

Научная статья

УДК 597.5(265.5)

DOI: 0.26428/1606-9919-2022-202-268-282

EDN: AOINEJ

ЗНАЧИМОСТЬ ВИДОВ РЫБ В ДОННЫХ И ПРИДОННЫХ БИОТОПАХ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И ТИХООКЕАНСКИХ ВОД РОССИИ

О.А. Иванов, В.П. Шунтов*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. По данным донных траловых съемок ТИНРО, выполненных в 1977–2010 гг., впервые обсуждается значимость видов рыб в ихтиоценах бентали (до глубины 2000 м) российских вод дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана. За меру доминирования был выбран обратный индекс Симпсона (индекс полидоминантности), а при сравнительном анализе структуры доминирования ихтиоценов регионов использовался индекс сходства Сёренсена-Чекановского. Анализ значимости видов в видовой структуре ихтиоценов проведен по списку первых 20 видов, ранжированных по биомассе. На их долю приходится в среднем по всем регионам существенная часть от биомассы всех демерсальных рыб: для шельфа — 94,9 %, для свала глубин — 95,8 %. Резюмируется, что ихтиоцены донных и придонных биотопов (0–2000 м) российских вод дальневосточных морей представляют собой слабовыравненные по обилию видов сообщества с яркой выраженностью доминирования 2–4 видов. Значимость видов в структуре ихтиоценов шельфа сводится к повсеместному доминированию минтая *Theragra chalcogramma*, а в роли субдоминантов в зависимости от региона выступают тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, треска *Gadus macrocephalus*, северный *Pleurogrammus monopterygius* и южный *Pleurogrammus azonus* одноперые терпуги. На свале глубин повсеместное доминирование минтая нарушается малоглазым макрурусом *Albatrossia pectoralis* в Беринговом море, а в группу субдоминантов по всем регионам входят черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuiurae*, пепельный макрурус *Coryphaenoides cinereus*, тихоокеанская сельдь, тихоокеанская полярная акула *Somniosus pacificus*, колючая камбала *Acanthopsetta nadeshnyi* и малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri*. Приводятся графики сходства исследуемых акваторий (Охотское, Берингово и Японское моря, тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов) по видовому составу и структуре доминирующих видов ихтиоценов по обобщенным данным, отдельно для шельфа и свала глубин.

Ключевые слова: значимость, доминант, субдоминант, субординант, бенталь, шельф, свал глубин, дальневосточные моря России, сопредельные воды Тихого океана, индекс полидоминантности, индекс сходства Сёренсена-Чекановского

Для цитирования: Иванов О.А., Шунтов В.П. Значимость видов рыб в донных и придонных биотопах дальневосточных морей и тихоокеанских вод России // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 268–282. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-268-282. EDN: AOINEJ.

* Иванов Олег Альбертович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, oleg.ivanov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-3868-6952; Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, izvestiya@tinro-center.ru, ORCID 0000-0001-8542-8484.

Importance of fish species in the bottom and near-bottom biotopes of the Far-Eastern Seas and Pacific waters of Russia

Oleg A. Ivanov*, Vyacheslav P. Shuntov**

*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* D.Biol., principal researcher, oleg.ivanov@tinro-center.ru

** D.Biol., professor, principal researcher, izvestiya@tinro-center.ru

Abstract. Importance of fish species in the benthic ichthyocoenoses (up to depths of 2000 m) is discussed for the Russian waters in the Far-Eastern Seas and adjacent North-West Pacific on the data of bottom trawl surveys conducted by Pacific Fish. Res. Inst. (TINRO) in 1977–2010. The inverse Simpson index (or polydominance index) was chosen as a measure of dominance; Sorensen-Chekanovsky similarity index was used for comparative analysis of the dominance structure in ichthyocoenoses. The importance is determined for the top 20 species ranked by biomass (94.9 % of the total biomass of all demersal fish on the shelf and 95.8 % — at the continental slope, on average). Poor evenness under strong domination of 2–4 species is noted in the fish communities within the range of 0–2000 m. Walleye pollock *Theragra chalcogramma* dominate in all regions whereas the subdominants are pacific herring *Clupea pallasii*, pacific cod *Gadus macrocephalus*, atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius*, or okhotsk atka mackerel *P. azonus*, depending on the region. The pollock domination is interrupted at the continental slope of the Bering Sea, where giant grenadier *Albatrossia pectoralis* dominate. The subdominants at the continental slope of all regions are greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, popeye grenadier *Coryphaenoides cinereus*, pacific herring, pacific sleeper shark *Somniosus pacificus*, scale-eye plaice *Acanthopsetta nadeshnyi*, and blackfin flounder *Glyptocephalus stelleri*. Generalized graphs of the ichthyocoenoses similarity between the studied regions (Okhotsk Sea, Bering Sea, Japan Sea, and Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands) by species structure and composition of the dominant species are presented, separately for the shelf and continental slope.

Keywords: importance, dominant species, subdominant species, subordinat species, bental zone, shelf, continental slope, ichthyocoenosis, Far-Eastern Seas of Russia, North-West Pacific, polydominance index, Sorensen-Chekanovsky similarity index

For citation: Ivanov O.A., Shuntov V.P. Importance of fish species in the bottom and demersal biotopes of the Far-Eastern Seas and Pacific waters of Russia, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 268–282. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-268-282. EDN: AOINEJ.

Введение

Чтобы сделать вывод о многообразии ихтиоценов бентали (или пелагиали) российских вод дальневосточных морей (Берингово, Охотское, Японское и тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов), достаточно обратить внимание на климато-географические особенности этого обширного региона, простирающегося в широтно-меридиональном направлении почти на 5000 км от низкоарктической до субтропической климатической подзоны. Согласно принципу экологического соответствия (структура и расположение сообществ находятся в строгом соответствии со структурой среды обитания [Беклемишев, 1966]) очевидно, что упорядочение и распределение морских сообществ и составляющих их организмов сопряжены с зональными и вертикальными особенностями физико-географических условий биотопов [Парин, 1968; Моисеев, 1986]. Между тем для выявления структурных особенностей ихтиоценов с учетом значимости образующих их видов уже не обойтись без качественных данных о видовом составе (богатстве), показателях обилия и встречаемости. С организацией в ТИНРО экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России с начала 1980-х гг. стало возможным накопление таких качественных данных. С этого времени все морские экспедиции приобрели комплексность: при выполнении учетных траловых съемок производились гидрологические, планктонные, трофологические и бентосные работы, а также велись наблюдения за морскими млекопитающими.

