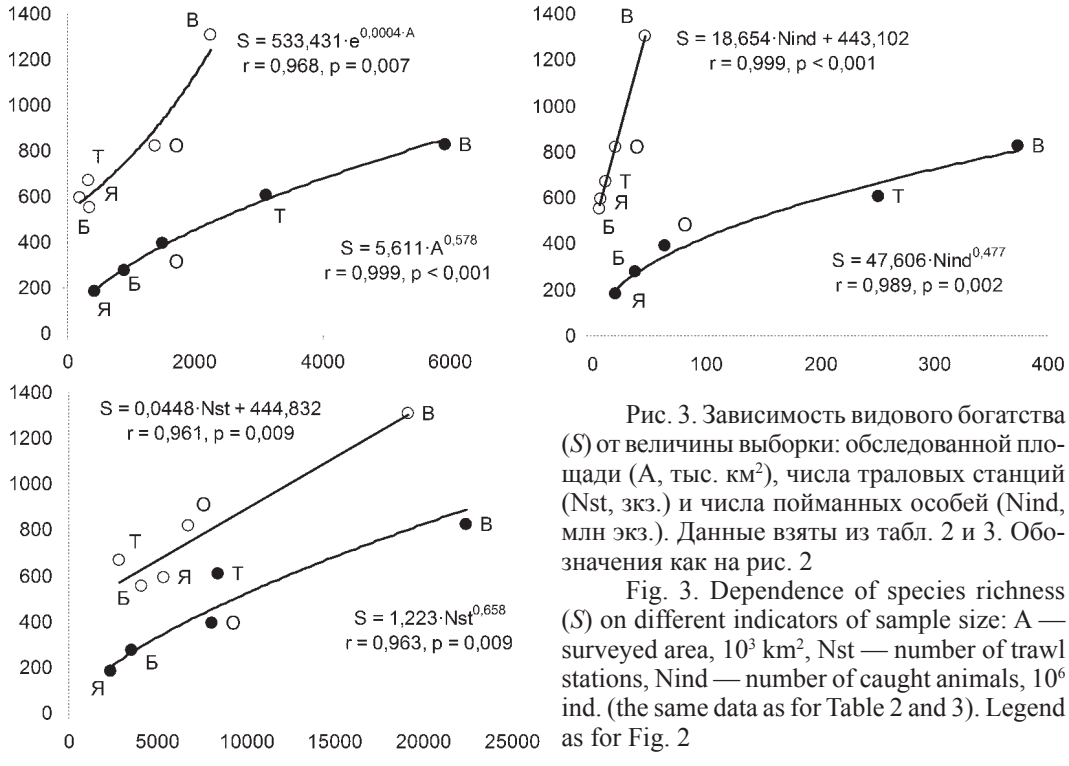


Рис. 3. Зависимость видового богатства (*S*) от величины выборки: обследованной площади (A, тыс. км$^2$), числа траловых станций (Nst, зкз.) и числа пойманных особей (Nind, млн экз.). Данные взяты из табл. 2 и 3. Обозначения как на рис. 2

Fig. 3. Dependence of species richness (*S*) on different indicators of sample size: A — surveyed area, $10^3$ km$^2$, Nst — number of trawl stations, Nind — number of caught animals, $10^6$ ind. (the same data as for Table 2 and 3). Legend as for Fig. 2

(рыб и кальмаров) и дночерпательного бентоса (донных беспозвоночных), но, к сожалению, исходные количественные данные приведены не для всех показателей. В упомянутой таблице по биомассам нектона и бентоса водоемы располагаются в ином порядке. В частности, по обоим этим показателям лидирует Берингово море. Скорее всего, различия объясняются несопоставимостью исходных данных. Сравнения обилия всей макрофауны пелагиали и бентали с обилием нектона, а также обилия придонной траловой макрофауны с обилием дночерпательного бентоса не вполне корректны. Тем более донными траловыми съемками охвачены гораздо меньшие площади, чем дночерпательными, особенно в океане. Замечу также, что в монографии оценки обилия рыб и кальмаров даны для всего Берингова моря, а в настоящей статье — только для его западной части. В монографии данные по пелагиали Японского моря приведены только для 1980-х гг., когда там было очень много минтая и сардины-иваси, а в статье они осреднены вместе с данными следующих десятилетий.

Вместе с тем при сравнении данных таблицы из монографии (Шунтов, 2001, табл. 211) с данными табл. 3–4 обнаруживаются положительные ранговые корреляции численности населения пелагиали с биомассой нектона (при этом парная корреляция Пирсона средней численности с верхним пределом биомассы r = 0,991, P = 0,009) и концентрации биогенов с биомассой населения бентали (количественных данных по биогенам для расчета r и P в таблице у В.П. Шунтова нет). С учетом слабой сопоставимости данных по орудиям лова, районам и срокам эти связи могут рассматриваться как случайные. Однако обе они имеют рациональные интерпретации: большую часть населения пелагиали составляет нектон, и его биомасса прямо пропорциональна численности (Волвенко, 2009б, в); с концентрацией биогенов положительно коррелирует биомасса населения бентали, а не пелагиали, потому что органическое вещество низших трофических уровней (биомасса которого зависит от доступности биогенов) в северо-западной Пацифике далеко не все усваивается обитателями пелагиали, и значительная доля его уходит в детрит, пополняя энергетический резерв экосистемы, доступный только бентосу и нектобентосу (Дулепова, 2002).

