

УДК 574

И.В. Волвенко*

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

**АДАПТИВНАЯ ЗОНА, ПЕТЕРСЕНОВСКИЕ СООБЩЕСТВА,
АРЕАЛ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША.
СООБЩЕНИЕ 1. ОПРЕДЕЛЕНИЯ И СООТНОШЕНИЕ ПОНЯТИЙ**

Дается уточненное определение термина адаптивная зона (АЗ). Показано, что пetersеновские сообщества (ПС) не являются сообществами в полном смысле этого слова. Это просто участки, в пределах которых преобладают одни и те же виды. Орудие лова, используемое при выделении ПС, должно годиться для учета массовых видов. Все они должны быть представлены в списках, независимо от того, являются ли сезонными или постоянными компонентами населения. Для сравнения видовых обилий нужно пользоваться только одним из показателей биомассы или численности. Для выделения и названия нескольких ПС должно использоваться одинаковое число самых массовых видов. Если это число равно 1 и соблюдены перечисленные условия, то этим методом выделяется не что иное, как АЗ видов, которые и являются элементарными ПС. Фундаментальная экологическая ниша (ЭН) вида включает реализованную АЗ, которая в реальном пространстве фактически совпадает с его ареалом (АР). АР находится внутри ЭН, а реализованная АЗ вида — это часть АР. АР (иногда и ЭН) различных видов могут частично или полностью перекрываться, а АЗ — нет. Каждой АЗ соответствует определенный вид, но не каждому виду — АЗ. АЗ имеются у видов наиболее массовых, и размер АЗ может служить одной из простых мер живучести или успешности вида в борьбе за существование, а также доли ресурсов, захваченных им при делении суммарной экологической емкости среды. Внутри АР вида могут находиться от нуля до нескольких АЗ как самого этого, так и других видов. Внутри АЗ вида находятся также части АР других видов, имеющих сходные требования к окружающей среде, которые для него являются пищей, хищниками, паразитами, конкурентами, симбионтами и прочими проявлениями биотических факторов местообитания. Потенциальные АЗ могут находиться и внутри, и за пределами реального АР вида, но только в пределах его фундаментального АР. Они могут быть реализованы при изменении условий среды или преодолении существующих барьеров распространения вида. Превращение потенциальной АЗ в реализованную способно вызвать экологическую катастрофу, если нарушит существующее равновесие и приведет к существенному перераспределению доступных видам долей суммарной экологической емкости среды. Но даже значительные изменения соотношений АР и АЗ видов не вызовут катастрофических последствий там, где экологическая емкость среды не заполнена, плотность упаковки ЭН невелика. Изменения среды обитания, а также онтогенетические, миграционные, сукцессионные и эволюционные процессы вызывают изменения соотношения обилия разных видов. Это ведет к изменчивости их АЗ. Число, размеры, формы, расположение на местности АЗ меняются поступательно как в реальном, так и в геологическом масштабах времени и циклически в соответствии с циркадными, сезонными и многолетними ритмами.

* Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник,
e-mail: oknevlov@gmail.com.

Volvenko Igor V., D.Sc., principal researcher, e-mail: oknevlov@gmail.com.

Ключевые слова: адаптивная зона, петерсеновское сообщество, ареал, экологическая ниша, динамика экосистем.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-3-27.

Volvenko I.V. Adaptive zone, Petersen-type communities, geographical range and ecological niche. Report 1. Definitions and relations of the concepts // Izv. TINRO. — 2018. — Vol. 195. — P. 3–27.

Definition of the term adaptive zone (AZ) is amended. The Petersen-type communities (PC) are not communities in every sense of the word. They are just the areas within which the same species prevail in their abundance. An accounting gear used for identification of PC must be suited for catching of the most abundant species. All dominant species must be represented in the lists, regardless of whether they are seasonal or permanent components of population. Only one factor (either number of individuals or biomass) has to be used for species abundance comparison. For recognition and naming of several PC, the same number of the dominant and subdominant species should be used. Under the abovementioned conditions, if this number is equal to 1 — this method selects nothing more than AZ, which are the elementary PC. The fundamental ecological niche (EN) of a species includes its realized AZ — the real space actually coincides with its geographical range (GR). The GR is situated inside the EN, and the realized AZ is a part of GR. The GR (and sometimes EN) of different species can be partially or fully overlapped, but their AZ cannot be overlapped. Each AZ is compliant with a certain species, but not each species is compliant with AZ. AZ are available to the most dominant species and the size of AZ may serve as one of simple measures of the species capability for survival or success in their struggle for existence, and corresponds to portion of total ecological capacity of the environment used by the species. The interiors of the species GR may contain from zero to several AZ, both of this and other species. The interiors of the species AZ also contain parts of GR of other species having similar requirements to the environment (prey, predators, parasites, competitors, symbionts, and other biotic habitat factors). Potential AZ may be located both inside and outside the real GR of a species, but only within its fundamental GR. The potential AZ can be realized by changing the environmental conditions or passing through existing barriers of distribution. Transformation of potential AZ into a realized one can cause an ecological catastrophe if it breaks the existing balance and leads to significant redistribution of the shares of total ecological capacity available for species. But even significant changes in the ratios of GR and AZ of species will not cause catastrophic consequences in conditions of abundant vital resources, if ecological capacity of the environment is not filled and packing density of EN is low. Changes in the environment, as well as ontogenetic, migratory, succession and evolutionary processes cause changes in ratio of abundance between different species, including mass ones, that leads to variability of their AZ. Number, sizes, shapes, location of the AZ change progressively, both on the actual and geological time scales, and cyclically in accordance with circadian, seasonal and perennial rhythms. Therefore AZ, as well as GR, EN and communities, should be studied in dynamics and in connection with changes in the environment. Definitions of the main terms are presented in a Supplement.