ми и птицами. В обязательном порядке стали идентифицироваться и количественно оцениваться все виды прилова (не только промысловые виды). В итоге накопленный более чем за 30-летний период уникальный и высокорепрезентативный фактический материал по составу и обилию рыб в донных и придонных биотопах позволил нам оценить их значимость в бентали дальневосточных морей России, что и определило цель настоящей работы.

Материалы и методы

Предметная область нашего исследования затрагивает видовую структуру и характер доминирования (значимость) видов в ихтиоценах донных и придонных биотопов российских вод дальневосточных морей. В основе расчетных данных по обилию видов находятся первичные материалы о составе, встречаемости, численности и биомассе траловых уловов рыб на единицу времени траления (1 час) с учетом коэффициентов уловистости. В связи с различиями в составе уловов траловых съёмок, выполненных в разные сезоны и годы (1977–2010), представления о соотношении и обилии видов в ихтиоценах в целом были получены путем их объединения (осреднения). Вся обобщающая информация об этом и методические особенности выполнения траловых работ содержатся в четырех опубликованных справочниках [Макрофауна..., 2014а–г]. Данные в этих справочниках подразделены на подрайоны (48) по батиметрическим зонам (< 50 м, 50–100, 100–200, 200–300, 300–500, 500–700, 700–1000 и 1000–2000 м) с учетом сезонов и периодов лет. На общей обследованной площади в 2243 тыс. км² было выполнено 19151 траление [Волвенко, 2014].

Анализ значимости видов в видовой структуре ихтиоцена в каждом крупном регионе был проведен по списку первых 20 видов, ранжированных по биомассе. Такое ограничение видовых списков при выявлении роли и значимости видов в сообществе с выраженной доминантой одного или нескольких видов оправдано, поскольку влияние редких и малочисленных видов на структуру доминирования несущественно. Впрочем, даже по разным трактовкам понятия доминирующего вида [Баканов, 2005] все эти 20 видов не могут быть отнесены к доминирующим. Они представлены для того, чтобы обозначить фон сопутствующих видов, некоторые из них, по-видимому, могут при определенных условиях изменить свой количественный статус на более значимый.

Степенью участия вида в строении, функционировании и развитии биоценоза определяется его значимость [Осипов, 2021], мерой которой выступают различные индексы доминирования, основанные на показателях видового обилия (численность, биомасса, продуктивность) и встречаемости. Мерой доминирования был выбран обратный индекс Симпсона (индекс полидоминантности (ИП)), слабо зависящий от видового богатства и очень чувствительный к массовым и обычным видам. В качестве вводных данных для сравнительного анализа неоднородности ихтиоценов использовалась квадратная таблица (матрица сходства), каждый элемент которой представляет собой бинарную меру сходства Сёренсена-Чекановского по качественным и количественным признакам [Песенко, 1982; Мэгарран, 1992], а графическое изображение этих результатов осуществлено методом многомерного шкалирования в статистическом пакете программ NCSS 12.

Результаты и их обсуждение

Количественное соотношение видов рыб не только в разных морях, но и в смежных заливах даже при идентичном видовом составе, как правило, различается. Более того, и в каждом конкретном (локальном) районе количественное соотношение видов изменяется по сезонам, годам и периодам лет. Очевидно, что в большей степени это характерно для пелагических видов, особенно флюктуирующих и совершающих протяженные миграции. Но не постоянна также и численность донных и придонных рыб, хотя амплитуда ее динамики, а также протяженность их миграций менее значитель-

ны. При анализе состава, структуры и особенностей функционирования ихтиоценов (впрочем, как и аналогичных группировок других гидробионтов) принято вычленять и рассматривать как самостоятельные пелагические и донно-придонные сообщества. Это правомочно, но недостаточно. Хорошо известно, что пелагические виды в светлое время суток (но не только) опускаются в более глубокие слои (в придонные на шельфе и верхней части свала глубин) и становятся доступными для донных хищников. Ночью, а иногда и в светлое время суток, многие донные рыбы поднимаются в пелагиаль, где питаются пелагическими объектами. Кроме того, у большинства донных и придонных рыб шельфа и свала глубин молодь имеет пелагическую стадию и встречается не только в морях, но и в открытых водах океана. При таком положении вещей в анализе состава ихтиоценов донных и придонных биотопов во всех рассматриваемых районах учитывались и пелагические рыбы.

Региональные особенности структуры доминирования. Общий список ранжированных по биомассе 20 видов рыб донных и придонных биотопов пяти крупномасштабных регионов российских дальневосточных морских вод (Охотское, Берингово, Японское моря, тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов) состоит из 50 видовых названий (табл. 1). Это число составляет примерно 5 % от общего количества (~1000) обитающих в дальневосточных водах России видов рыб [Борец, 2000; Парин, 2004; Парин и др., 2014; Шунтов, 2016] и немногим более 27 % от общего количества видов рыб, отмеченных в наших уловах. При этом на выделенное «ядро сообщества» из 20 видов приходится существенная доля общей биомассы рыб бентали — в среднем по всем регионам 93,6 % (90,7–96,9 %).