Наконец, остается подчеркнуть то, что в настоящей статье дана лишь статичная предельно обобщенная сравнительная характеристика водоемов с осреднением дан-

ных на максимально возможных пространственно-временных масштабах — более 30 лет и тысячи квадратных километров. На самом деле распределение интегральных характеристик внутри каждого из бассейнов чрезвычайно неравномерно. Ключевые закономерности их пространственной изменчивости на акватории северо-западной Пацифики рассмотрены в других публикациях (Волвенко, 2009д; Volvenko, 2012, 2014).

*Автор выражает глубокую признательность д-ру биол. наук профессору В.П. Шунтову (ТИНРО-центр) за обсуждение основных положений этой статьи и ценные замечания, которые были учтены при подготовке ее к печати.*

## Список литературы

**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.** Выравненность видовой структуры макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики: 1. Равномерность распределения числа особей по видам // Изв. ТИНРО. — 2009а. — Т. 156. — С. 3–26.

**Волвенко И.В.** Обилие макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики: 1. Численность // Изв. ТИНРО. — 2009б. — Т. 158. — С. 3–39.

**Волвенко И.В.** Обилие макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики: 2. Биомасса // Изв. ТИНРО. — 2009в. — Т. 158. — С. 40–75.

**Волвенко И.В.** Сравнительный статус дальневосточных морей и северо-западной Пацифики по совокупности интегральных характеристик макрофауны пелагиали // Изв. ТИНРО. — 2009г. — Т. 159. — С. 35–42.

**Волвенко И.В.** Общие принципы пространственно-временной изменчивости интегральных характеристик макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2009д. — Т. 159. — С. 43–69.

**Волвенко И.В.** Новая база данных донных траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1977–2010 гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — 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.

**Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.

**Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 307 с.

**Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — 803 с.

**Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014в. — 1052 с.

**Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2008** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 554 с.

**Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014д. — 748 с.

**Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012а. — 479 с.

**Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012б. — 800 с.

**Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012в. — 616 с.

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

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

**Arrhenius O.** Species and area // J. Ecol. — 1921. — Vol. 9, № 1. — P. 95–99.

**Boulinier T., Nichols J.D., Sauer J.E., Pollock K.H.** Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability // Ecology. — 1998. — Vol. 79. — P. 1018–1028.

**Bunge J., Fitzpatrick M.** Estimating the number of species; a review // J. Am. Statist. Assoc. — 1993. — Vol. 88, № 421. — P. 364–373.

**Chao A.** Species richness estimation and applications // Encyclopedia of Statistical Sciences. — N.Y. : Wiley, 2005. — Vol. 12. — P. 7907–79016.

**Chazdon R.L., Colwell R.K., Denslow J.S., Guariguata M.R.** Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica // Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies. — Paris : Parthenon Publishing, 1998. — P. 285–309.

**Colwell R.K.** EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide) // http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates. — 2013.

**Colwell R.K., Coddington J.A.** Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation // Philosophical Trans. Royal Society of London. — 1994. — Vol. B, № 345. — P. 101–118.

**Gleason H.A.** On the relation between species and area // Ecology. — 1922. — Vol. 3, № 2. — P. 158–162.

**Jaccard P.** Nouvelles recherches sur la distribution florale // Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat. — 1908. — Vol. 44. — P. 223.

**Nichols J.D., Conroy M.J.** Estimation of species richness // Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals. — Wash. : Smithsonian Institution Press, 1996. — P. 226–234.

**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.

**Shannon C.E.** A mathematical theory of communication // Bell Syst. Techn. J. — 1948. — Vol. 27. — P. 379–423, 623–656.

**Volvenko I.V.** General patterns of spatial distribution of the integral characteristics of benthic macrofauna of the northwestern Pacific and biological structure of ocean // Open Journal of Ecology. — 2014. — Vol. 4, № 4. — P. 196–213.

**Volvenko I.V.** General Patterns of Spatial-temporary Distribution of the Integral Characteristics of Pelagic Macrofauna of the North-Western Pacific and Biological Structure of Ocean // Journal of Earth Science and Engineering. — 2012. — Vol. 2, № 1. — P. 1–14.

**Volvenko I.V.** The comparative statuses of Far Eastern Seas and the Northwestern Pacific based on the range of integral characteristics of pelagic macrofauna // Russian Journal of Marine Biology. — 2009. — Vol. 35, № 7. — P. 515–520.

**Volvenko I.V., Kulik V.V.** Updated and extended database of the pelagic trawl surveys in the Far Eastern Seas and North Pacific Ocean in 1979–2009 // Russian Journal of Marine Biology. — 2011. — Vol. 37, № 7. — P. 513–532.

**Watson H.C.** Remarks on the geographical distribution of British plants; chiefly in connection with latitude, elevation, and climate. — L. : Longmans, 1835. — 288 p.

*Поступила в редакцию 17.04.14 г.*