Key words: adaptive zone, Petersen-type community, geographical range of species, ecological niche, dynamics of ecosystems.

«Есть словосочетания, терминологический статус и содержание которых, в силу их внешней простоты и как будто бы очевидности, чаще всего не обсуждаются. Однако как только они становятся объектом ... рефлексии, выясняется, что дать таким словосочетаниям выверенную и строгую дефиницию — дефиницию, которая явила бы исследователю сущность «изученной вещи», как минимум не очень просто».

И.С. Куликова, Д.В. Салмина (2016, с. 20–21).

Введение

Научные термины справедливо считаются инструментами познавательной деятельности человечества. Это наиболее важная часть специальной лексики, поскольку они активно участвуют в производстве, накоплении, синтезе и обобществлении знания

о сущности вещей, явлений, процессов в природе, обществе и мышлении. Удачные термины могут способствовать развитию науки, а неудачные — препятствовать общению и взаимопониманию специалистов, тормозить развитие знаний. Поэтому ученые постоянно уточняют и совершенствуют их в своем стремлении достигнуть точности и однозначности научных высказываний (Гринев-Гриневиц, 2008; Загоровская, Данькова, 2011; <http://nnvashkevich.narod.ru/TEXTS/termin.htm>). Известен целый ряд требований, которым должен соответствовать полноценный термин (см. напр.: Лотте, 1961; Даниленко, 1977; Реформатский, 1986; Буянова, 2002; Шелов, 2003; Суперанская и др., 2007; Гринев-Гриневиц, 2008; Загоровская, Данькова, 2011) — однозначность и независимость от контекста, отсутствие синонимов, дефинитивность (наличие у термина четкого определения, ориентирующего на соответствующее понятие), полнзначность (отражение в значении термина минимального количества признаков, достаточных для идентификации обозначаемого им понятия), мотивированность (семантическая прозрачность, позволяющая составить представление о называемом термином понятии), системность, деривационная способность, краткость, точность, непротиворечивость семантики, благозвучность и мн. др. Но вот парадокс: по мере того как даются все новые определения научным понятиям, значение термина порой становится все более неопределенным и расплывчатым. Иным научным понятиям дана не одна сотня определений (<http://nnvashkevich.narod.ru/TEXTS/termin.htm>).

Упомянутый парадокс в полной мере касается распространенного в литературе термина *адаптивная зона*, пополнившего лексикон биологии относительно недавно (первое упоминание *adaptive zone* — Simpson, 1944). Он состоит из двух слов — существительного и прилагательного. Заметим, что часто употребляемое в обиходе и интуитивно понятное существительное *зона* обычно означает некоторую часть пространства, а относительно редкое прилагательное является производным от другого существительного — *адаптация*. Большинство справочников (см. напр.: Большая советская энциклопедия..., 1969–1978; Биологический энциклопедический словарь..., 1986; Большая российская энциклопедия..., 2004–2014; <http://www.britannica.com>; <https://ru.wikipedia.org>; <http://en.wikipedia.org>) сходятся на том, что *адаптация* (позднелат. *adaptation* — приспособление, прилаживание, от лат. *adapto* — прилаживаю) — это процесс и результат приспособления организмов (а также их частей — клеток, тканей, органов, систем — и совокупностей — популяций, видов и т.д.) к условиям внешней среды, обеспечивающие саму возможность существования этих организмов в данных условиях (определения терминов см. в Приложении). Поэтому логично предположить, что *адаптивная зона* — это *участок пространства, к существованию внутри которого приспособлен данный вид (род, семейство и т.д., в общем случае — любая группа организмов, выделенная по какому-то признаку)*.

О том, что не все так просто, свидетельствуют известные определения адаптивной зоны. Литература и интернет поражают их множеством и разнообразием. При этом в одном источнике иногда дается сразу по нескольку различных определений этого термина (см. Приложение). Оказывается, что адаптивная зона — это *комплекс условий среды* (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 1, с. 217; Северцов, 1990, с. 138), *тип местообитания* (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 10) или *среды обитания* (Большая российская энциклопедия..., 2004–2014, т. 1, с. 211), *область в пространстве ресурсов* (Марков, Наймарк, 1998, с. 22), *тип адаптаций и способов использования ресурсов среды* (Большая российская энциклопедия..., 2004–2014, т. 1, с. 211), *совокупность адаптивных возможностей* (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 10; Большая российская энциклопедия..., 2004–2014, т. 1, с. 211), *зона эволюции* (Северцов, 1990, с. 138), *диапазон фенотипов* (Polly, 2008, p. 167). Вместе с тем обычно не уточняется, чем адаптивная зона отличается от ареала, местообитания или экологической ниши. Например, в русскоязычном варианте Свободной энциклопедии (<https://ru.wikipedia.org>) определения адаптивной зоны нет вообще, а английский сайт (<http://en.wikipedia.org>) при поиске термина «adaptive zone» перенаправляет пользователя на страницу с термином «ecological niche», подразумевая,