Таблица 1

Состав и обилие (тыс. т) ранжированных по биомассе 20 видов рыб в донных и придонных биотопах бентали (0–2000 м) дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана

Table 1

Composition and abundance (10^3 t) for top 20 fish species in the bottom and near-bottom biotopes of the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific (0–2000 m) ranked by biomass

Вид	ОМ	БМ	ТКО	ТК	ЯМ
<i>Theragra chalcogramma</i>	6356,6	2386,8	684,0	685,5	296,8
<i>Clupea pallasii</i>	1507,7	82,2	–	1,8	74,5
<i>Albatrossia pectoralis</i>	716,7	351,7	405,3	65,3	–
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	531,7	37,5	5,5	6,1	–
<i>Gadus macrocephalus</i>	375,3	585,7	90,4	68,8	33,7
<i>Limanda aspera</i>	345,9	–	–	3,3	6,3
<i>Coryphaenoides cinereus</i>	311,6	80,6	68,8	41,7	–
<i>Eleginus gracilis</i>	251,2	63,2	7,7	–	14,2
<i>Ammodytes hexapterus</i>	247,8	–	3,3	–	–
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	210,0	20,3	–	2,8	–
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	196,4	86,3	–	4,6	6,7
<i>Limanda sakhalinensis</i>	172,1	–	–	–	–
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	163,8	55,3	–	3,6	–
<i>Bathyraja parmifera</i>	137,3	17,3	–	3,3	5,5
<i>Pleurogrammus azonus</i>	120,1	–	–	–	55,8
<i>Myoxocephalus jaok</i>	86,4	18,7	–	–	8,3
<i>Bothrocara brunneum</i>	72,9	–	–	–	–
<i>Hemilepidotus papilio</i>	53,5	–	–	–	–
<i>Hippoglossoides robustus</i>	51,7	37,1	–	–	–
<i>Mallotus villosus catervarius</i>	51,5	39,4	–	–	4,1
<i>Somniosus pacificus</i>	–	50,8	–	–	–
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	37,8	–	2,6	–
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	–	30,9	5,2	30,6	–

Вид	ОМ	БМ	ТКО	ТК	ЯМ
<i>Hemilepidotus jordani</i>	—	29,7	—	10,2	—
<i>Boreogadus saida</i>	—	23,5	—	—	—
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	—	21,4	—	—	—
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	—	—	321,7	12,9	—
<i>Platichthys stellatus</i>	—	—	—	8,3	—
<i>Coryphaenoides acrolepis</i>	—	—	14,9	7,7	—
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	—	—	—	4,1	—
<i>Careproctus cypselurus</i>	—	—	—	3,9	—
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	—	—	7,3	3,2	6,9
<i>Sebastes alutus</i>	—	—	21,9	—	—
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	—	—	5,9	—	—
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	—	—	4,8	—	—
<i>Laemonema longipes</i>	—	—	5,3	—	—
<i>Sebastobolus macrochir</i>	—	—	5,8	—	—
<i>Atheresthes evermanni</i>	—	—	3,4	—	—
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	—	—	3,4	—	—
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	—	—	2,9	—	—
<i>Antimora microlepis</i>	—	—	2,8	—	—
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	—	—	—	—	48,6
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	—	—	—	—	29,7
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	—	—	—	—	15,0
<i>Hippoglossoides dubius</i>	—	—	—	—	15,3
<i>Osmerus mordax dentex</i>	—	—	—	—	6,8
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	—	—	—	—	5,5
<i>Enophrys dicerca</i>	—	—	—	—	4,8
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	—	—	—	—	4,6
<i>Stichaeus grigorjewi</i>	—	—	—	—	4,3
Биомасса 20 ранговых видов, тыс. т	11960,2	4056,2	1670,3	970,3	647,4
Биомасса прочих видов, тыс. т	1232,6	399,2	70,1	31,6	53,8
Биомасса всех рыб, тыс. т	13192,8	4455,4	1740,4	1001,9	694,9
Доля 20 ранговых видов, %	90,7	91,0	96,0	96,9	93,2
Площадь дна до глубины 2000 м, тыс. км²	1374,8	337,6	101,2	52,8	127,2
Удельная биомасса 20 видов, т/км²	8,7	12,0	16,5	18,4	5,1
Удельная биомасса всех видов, т/км²	9,6	13,2	17,2	19,0	5,5
Индекс полидоминантности (ИП)	3,25	2,65	3,72	1,84	3,97

Примечание. Здесь и далее: ОМ — Охотское море, БМ — Берингово море, ЯМ — Японское море, ТКО — тихоокеанские воды Курильских островов, ТК — тихоокеанские воды Камчатки. Высокозначимые виды (в соответствии со значением индекса полидоминантности) выделены жирным шрифтом.

В абсолютном выражении по среднесноголетнему максимуму биомассы всех рыб бентали выделяется Охотское море (13192,8 тыс. т), а затем идет Берингово (4455,4 тыс. т). Такой результат обеспечивает не только высокая биопродуктивность этих водоемов [Дулепова, 2002; Шунтов, 2016], но и обширность площадей их дна до глубины 2000 м (табл. 1). Последнее место Японского моря (694,9 тыс. т), занимаемое в ряду регионов, связано с общей пониженной его биопродуктивностью, кроме того, здесь меньше минтая, сельди и нет массовых видов макрурусов. При сравнении удельной биомассы всех рыб ранговый порядок регионов меняется: за тихоокеанскими водами Камчатки (18,98 т/км²) следуют тихоокеанские воды Курильских островов (17,20 т/км²), затем Берингово (13,20 т/км²), Охотское (9,60 т/км²) и Японское моря (5,46 т/км²).

Характер распределения видов по обилию является показателем структуры сообщества. При яркой выраженности доминирования в сообществе одного вида (монодоминантное сообщество) выравненность (равномерное распределение обилия по видам) видовой структуры минимальна (стремится к 1). При равном распределении видов по обилию (гипотетическое сообщество) выравненность максимальна (равна видовому богатству), а доминирование не выражено [Песенко, 1982; Суханов, Иванов, 2009]. Уже при беглом взгляде на структуру доминирования (табл. 1) рыб бентали сразу выделяется лидирующая позиция минтай во всех рассматриваемых крупномасштабных регионах. Строго говоря, его нельзя относить к донным видам, но высокие показатели его биомасс получены по уловам именно донных тралений. Следовательно, он является полноценным представителем биоты донных и придонных биотопов. Комплексы «руководящих видов» доминант + субдоминант совпадают в Охотском и Японском морях (минтай + сельдь), а также в Беринговом море и камчатских водах Тихого океана (минтай + треска). В тихоокеанских водах Курильских островов такой комплекс образуют минтай + малоглазый макурурус.

В табл. 1 представлен результат несложных вычислений индекса полидоминантности, являющегося хорошей мерой структуры доминирования и позволяющего дать простую и содержательную интерпретацию структурной организации сообщества. При условии равнообильности всех видов этот индекс показывает, какое количество видов будет встречено в рассматриваемом сообществе (*«какое число видов присутствует в гипотетической коллекции, где все виды равнообильны, если она имеет такое же разнообразие, как данная коллекция»* [Песенко, 1982, с. 89]). Иными словами, этот показатель дает такую оценку видового многообразия в пробе, как если бы это было просто число встреченных равнообильных видов при данной закономерности распределения обилий в пробе. Минимальное значение индекса полидоминантности (1,84) получено для тихоокеанских вод Камчатки, а максимальное (3,97) — для Японского моря. Во всех случаях эти значения невелики и указывают на то, что в иерархии видовой структуры доминантными можно назвать от 2 до 4 видов (табл. 1). Такой тип сообщества можно классифицировать как переходный от бидоминантного к олигодоминантному. В структуре доминирования ихтиоцены бентали Охотского моря, опираясь на значение индекса полидоминантности, равное 3,25, следует выделить 4 высокозначимых в структурной организации сообщества вида: минтай, сельдь, малоглазый макурурус и черный палтус. В Беринговом море (ИП = 2,65) таковыми будут 3 вида: минтай, треска и малоглазый макурурус; в Японском море (ИП = 3,97) — минтай, сельдь, южный одноперый терпуг и колючая камбала; в тихоокеанских водах Курильских островов (ИП = 3,72) — минтай, малоглазый макурурус, северный одноперый терпуг и треска; в тихоокеанских водах Камчатки (ИП = 1,84) — минтай и треска. Значимость остальных видов в структуре доминирования при благоприятных условиях с изменением их количественного статуса может меняться от субординантов [Жуков, 2007] до субдоминантов, но возможность смены ими доминанта (минтай) маловероятна.

Результаты сравнительного анализа видовой структуры 20 самых высокообильных видов рыб бентали (табл. 1) по регионам представлены в графическом виде на рис. 1, что, несомненно, упрощает восприятие табличного материала. Эти графики построены методом многомерного шкалирования на условной координатной плоскости, где показано взаимное расположение регионов по качественным (попарное сравнение видового состава) и количественным (попарное сравнение видового обилия) признакам. Такое графическое представление данных, выраженное в виде линейного расстояния, наглядно и объективно отражает близость либо удаленность объектов.

Итоги расчетов многомерного шкалирования по видовому составу в структуре доминирования отчетливо демонстрируют (рис. 1, А) близость тихоокеанских вод Камчатки, Берингова и Охотского морей (от 11 до 14 общих видов). От этой компактной группы равноудалены Японское море и тихоокеанские воды Курильских островов.

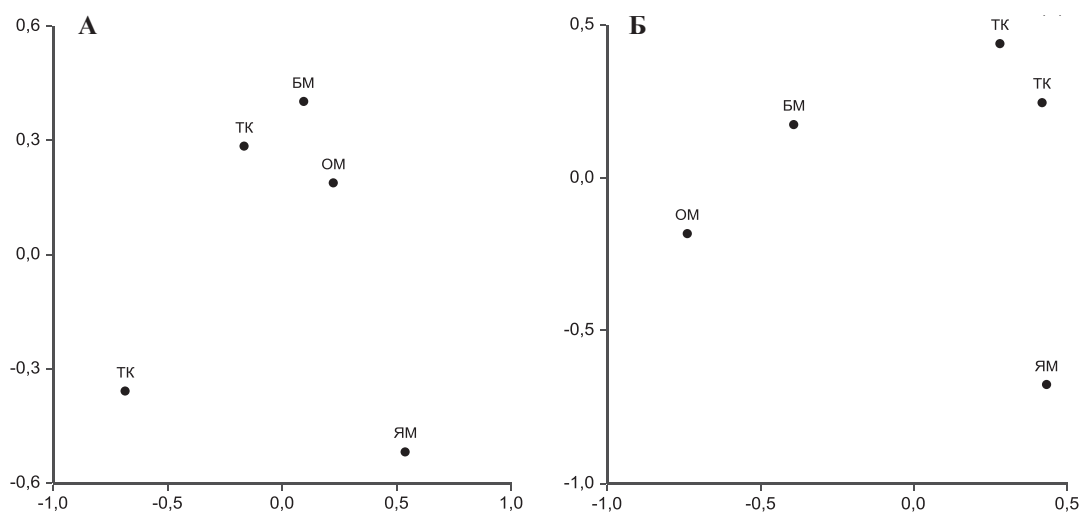


Рис. 1. Взаиморасположение дальневосточных морей (многомерное шкалирование) и сопредельных вод Тихого океана по сходству видового состава (А) и видовой структуры (Б) ядра ихтиоценоза бентали (0–2000 м)

Fig. 1. Diagram of multidimensional scaling for similarity between the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters by species composition (А) and species structure (Б) of the benthal icthyocoenoses (0–2000 m)

На плоскости многомерного шкалирования Японское море и по списку видов, и по их обилию (рис. 1, А и Б) равноудалено от других акваторий, с которыми оно имеет от 4 до 10 общих видов. Его обособленность, кроме как сравнительно невысокой биопродуктивностью, определяется и тем, что здесь очень мало глубоководных видов рыб и заметна доля низкореальных видов (южный одноперый терпуг, колючая, японская, южная палтусовидная камбалы, малорот Стеллера и др.). Последний фактор накладывает свой отпечаток на видовой состав в структуре доминирования и в тихоокеанских водах Курильских островов (особенно в южнокурильском районе), здесь также отмечается небольшое число совпадений по видовому составу (от 6 до 10) с другими регионами.

По количественной оценке сходства видовой структуры (общая биомасса) доминирования рыб бентали (рис. 1, Б) компактную (близкую) группу регионов образуют тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов, что вполне вписывается в геоморфологическую общность бентали этих регионов и в схожую специфичность гидрологических условий, складывающихся в приостровных районах на границе морей с океаном. Равноудалены от этой группы и между собой Охотское и Японское моря. Берингово море занимает промежуточное положение между Охотским морем и выделенной компактной группой акваторий тихоокеанской бентали, но также зримо отделено (не похоже) от Японского моря на плоскости многомерного шкалирования (рис. 1, Б).

Особенности структуры доминирования ихтиоценов шельфа и свала глубин.