что это синонимы. А.В. Марков и Е.Б. Наймарк (1998) прямо пишут, что адаптивная зона — это «сумма ниш всех видов данного таксона». Некоторые авторы заходят еще дальше, например, Ванвален (VanValen, 1971), приравнивая адаптивную зону таксона к его экологической нише, считает эти понятия близкими к понятию «образ жизни» в его повседневном значении. Миттер с соавторами (Mitter et al., 1988) тоже пишут, что адаптивная зона это и есть образ жизни — «adaptive zone (way of life)*».

Вышеприведенный список дефиниций адаптивной зоны можно было бы продолжить. Однако столь (и еще более) экзотические интерпретации словосочетания «адаптивная зона» далее в настоящей статье не рассматриваются, поскольку она призвана не обескуражить читателя чрезвычайной широтой всего спектра известных определений, а наоборот — упростить и конкретизировать понимание этого термина, переведя его из разряда абстрактных понятий в категорию реальных объектов, и повысить его когнитивную насыщенность**, существенно увеличив тем самым его роль для науки и практики.

Для этого предполагается: 1) уточнить определение адаптивной зоны; 2) определить связь/соотношение его со смежными понятиями — ареал, экологическая ниша, петерсеновское сообщество; 3) выявить теоретические следствия получившейся концепции; 4) привести примеры, иллюстрирующие ее практическую пользу, и 5) обозначить перспективы дальнейшего применения. Первым трем задачам посвящен настоящий обзор, последним двум — следующее сообщение (см. Волвенко, в печати).

Определение адаптивной зоны

У автора этого термина Симпсона (Simpson, 1944) в книге «Темпы и формы эволюции» есть глава «Адаптивные зоны», но самого определения адаптивной зоны там нет. По тексту можно догадаться, что автор имеет в виду зоны, внутри которых условия среды требуют определенных адаптаций для выживания и размножения организмов, а мерой адаптированности может быть обилие родившихся и выживших организмов, т.е. их численность и/или биомасса. Он и его последователи также подчеркивают то, что в одной зоне встречаются представители разных, в том числе таксономически далеких друг от друга, групп — видов, родов, семейств и т.д., обладающие сходными требованиями к окружающей среде. Но как понять, кто из них более других приспособлен (адаптирован) к жизни именно на этом участке? По-видимому, именно тот, для которого данные условия настолько благоприятны, что по показателям обилия он здесь опережает все остальные виды.

В русском переводе М.Л. Бельговского и В.В. Хвостовой (Симпсон, 1948, с. 274) рассуждения Симпсона выглядят так: «Одна группа лучше приспособлена к определенным условиям существования, чем другая, если она более успешно справляется с этими условиями. С точки зрения эволюции лучшим критерием подобного успеха служит тот факт, что численность более приспособленной группы увеличивается по сравнению с численностью менее приспособленной. Точно так же возникшее внутри группы физиологическое или структурное изменение можно считать адаптивным, если обладающие им особи оставляют в среднем больше потомства, чем те особи, у

* Сказанное позволяет считать, что «адаптивная зона» в настоящее время даже не термин в полном смысле этого слова, а так называемый терминоид, т.е. специальная лексема, используемая для наименования недостаточно устоявшихся (формирующихся) и неоднозначно понимаемых понятий, не имеющих четких границ, а значит и дефиниций. Терминоиды не имеют таких терминологических свойств, как точность значения, контекстуальная независимость и постоянный устойчивый характер. Обычно они фиксируются в описательных словарях с указанием различных точек зрения на их содержание (Гринев-Гриневич, 2008).

** Это свойство объединяет такие стороны термина, как степень точности существующих дефиниций, степень их полноты, наличие развитой системы знаний (теории), в которую вкладывается значение термина, уровень этого знания по степени его глобальности или специфичности, место этой системы знаний в цепи исторического развития познания (https://superinf.ru/view_helpstud.php?id=4595).

которых это изменение отсутствует. Обычно адаптацию понимают не совсем так, но именно в количестве потомства заключается самая существенная практическая проверка эволюционного значения адаптации... Факты выживания и увеличения количества особей сами по себе не являются адаптацией, и использование их для измерения степени адаптации было бы ошибочным, если бы не была доказана тесная корреляция между этими явлениями и адаптацией».

Таким образом, первоисточник указывает на критерий для выделения конкретных адаптивных зон, позволяет нам уточнить это понятие и принять следующее определение. *Адаптивная зона вида (или таксона более высокого ранга) — это участок (акватория или территория), на котором условия для этого вида (таксона) столь благоприятны, что он по биомассе и/или численности преобладает над всеми прочими.*

Из данного определения сразу ясно, что адаптивная зона представляет собой не весь ареал вида (таксона), только часть его экологической ниши, частный случай петерсеновского сообщества, не является синонимом терминов местообитание и образ жизни. Рассмотрим важные теоретические и практические следствия сделанного уточнения.

Адаптивная зона и петерсеновские сообщества

В результате длительной дискуссии 20–60-х гг. XX в. (см. обзоры: Thorson, 1957; Шварц, 1970; Несис, 1977) в экологии сложились две концепции сообщества (биоценоза).

Сторонники первой успешно развивали идею Мебиуса (Möbius, 1877) — автора определения *биоценоза или биологического сообщества (biocoenosis oder lebensgemeinschaft)* — о взаимозависимости элементов сообщества: «Не все население данного водоема образует биоценоз, а лишь часть форм. Формы, не связанные биоценотическими связями, не входят в биоценоз» (Кашкаров, 1938, с. 405). В итоге определяющую роль связей между организмами в построении сообщества признали большинство исследователей (Clements, 1922 — цит. по: Кузнецов, 1963; Верецагин, 1923; Резвой, 1924; Thienemann, 1925; Карзинкин, 1926, 1927а, б; Фридерикс, 1932; Гептнер, 1936; Кашкаров, 1938; Жадин, 1950; Беклемишев, 1951; Наумов, 1963; Сукачев, 1965; Вольтерра, 1976; Уиттекер, 1980; Рамад, 1981; Миркин, Розенберг, 1983; Ravera, 1984; Underwood, 1986; и мн. др.). Некоторые из них даже утверждали (напр.: Clements, 1905, 1916; Thienemann, 1925; McDougall, 1927; Clements, Shelford, 1939; Emerson, 1939), будто организмы в сообществе ассоциированы столь тесно, что оно в целом может рассматриваться как органическое существо более высокого порядка — супер- или квазиорганизм.

Знаменитый датский гидробиолог Петерсен (Petersen, 1913, 1915, 1918, 1924) понимал сообщества совершенно иначе, чем Мебиус — как статистические единицы, регулярно повторяющиеся группы совместно встречающихся видов, опознаваемые и называемые по «бросающимся в глаза» многочисленным и наиболее характерным видам (*dominant, principal, characteristic, common and attendant species*). Его работы оказали значительное влияние на современников, и термин *«петерсеновские сообщества» (petersen-type communities)* (см. Приложение) прочно вошел в экологическую литературу (Несис, 1977). Патриарх российской гидробиологии С.А. Зернов (1913) также полагал, что постоянная совместная встречаемость видов в содержимом пробоотборника говорит об их принадлежности к одному биоценозу. Оба классика и их последователи были знакомы с работами Мебиуса, но, игнорируя его определение, считали, что биоценоз — это совокупность постоянного населения станции*, независимо от отношений организмов друг с другом или к субстрату: «Биоценоз в сущности есть то, что вытаскивает наша драга» (Филиппев, 1924, с. 6). В фитоценологии анало-

* Первоначальное значение термина станция было сформулировано на III Международном ботаническом конгрессе: «Это территория любого размера, комплекс условий которой допускает существование однородной растительности» (Flauhault, Schroter, 1910 — цит. по: Шварц, 1970, с. 103). Также было дано определение: «Станция — участок морского дна, обладающий сходными жизненными условиями, а потому и существенно сходным населением» (Филиппев, 1924, с. 2).

гичных и даже более радикальных взглядов придерживались сторонники так называемой индивидуалистической концепции, впервые высказанной, по одним сведениям (напр., Несис, 1977; Миркин, Розенберг, 1983) в 1910 г., по другим (напр., Уиттекер, 1980) — в 1924 г. русским геоботаником Л.Г. Раменским и развитой в США Глизоном и другими исследователями (Gleason, 1926, 1939; Curtis, McIntosh, 1951; Whittaker, 1951; Bodenheimer, 1958; Goodall, 1963; McIntosh, 1967). Они считают, что каждый вид распределен в пространстве по-своему, а сообщества — «это просто удобное для человека описание наборов организмов, которые обычно обнаруживаются в одно и то же время (из-за сходства в физиологии и требованиях к местообитанию и ресурсам — таким как пища), но взаимозависимость здесь не имеет никакого значения, и популяции никоим образом не интегрированы» (Underwood, 1986, p. 352, перевод наш — И.В.). «Сообщество» — это лишь полезное эмпирическое понятие, а не динамическая надорганизменная реальность» (Bodenheimer, 1958 — цит. по: Шварц, 1970, с. 99), их «можно сравнить с оттенками в цвете, которые человек различает ради собственного удобства, хотя известно, что изменения длин волн в световом спектре происходят так же непрерывно» (Уиттекер, 1980, с. 126).