По данным уловов донных траловых съемок до глубины 200 м составлен общий список видов рыб, объединяющий первые 20 видов, лидирующих по биомассе в Охотском, Беринговом, Японском морях и в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов (табл. 2). Этот список состоит из 47 наименований, а последовательность колонок в таблице слева направо соответствует рангу региона по среднемноголетней оценке общей биомассы рыб в ихтиоценозах шельфа. Аналогичным образом построена табл. 3, где приведены данные по свалу глубин (200–2000 м), и здесь уже подобный список видов немного богаче — 52.

Таблица 2

Состав и обилие (тыс. т) ранжированных по биомассе 20 видов рыб
в донных и придонных биотопах шельфа (0–200 м) дальневосточных морей России
и сопредельных вод Тихого океана

Table 2

Composition and abundance (10^3 t) of top 20 fish species ranked by biomass in the bottom and demersal biotopes on shelf (0–200 m) of the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific waters

Вид	ОМ	БМ	ТК	ТКО	ЯМ
<i>Theragra chalcogramma</i>	5187,0	2195,5	461,7	146,1	220,9
<i>Clupea pallasii</i>	1382,5	82,2	1,8	–	63,8
<i>Gadus macrocephalus</i>	333,8	535,8	51,0	81,9	23,6
<i>Limanda aspera</i>	321,5	13,3	3,3	–	4,0
<i>Ammodytes hexapterus</i>	247,8	–	–	3,3	–
<i>Eleginus gracilis</i>	245,6	63,2	–	7,7	14,2
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	190,1	84,0	4,6	2,2	5,1
<i>Limanda sakhalinensis</i>	172,2	–	–	–	–
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	159,8	54,7	3,6	–	–
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	134,6	18,7	1,9	–	–
<i>Pleurogrammus azonus</i>	120,1	–	–	1,2	42,6
<i>Myoxocephalus jaok</i>	86,4	17,8	0,9	–	7,5
<i>Hemilepidotus papilio</i>	53,5	14,3	–	–	–
<i>Mallotus villosus catervarius</i>	51,5	39,4	–	–	4,1
<i>Hippoglossoides robustus</i>	42,7	37,1	1,5	–	–
<i>Platichthys stellatus</i>	42,1	–	8,3	–	–
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	38,7	–	–	–	–
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	38,0	29,0	23,4	4,1	–
<i>Hemitripterus villosus</i>	35,8	–	–	–	–
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	35,5	–	3,2	5,4	5,1
<i>Bathyraja parvifera</i>	–	12,5	1,2	–	–
<i>Boreogadus saida</i>	–	23,5	–	–	–
<i>Hemilepidotus jordani</i>	–	29,7	8,1	2,6	–
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	17,8	1,9	–	–
<i>Lycodes raridens</i>	–	14,0	–	–	–
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	–	21,4	–	–	–
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	–	7,7	–	–	–
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	–	–	9,6	272,5	–
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	–	–	3,5	–	–
<i>Lamna ditropis</i>	–	–	0,6	–	–
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	–	–	0,6	2,0	–
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	–	–	0,5	–	–
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	–	–	–	1,8	15,0
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	–	–	–	8,0
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	–	–	7,8
<i>Osmerus dentex</i>	–	–	–	–	6,8
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	–	–	–	–	5,9
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	–	–	–	2,7	5,5
<i>Enophrys diceraus</i>	–	–	–	2,5	4,8
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	–	–	–	1,2	4,6
<i>Stichaeus grigorjewi</i>	–	–	–	1,2	4,3
<i>Gymnocanthus herzensteini</i>	–	–	–	–	3,6
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	–	–	–	4,4	–
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	–	–	–	3,4	–
<i>Podothecus sturioides</i>	–	–	–	2,6	–
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	–	–	–	–	–
<i>Sebastes alutus</i>	–	–	–	1,3	–

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Вид	ОМ	БМ	ТК	ТКО	ЯМ
Биомасса 20 видов, тыс. т	8919,2	3311,6	591,2	550,1	457,2
Прочие виды рыбы, тыс. т	663,8	270,5	10,3	21,4	27,9
Биомасса всех рыб, тыс. т	9583,0	3582,1	601,5	571,5	485,1
Доля 20 ранговых видов, %	93,1	92,4	98,3	96,3	94,3
Площадь дна до глубины 200 м, тыс. км²	614,8	249,2	22,6	31,4	83,3
Удельная биомасса 20 видов, т/км²	14,5	13,3	26,2	17,5	5,5
Удельная биомасса всех видов, т/км²	15,6	14,4	26,6	18,2	5,8
Индекс полидоминантности (ИП)	2,72	2,14	1,61	2,95	3,72

Таблица 3

Состав и обилие (тыс. т) ранжированных по биомассе 20 видов рыб
в донных и придонных биотопах свала глубин (200–2000 м)
дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана

Table 3

Composition and abundance (10³ t) of top 20 fish species ranked by biomass
in the bottom and near-bottom biotopes at the continental slope (200–2000 m)
of the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific waters

Вид	ОМ	ТКО	БМ	ТК	ЯМ
<i>Theragra chalcogramma</i>	1169,6	537,9	191,3	223,8	75,9
<i>Albatrossia pectoralis</i>	716,7	405,3	351,7	65,3	–
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	508,9	5,1	29,8	6,1	–
<i>Coryphaenoides cinereus</i>	311,6	68,8	80,6	41,7	–
<i>Clupea pallasii</i>	126,2	–	–	–	10,7
<i>Bathyraja parvifera</i>	105,9	2,5	4,8	2,1	5,5
<i>Bothrocara brunneum</i>	72,9	–	–	–	–
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	45,4	–	1,3	0,9	–
<i>Coryphaenoides acrolepis</i>	42,5	14,9	–	7,7	–
<i>Gadus macrocephalus</i>	41,5	8,5	49,9	17,8	10,1
<i>Lycodes soldatovi</i>	35,1	–	–	–	–
<i>Laemonema longipes</i>	33,2	5,3	–	–	–
<i>Bothrocara soldatovi</i>	26,3	–	–	–	–
<i>Limanda aspera</i>	24,4	–	–	–	2,3
<i>Lumpenella longirostris</i>	22,0	–	1,4	–	1,1
<i>Bothrocarina microcephala</i>	19,2	–	–	–	–
<i>Antimora microlepis</i>	17,2	2,8	–	1,4	–
<i>Malacocottus zonurus</i>	16,9	1,5	3,0	–	1,1
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	9,5	–	–	3,3	–
<i>Hippoglossoides robustus</i>	9,0	–	–	–	–
<i>Somniosus pacificus</i>	–	–	50,8	–	–
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	–	20,0	0,7	–
<i>Atheresthes evermanni</i>	–	3,4	10,1	0,6	–
<i>Atheresthes stomias</i>	–	–	6,2	–	–
<i>Anoplopoma fimbria</i>	–	–	4,7	–	–
<i>Bathyraja aleutica</i>	–	1,4	4,4	–	–
<i>Sebastes borealis</i>	–	2,1	2,9	1,1	–
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	–	–	2,3	–	1,6
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	–	1,0	1,9	7,2	–
<i>Bathyraja violacea</i>	–	–	1,0	0,6	–
<i>Bathyraja matsubarai</i>	–	–	1,0	–	–
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	–	–	–	–	42,7
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	–	–	–	21,7