Петерсеновский подход к выделению сообществ представляется чисто формальным. Его автор (Petersen, 1913, 1915, 1918, 1924) и многочисленные известные последователи (Зернов, 1913; Stephen, 1922; Ford, 1923; Davis, 1923; Hunt, 1925; Thorson, 1933, 1934, 1955, 1957; Филатова, 1938; Броцкая, Зенкевич, 1939; Зенкевич, 1947, 1951; Воробьев, 1949; Кузнецов, 1963; Нейман, 1963; Голиков и др., 1985; и мн. др.) методы своей работы описывают следующим образом: «К данному биоценозу мы относили только те станции, на которых руководящим был один и тот же вид. Если на двух, даже близких, станциях руководящие виды..., преобладающие по массе над всеми видами, были разные, мы относили эти станции к двум разным биоценозам и считали, что преобладание нового вида над остальными обусловлено новыми экологическими условиями местообитания, понимаемыми в самом широком смысле этого слова» (Воробьев, 1949, с. 11–12), или так: «К данному биоценозу относились все станции, на которых преобладал (доминировал) один и тот же вид совместно с небольшим числом характерных ... видов (характерные I и II порядка). ... Название биоценозу давалось по преобладающему (руководящему) виду. Иногда в числе руководящих оказывались два и даже три вида. В таких случаях биоценоз обозначался по названию трех видов» (Кузнецов, 1963, с. 19).

По сути это просто сравнение верхних строчек ранжированных перечней совместно встречающихся видов, независимо от наличия биотических связей между ними — пищевых, конкурентных, симбиотических и т.п. (конкретные примеры см. в следующем сообщении Волвенко, в печати). Вероятно, Бараш (Barash, 1973) первым обратил внимание на то, что, определяя таким образом (или визуально — по бросающимся в глаза массовым видам) то или иное сообщество, мы фактически определяем некую адаптивную зону, связь которой с реальным сообществом абсолютно неоднозначна. Адаптивная зона одного вида может располагаться в нескольких сообществах, и наоборот.

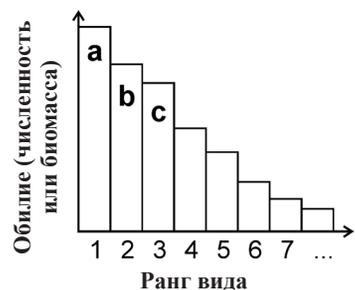
Действительно, если сократить данное в предыдущем разделе определение адаптивной зоны, то получим определение элементарного петерсеновского сообщества, выделяемого по одному первому самому массовому виду: «— *это участок..., на котором... вид... по биомассе и/или численности преобладает над всеми прочими*».

Конкретный результат выделения петерсеновских сообществ сильно зависит от того, каким орудием учета (лова) пользоваться для оценки обилия видов. Также важно определить, по какому из показателей обилия — численности или биомассе — сравнивать виды (это может кардинально менять результаты исследования (Волвенко, в печати)). После ранжирования их по убыванию обилия возникает вопрос: сколько верхних строк списка использовать для выделения и названий петерсеновских сообществ. Это число выбирается произвольно и может быть от 1 (первый вид) до величины, равной

длине всего видового списка*. На практике чаще всего берут 1–3 вида (рис. 1), 1-й называют доминантом, а 2-й и 3-й — субдоминантами (соответственно первым и вторым). Сам Петерсен (см., напр.: Petersen, Boysen-Jensen, 1911; Petersen, 1913, 1915, 1918, 1924) пользовался дночерпателем, которым учитываются не все даже существенные компоненты донных биоценологических группировок. Среди них нет рыб, головоногих моллюсков (осьминогов, кальмаров, каракатиц), крупных десятиногих ракообразных (крабов, креветок и шримсов). Получалось, что петерсеновские сообщества состоят только из малоподвижных или прикрепленных беспозвоночных животных. Кроме того, он произвольно отбрасывал некоторые сезонные компоненты населения, выделял, изображал на картах и называл группировки то по одному, то по двум, трем либо четырем видам, а порой и по родам, преобладающим по биомассе, а иногда — по численности. В итоге его результаты оказались абсолютно невоспроизводимыми. Это показали Стефенсон с соавторами (Stephenson et al., 1972). Они взяли исходные данные из работы Петерсена (Petersen, 1913) и обработали их на компьютере несколькими методами, при этом получили результаты, которые заметно отличались друг от друга и еще в большей степени от того, что опубликовал сам Петерсен, пользуясь своим интуитивным подходом.

Рис. 1. Распределение видов по убыванию обилия (в единицах численности или биомассы). Буквы — названия видов: *a* — доминанта; *b* — 1-го субдоминанта; *c* — 2-го субдоминанта. Петерсеновское сообщество, выделенное по трем видам, называют «*a + b + c*», по двум — «*a + b*», по одному — «адаптивная зона *a*»

Fig. 1. Species abundance in descending order (in terms of number or biomass). Species names are shown by first letters: *a* — dominant species; *b* — subdominant species; *c* — 2nd subdominant species. Petersen-type communities identified by three species are titled as «*a + b + c*», identified by two species — as «*a + b*», identified by one species — as «adaptive zone *a*»



Подведем итоги сказанного в данном разделе.

1. *Петерсеновские сообщества* не являются сообществами в полном смысле этого слова, т.е. живыми компонентами различных экосистем**, это просто участки, в пределах которых по биомассе и/или численности преобладают одни и те же виды.

2. Орудие лова, используемое при выделении петерсеновских сообществ, должно годиться для учета самых массовых видов.

3. Все массовые виды должны быть представлены в списках, независимо от того, являются ли они сезонными или постоянными компонентами населения.

4. Для сравнения видовых обилий нужно пользоваться только одним из показателей, и лучше, если это будет биомасса, а не численность, поскольку она считается более универсальным параметром (см., напр.: Odum, 1968; Хайлов, Попов, 1983; Harvey, Godfray, 1987; Мэгарран, 1992; Алимов, 2000).

5. Для выделения и названия нескольких петерсеновских сообществ должно использоваться одинаковое число самых массовых видов, иначе мы получим петерсеновские сообщества разного ранга, не полностью сопоставимые друг с другом.

* При переходе от элементарного петерсеновского сообщества к полному предельная простота метода Петерсена пропадает, поскольку требуется учет различия сообществ по видовому богатству и обилию составляющих их видов, что невозможно без компьютерной обработки данных (см., напр.: Суханов и др., 1992, 1994, 1996). И результат его сильно зависит от конкретного алгоритма.

** Согласно классическому определению Тэнсли (Tansley, 1935) *экосистема (ecosystem)* — это целостная система, включающая два неотделимо связанных, взаимодействующих и одинаково важных элемента: комплекс взаимосвязанных организмов и комплекс всех неорганических факторов окружающей их среды. Иными словами, любая экосистема не состоит ни из чего больше, кроме как из двух компонентов — биоценоза (biocenosis или community) и биотопа (biotope). Все то живое, что есть в экосистеме, — есть сообщество, все неживое — не есть сообщество, а есть биотоп. (Формально: экосистема = сообщество + биотоп, а сообщество = экосистема – биотоп и т.д.)

6. Если это число равно 1 и соблюдены вышеперечисленные условия, то этим методом выделяются не что иное, как *адаптивные зоны видов*, которые и являются *элементарными петерсеновскими сообществами*.

Адаптивная зона, ареал и экологическая ниша

Общеизвестно, что представители подавляющего большинства видов обитают не повсеместно, а только в тех *местообитаниях*, где *окружающая среда* (см. Приложение) соответствует их жизненным требованиям, т.е. ни один из факторов не выходит за пределы толерантности. Кроме того, вокруг могут быть участки подходящие, но не заселенные из-за того, что на пути к ним существуют непреодолимые барьеры — часть пространства с условиями, не позволяющими перемещаться или вообще выживать. «Понимать эти условия следует в самом широком смысле. Они включают в себе не только физические условия..., но также имеющуюся там пищу, соперников, врагов, все формы живых организмов, которые имеют то или иное отношение к данному организму, других членов группы, к которой принадлежит этот организм» (Simpson, 1944, p. 188, перевод наш — И.В.).

Все это отражается во взаимосвязанных понятиях «ареал» и «экологическая ниша»: *видовым ареалом* называется район обитания всех особей данного вида (см. Приложение), а его фактически *реализованной экологической нишей* — диапазон изменчивости среды, т.е. всех физических, химических, биотических факторов в пределах ареала. Таким образом, ареал представляет собой часть реального физического трехмерного пространства, ограниченного конкретными значениями широты, долготы, высоты (глубины) относительно уровня моря, а реализованная экологическая ниша по Хатчинсону (Hutchinson, 1957)* — часть абстрактного виртуального многомерного пространства — гиперобъем, ограниченный конкретными значениями всех факторов, действующих на представителей вида внутри ареала. Как правило, каждый вид занимает ареал и нишу, к существованию в которых «он приспособлен всем ходом эволюционного развития» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 29, с. 595).

Вместе с тем Хатчинсон (Hutchinson, 1957) определяет и *фундаментальную экологическую нишу* как часть того же многомерного пространства факторов, ограниченную только физиологическими особенностями организмов (пределами толерантности), которую вид мог бы занять при отсутствии реальных ограничений — физико-химических барьеров распространения, конкурентов, хищников, недостатка пищевых ресурсов, антропогенного пресса и т.п. Реализованная ниша, как правило, меньше фундаментальной: это та ее часть, которую данный вид смог завоевать и «отстоять» в борьбе за существование. По аналогии с нишами можно рассматривать не только реализованный, но и *фундаментальный ареал вида*, который теоретически он мог бы занять при отсутствии любых препятствий для расселения (см., напр.: Udvardy, 1969; Gaston, 2003).

Из 4 вышеназванных объектов проще всего выделить, изобразить, измерить реализованный ареал вида оконтуриванием пространства, в котором встречаются особи данного вида. Для описания его реализованной ниши в идеале нужно измерить диапазоны изменчивости всех факторов этого ареала (что вряд ли возможно). Для описания фундаментальной ниши требуется изучение уже не ареала, а особей вида — измерение наследственно закрепленных в их генотипе пределов физиологической толерантности ко всем внешним факторам (что тоже почти невыполнимо). Только после этого возможно определение его фундаментального ареала путем нахождения множества соответствующих этим пределам точек в реальном пространстве (при нереальном условии того, что для каждой точки известны значения всех факторов). Поэтому лишь реализованные ареалы на протяжении столетий идентифицируются учеными более или менее четко и однозначно и являются фактическими объектами многочисленных науч-

* Автор термина «экологическая ниша» Гриннелл (Grinnell, 1917) и его последователь Элтон (Elton, 1927) вкладывали в это понятие иной смысл. В настоящей статье во всех случаях имеется в виду только хатчинсовская экологическая ниша (см. Приложение).