Окончание табл. 3
Table 3 finished

Вид	ОМ	ТКО	БМ	ТК	ЯМ
<i>Pleurogrammus azonus</i>	—	—	—	—	13,2
<i>Hippoglossoides dubius</i>	—	—	—	—	7,5
<i>Bothrocara hollandi</i>	—	—	—	—	2,7
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	—	1,9	—	—	1,8
<i>Lycodes tanakae</i>	—	—	—	—	1,4
<i>Triglops scepticus</i>	—	—	—	—	1,3
<i>Lycodes raridens</i>	—	—	—	—	1,1
<i>Dasycottus setiger</i>	—	—	—	—	0,9
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	—	—	—	—	0,9
<i>Myoxocephalus jaok</i>	—	—	—	—	0,8
<i>Careproctus cypselurus</i>	—	—	—	3,9	—
<i>Hemilepidotus jordani</i>	—	—	—	2,1	—
<i>Sebastolobus macrochir</i>	—	5,8	—	1,5	—
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	—	—	—	0,9	—
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	—	—	—	0,6	—
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	—	49,2	—	—	—
<i>Sebastes alutus</i>	—	20,6	—	—	—
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	—	5,9	—	—	—
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	—	0,9	—	—	—
Биомасса первых 20 видов, тыс. т	3354,0	1144,8	819,1	389,3	204,3
Биомасса прочих видов, тыс. т	342,5	24,1	54,2	11,1	5,5
Биомасса всех рыб, тыс. т	3609,8	1168,9	873,3	400,4	209,8
Доля 20 ранговых видов, %	92,9	97,9	93,8	97,2	97,4
Удельная биомасса 20 видов, т/км²	4,4	16,4	9,3	12,9	4,7
Удельная биомасса всех видов, т/км²	4,8	16,8	9,9	13,2	4,8
Площадь, тыс. км²	759,9	69,8	88,4	30,3	43,9
Индекс полидоминантности (ИП)	4,93	2,84	3,87	2,68	4,88

В видовой структуре ихтиоценов шельфа в каждом из регионов на первые 20 видов, ранжированных по биомассе, в среднем приходится доля в 94,9 % (92,4–98,3 %) от общей биомассы всех учтенных видов. В ихтиоценах свала глубин близкая ситуация — 95,8 % (92,9–97,9 %). Максимальное соотношение «шельф/свал» по общей биомассе обитающих там рыб наблюдается в Беринговом море — 4,1 (соотношение площадей — 2,8), затем по убыванию следуют Охотское море — 2,7 (соотношение площадей — 0,8), Японское море — 2,3 (соотношение площадей — 1,9), тихоокеанские воды Камчатки — 1,5 (соотношение площадей — 0,8) и тихоокеанские воды Курильских островов — 0,5 (соотношение площадей — 0,5). В целом по всем исследуемым регионам этот индекс принимает значение 2,4. Именно во столько раз (в среднем) биомасса донных и придонных видов рыб шельфа превышает таковую свала глубин. Исключением являются тихоокеанские воды Курильских островов, здесь ситуация иная: биомасса рыб свала глубин двукратно превышает биомассу рыб шельфа. Неудивительно, что структура доминирования рыб по обобщенным данным (шельф + свал) по сути копирует структуру доминирования рыб шельфа. Так, по всем регионам, за исключением тихоокеанских вод Курильских островов, пары видов доминант + субдоминант не изменились (см. табл. 1 и 2). На шельфе тихоокеанских вод Курильских островов эту пару образуют минтай и северный одноперый терпуг (табл. 2), тогда как по обобщенным данным в роли субдоминанта выступает малоглазый макрурус.

В донных и придонных биотопах свала глубин региональные комплексы видов доминант + субдоминант оказались довольно однообразными, исключая Японское море: везде лишь два вида формировали такую пару — минтай и малоглазый макрурус. И только в Беринговом море роль доминанта принадлежит малоглазому макрурусу, во всех остальных случаях — минтаю. В ихтиоценах свала глубин Японского моря место субдоминанта занимает колючая камбала (см. табл. 3).

В иерархии видовой структуры ихтиоценов шельфа и свала глубин согласно полученным оценкам значений индекса полидоминантности (см. табл. 2 и 3) лишь от 2 до 5 высокозначимых в структурной организации сообщества видов. На шельфе индекс полидоминантности принимает меньшие значения (от 1,61 до 3,72, при среднем 2,63), чем на свале глубин (от 2,68 до 4,93, при среднем значении 3,84), т.е. в ихтиоцене шельфа (по характеру распределения видов по обилию) меньше значимых видов (от 2 до 4), чем в ихтиоцене свала глубин (от 3 до 5), соответственно, меньшая выравненность видовой структуры и более яркая выраженность доминирования отдельных видов.

В видовой структуре ихтиоценов шельфа Охотского моря высокозначимыми видами являются (в ранговом порядке) минтай, сельдь и треска (ИП = 2,72), в Беринговом море — минтай и треска, в Японском море — минтай, сельдь, южный одноперый терпуг и треска (ИП = 3,72), в тихоокеанских водах Курильских островов (ИП = 2,95) — северный одноперый терпуг, минтай и треска, в тихоокеанских водах Камчатки (ИП = 1,61) — минтай и треска. Аналогичный расклад по свалу глубин: Охотское море — минтай, малоглазый макрурус, черный палтус, пепельный макрурус и сельдь (ИП = 4,93), Берингово море — малоглазый макрурус, минтай, пепельный макрурус и тихоокеанская полярная акула (ИП = 3,87), Японское море — минтай, колючая камбала, малорот Стеллера и сельдь (ИП = 4,88), тихоокеанские воды Курильских островов — минтай, малоглазый макрурус и пепельный макрурус (ИП = 2,84), тихоокеанские воды Камчатки — минтай, малоглазый макрурус и пепельный макрурус (ИП = 2,68). Таким образом, в когорту высокозначимых видов на шельфе вошло 5 видов (минтай, сельдь, треска, южный и северный одноперые терпуги), на свале глубин — 8 (минтай, малоглазый макрурус, черный палтус, пепельный макрурус, сельдь, тихоокеанская полярная акула, колючая камбала и малорот Стеллера).

На рис. 2 и 3 показана классификация российских дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана на основе сходства (различия) в иерархии видовой структуры ихтиоценов шельфа и свала глубин. На шельфе по видовому составу на плоскости многомерного шкалирования (рис. 2, А) относительную близость демонстрируют Охотское и Берингово моря (13 общих видов) с равноудаленностью от них остальных регионов. С учетом показателей обилия на шельфе наибольшее сходство видовой структуры демонстрируют тихоокеанские воды Курильских островов и Японское море (рис. 2, Б), более обособленно на плоскости многомерного шкалирования расположились тихоокеанские воды Камчатки, Охотское и Берингово моря. На свале глубин по сходству видового состава доминантов компактную группу на плоскости многомерного шкалирования (см. рис. 3, А) образуют тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов и Берингово море (11–12 общих видов). Минимальное сходство видового состава доминантов наблюдается между Японским морем и тихоокеанскими водами Камчатки и Курильских островов (3 и 5 общих видов). По видовой структуре доминантов ихтиоцена свала глубин (рис. 3, Б) взаиморасположение рассматриваемых крупномасштабных регионов принципиально не изменилось по сравнению с данными по видовому составу.

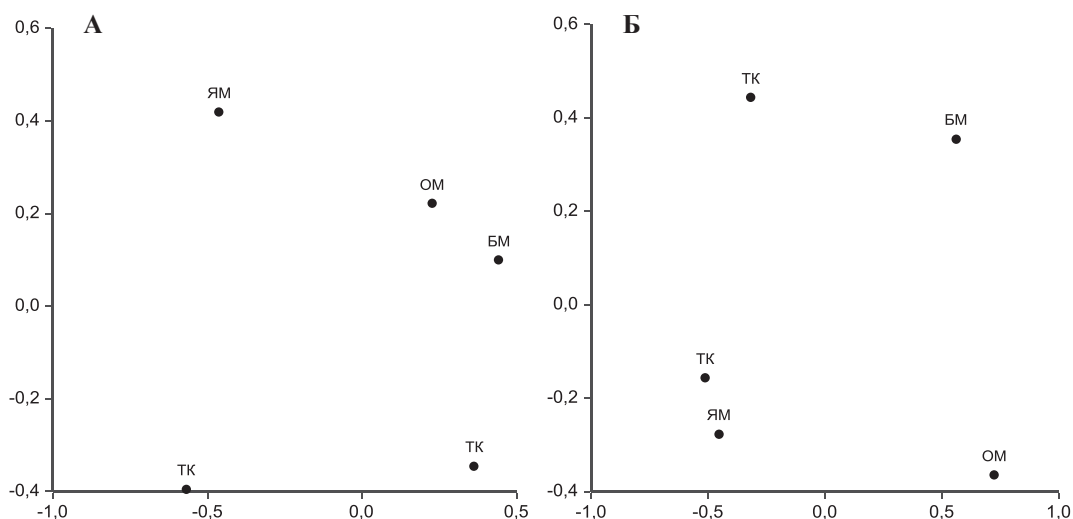


Рис. 2. Взаиморасположение дальневосточных морей (многомерное шкалирование) и сопредельных вод Тихого океана по сходству видового состава (А) и видовой структуры (Б) ядра ихтиоценоза шельфа (0–200 м)

Fig. 2. Diagram of multidimensional scaling for similarity between the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters by species composition (А) and species structure (Б) for the core of shelf ichthyocoenoses (0–200 m)

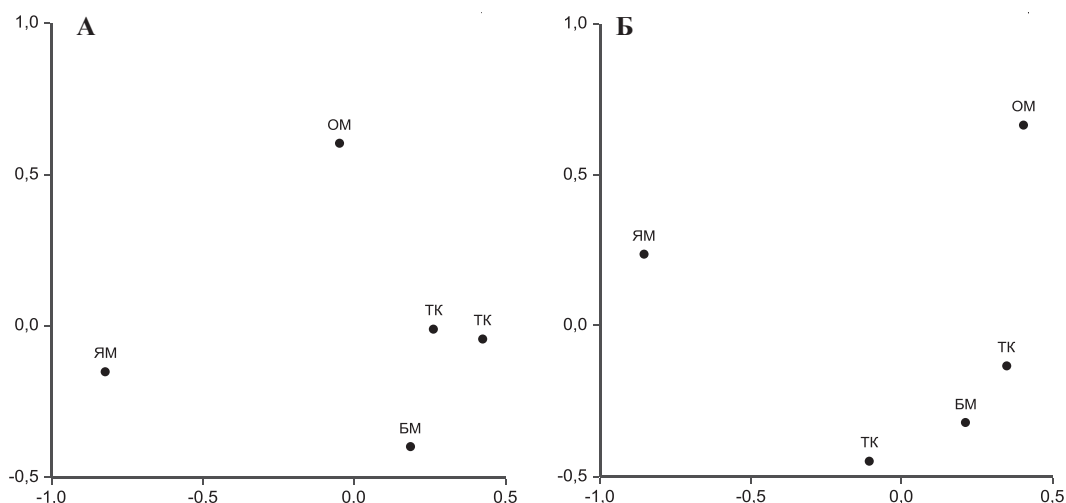


Рис. 3. Взаиморасположение дальневосточных морей (многомерное шкалирование) и сопредельных вод Тихого океана по сходству видового состава (А) и видовой структуры (Б) ядра ихтиоценоза свала глубин (200–2000 м)