ных трудов. Абстрактные же объекты исследований — обе ниши и фундаментальный ареал — устанавливаются грубо и приблизительно с учетом малого числа (принятых за существенные, значимые) реальных факторов либо условных переменных, снижающих размерность виртуального пространства факторов. В этом отношении петерсеновские сообщества и тем более адаптивные зоны обладают явными методическими преимуществами, поскольку идентифицируются еще точнее, проще, с меньшими затратами времени и усилий, чем реализованные ареалы (примеры см.: Волвенко, в печати).

Концепции ареала и хатчиновской ниши имеют несколько положений, особенно важных для концепции адаптивной зоны.

Во-первых, величина (площадь или объем) ареала может служить мерой ширины экологической ниши (Джиллер, 1988). Это следствие того, что ареал представляет собой проекцию многомерной ниши на реальное трехмерное земное пространство, а при изображении ареала на карте — на двумерное.

Во-вторых, обилие вида чаще всего положительно связано с величиной ареала (Brown, 1984; Holt et al., 1997, 2002; Gaston, Blackburn, 1999; Gaston et al., 2000), а значит, тоже отражает ширину ниши.

В третьих, согласно правилу географического оптимума (Дедю, 1989; Реймерс, 1994), в центре видовой ареала обычно (но не обязательно) имеются оптимальные для вида условия существования, которые ухудшаются к периферии области его обитания. Следовательно, в центре ареала наиболее вероятно наличие максимума обилия, а на периферии — минимума.

В четвертых, полное совпадение ареалов нескольких видов вполне возможно, а их экологических ниш — согласно принципу конкурентного исключения Гаузе* — как правило, нет. Отступления от этого правила наблюдаются, только когда потребность в ресурсах низка по сравнению с их наличием и потенциальные конкуренты могут выдержать относительно высокую степень перекрытия используемых ресурсов, не доводя конкуренцию до критического уровня. Такое бывает, если в результате воздействия какого-нибудь внешнего фактора численность потенциально конкурирующих популяций сосуществующих видов удерживается на уровне, который ниже допустимого емкостью среды (Джиллер, 1988).

Наконец, ранговое распределение видов по обилию (рис. 1), т.е. редкость и обычность (представленность малым или большим числом особей) встречаемости видов в сообществе зависит от соотношения размеров их реализованных ниш, от доли ресурсов, доставшейся им при делении суммарной экологической емкости биотопа (Hutchinson, 1957). Соответственно, от этого и зависит, какие именно на данном участке будут наблюдаться петерсеновские сообщества, в том числе их предельные элементарные варианты — адаптивные зоны.

Заметим также вслед за А.В. Марковым и Е.Б. Наймарк (1998), что следует различать *реализованную, потенциальную и фундаментальную адаптивные зоны*, но определим их иначе, чем названные исследователи. Первая в соответствии с данным выше определением — *участок пространства, где в данный момент времени условия для данной группы организмов (например, вида) столь благоприятны, что по биомассе и/или численности они преобладают над всеми прочими*. Вторая — *все участки с аналогичными или даже более благоприятными условиями, где та же группа могла бы по обилию доминировать над остальными организмами, но проигрывает некоторым из них в конкурентной борьбе или вообще не встречается там в силу каких-то причин (барьеров распространения, географической изоляции)*. Фундаментальная адаптивная зона — *сумма реализованной и потенциальной адаптивных зон*.

Показателями успешности вида в борьбе за существование, его приспособленности к среде, жизнеспособности являются ширина реализованной экологической

* В природе нет двух видов, которые могли бы в течение бесконечно долгого времени занимать одну и ту же нишу при лимитирующем влиянии ресурсов (Gause, 1934; Hardin, 1960; Одум, 1986; Джиллер, 1988).

ниши или доля ресурсов, захваченных видом при делении суммарной экологической емкости местообитания. Эти показатели, как уже отмечалось, трудно (если вообще возможно) измерить, но их можно косвенно оценить по величине реализованного ареала и абсолютному обилию вида в глобальном масштабе. Для локальных исследований, не охватывающих весь ареал, сравнение успешности видов можно делать по их реализованным адаптивным зонам. Сам автор термина (Simpson, 1944) полагал, что живучесть (capacity for survival) прямо пропорциональна размерам адаптивных зон (width of adaptive zones). Замечательно то, что, имея лишь качественные данные о том, какой вид преобладает в пробах, на учетных площадках или трансектах, т.е. без количественной информации о числе или биомассе этого и других видов, уже можно оконтурить адаптивные зоны видов и по их площадям сделать сравнительную оценку их живучести в данных условиях (примеры см. Волвенко, в печати).

Теперь можно установить соотношение основных понятий, обсуждаемых в настоящем разделе (рис. 2), и подвести следующие итоги.