Fig. 3. Diagram of multidimensional scaling for similarity between the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters by species composition (А) and species structure (Б) for the core of continental slope ichthyocoenoses (200–2000 m)

Закключение

По данным траловых уловов (1977–2010 гг.) ихтиоцены донных и придонных биотопов (0–2000 м) российских вод дальневосточных морей представляют собой слабовыравненные по обилию видов сообщества с яркой выраженностью доминирования всего нескольких из них. В зависимости от региона высокосзначимыми в структурной организации сообществ бентали до глубины 2000 м отмечены от 2 до 4 видов. В сочетании с региональными особенностями видовой структуры ихтиоценоза общий список таких видов состоит из 7 наименований по рангу значимости: минтай,

сельдь, малоглазый макрурус, треска, черный палтус, северный и южный одноперые терпуги и колючая камбала. Значимость видов в структуре ихтиоценов шельфа сводится к повсеместному доминированию минтая, а в роли субдоминантов выступают сельдь, треска, северный и южный одноперые терпуги. На свале глубин повсеместное доминирование минтая нарушается малоглазым макрурусом в Беринговом море, а весь список высокозначимых видов дополняется черным палтусом, пепельным макрурусом, сельдью, полярной акулой, колючей камбалой и малоротом Стеллера. При определенных условиях (от климато-океанологических до технических: более детальное разбиение материалов — по периодам лет, сезонам, глубинам, подрайонам и пр.) существует вероятность изменения количественного статуса (ранга) субдоминантов вплоть до замены некоторых из них субординантами (из общего списка из 20 видов) с маловероятной возможностью смены ими доминанта (минтай).

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают свою признательность всем сотрудникам ТИНРО, обеспечившим выполнение рейсовых заданий многочисленных донных съемок с 1977 по 2010 г.

The authors express their gratitude to all TINRO employees who ensured completion of the cruise missions for numerous bottom surveys conducted from 1977 to 2010.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки, проведено на бюджетные средства.
The study was funded from the state budget and had no sponsor support.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented. Bibliographic references to all data of other authors used in the work are formatted in accordance with the rules of this publication.

Список литературы

Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии : сб. науч. тр., посвящ. памяти А.И. Баканова / отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. — Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. — С. 37–67.

Беклемишев К.В. Экологические основы биогеографии пелагиали // Экология водных организмов. — М. : Наука, 1966. — С. 14–24.

Борец Л.А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2000. — 192 с.

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. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-177-3-24.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.

Жуков Д.А. Биология поведения: гуморальные механизмы : совр. учеб. — СПб. : Речь, 2007. — 443 с.

Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 803 с.

Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — 1052 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2008 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014в. — 554 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 748 с.

Моисеев П.А. Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов : Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — М. : Наука, 1986. — Т. 27. — С. 3–6.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение : пер. с англ. : моногр. — М. : Мир, 1992. — 181 с.

Осипов С.В. Значимость вида в биоценозе, классе биоценозов, районе: обзор комплексных индексов // Изв. РАН. Сер. биол. — 2021. — № 3. — С. 321–336. DOI: 10.31857/S000-2332-9210-30-103.

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

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

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. — 733 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : моногр. — М. : Наука, 1982. — 287 с.

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

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 2 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — 604 с.

References

Bakanov, A.I., Quantitative assessment of dominance in ecological communities, in *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii* (Quantitative methods of ecology and hydrobiology: collection of articles. scientific. tr., dedicated. in memory of A.I. Bakanova), Rosenberg, G.S., ed., Togliatti: Samar. Nauchn. Tsentr Ros. Akad. Nauk, 2005, pp. 37–67.

Beklemishev, K.V., Ecological foundations of pelagial biogeography, *Ekologiya vodnykh organizmov* (Ecology of Aquatic Organisms), Moscow: Nauka, 1966, pp. 14–24.

Borets, L.A., *Annotirovannyi spisok ryb dal'nevostochnykh morei* (Annotated List of Fishes of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2000.

Volvenko, I.V., New database of bottom trawl stations performed in the Far-Eastern Seas and the North Pacific in 1977–2010, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 3–24. doi 10.26428/1606-9919-2014-177-3-24

Dulepova, E.P., *Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morei* (Comparative Bioproductivity of Macroecosystems in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.

Zhukov, D.A., *Biologiya povedeniya: gumoral'nyye mekhanizmy* (Biology of behavior: humoral mechanisms: modern), St. Petersburg: Rech', 2007.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali zapadnoi chasti Beringova morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of the Western Part of the Bering Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2008* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Pacific: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2008), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1978–2010* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Part of Japan (East) Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1978–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Moiseev, P.A., Biotopic approach to the study of biological resources of the World Ocean, *Biotopicheskaya osnova raspredeleniya morskikh organizmov* (Biotopic basis for the distribution of marine organisms), Moscow: Nauka, 1986, vol. 27, pp. 3–6.

Magurran, A.E., *Ecological Diversity and Its Measurement*, London: Croom Helm, 1988.

Osipov, S.V., The importance of a species in a biocoenosis, a class of biocoenoses, and a region: a review of combined indexes, *Biol. Bull. (Moscow)*, 2021, vol. 48, no. 3, pp. 379–393. doi 10.1134/S1062359021030109

Parin, N.V., Ikhtiofauna of the seas of Russia: biological diversity and fishery potential, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 137, pp. 226–231.

Parin, N.V., *Ikhtiofauna okeanskoi epipelagialy* (Ichthyofauna of the Ocean Epipelagic Zone), Moscow: Nauka, 1968.

Parin, N.V., Evseenko, S.A., and Vasiljeva, E.D., *Ryby morei Rossii: annotirovannyi katalog* (Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue), Moscow: KMK, 2014.

Pesenko, Yu.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies), Moscow: Nauka, 1982.

Sukhanov, V.V. and Ivanov, O.A., *Soobshchestva nektona v severo-zapadnoy chasti Yaponskogo morya* (Communities of nekton in north-western part of the Sea of Japan), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, vol. 2.

Поступила в редакцию 30.03.2022 г.

После доработки 8.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 30.03.2022; approved after reviewing 8.04.2022;
accepted for publication 20.05.2022*