1. Фундаментальная экологическая ниша вида включает реализованную — ту, которая в реальном пространстве фактически совпадает с его ареалом. Ареал находится внутри ниши — по определению он не существует за ее пределами, а реализованная адаптивная зона вида — это часть ареала, наиболее вероятно, но не обязательно, расположенная около его центра.

2. Ареалы (иногда и экологические ниши) различных видов могут частично или полностью перекрываться, а адаптивные зоны — нет. Каждой адаптивной зоне соответствует определенный вид, по которому она выделяется и называется, но не каждому виду — адаптивная зона. Иными словами: все ныне живущие виды имеют ареалы, но не все они имеют адаптивные зоны — по крайней мере в современных условиях. Их адаптивные зоны могли существовать в прошлом, могут появиться в будущем.

3. Адаптивные зоны имеются у видов наиболее массовых, а потому вряд ли обладающих очень крупными размерами и/или находящихся на вершине пищевых пирамид. Вместе с тем размер адаптивной зоны может служить одной из простых мер живучести или успешности вида в борьбе за существование, а также доли ресурсов, захваченных им при делении суммарной экологической емкости среды.

4. Внутри ареала вида могут находиться от нуля до нескольких адаптивных зон, как самого этого, так и других видов. Внутри адаптивной зоны вида находятся также части ареалов других видов, имеющих сходные требования к окружающей среде, которые для него являются пищей, хищниками, паразитами, конкурентами, симбионтами и прочими проявлениями биотических факторов местообитания.

5. Потенциальные адаптивные зоны могут находиться и внутри, и за пределами реального ареала данной группы организмов, но только в пределах их фундаментального ареала. Они могут быть реализованы при изменении условий среды или преодолении существующих барьеров распространения вида, географической изоляции.

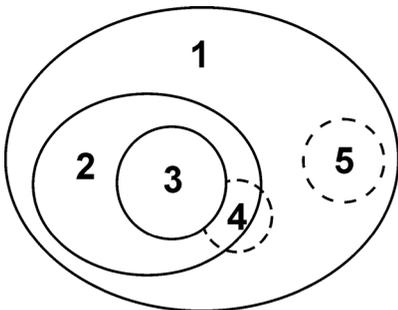


Рис. 2. Соотношение понятий: фундаментальная экологическая ниша (1), реализованная экологическая ниша \approx ареал (2) и адаптивная зона (3). Последних внутри ареала может быть несколько. Пунктиром обозначены потенциальные адаптивные зоны (4, 5), которые могут располагаться за границами ареала, но всегда в пределах фундаментальной экологической ниши \approx фундаментального ареала

Fig. 2. Relations of the concepts: fundamental ecological niche (1), realized ecological niche \approx geographical range (2) and adaptive zone (3). There can be several adaptive zones within the range. Dashed lines indicate potential adaptive zones (4, 5), which may be located outside the borders of range, but always within the fundamental ecological niche \approx fundamental range

6. Превращение потенциальной адаптивной зоны в реализованную способно вызвать экологическую «катастрофу»*, если нарушит существующее равновесие и приведет к существенному перераспределению доступных видам долей суммарной экологической емкости среды. Но даже значительные изменения соотношений ареалов и адаптивных зон видов не вызовут катастрофических последствий там, где жизненно важные ресурсы имеются в избытке, экологическая емкость среды не заполнена, плотность упаковки ниш невелика**.

Изменчивость адаптивных зон в пространстве и времени

В природе нет видов, обилие которых остается неизменным от одного участка к другому, изо дня в день, от сезона к сезону и из года в год. Поэтому реализованные ареалы, ниши, петерсеновские сообщества и, разумеется, адаптивные зоны — не раз и навсегда данные, застывшие в пространстве образования. Их размеры, формы, расположения на местности не постоянны.

Нет никаких оснований сомневаться в том, что «адаптивные зоны непрерывно меняются вследствие колебаний физико-географических условий и эволюции групп организмов, входящих в данную адаптивную зону» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 1, с. 217), однако наглядных примеров динамики адаптивных зон конкретных видов на разных временных масштабах в доступной литературе не оказалось (собственные примеры будут приведены в продолжении настоящей статьи — Сообщение 2, см.: Волвенко, в печати). Теоретически о самом наличии и масштабах такой динамики можно судить по аналогии с многочисленными известными свидетельствами изменчивости ареалов, ниш и петерсеновских сообществ.

Например, Джиллер (1988) обращает внимание на то, что один и тот же вид в разное время года и разные периоды индивидуального развития может занимать различные местообитания и экологические ниши, приводя в пример насекомых, амфибий (головастиков и лягушек), перелетных птиц и т.д. Даже Петерсен, некогда целенаправленно игнорировавший временные компоненты выделяемых им морских донных «сообществ», писавший: «по-видимому, лучше всего подходят для характеристики сообщества животные, которые не являются сезонными» (Petersen, 1913, p. 4–5, перевод наш), в дальнейшем (см., напр.: Petersen, 1918) признал важность и подчеркивал значительность их сезонных и межгодовых изменений.

Самые массовые виды, чаще других оказывающиеся доминантами, как правило, г-стратеги (по определению МакАртура и Вилсона — MacArthur, Wilson, 2001), т.е. характеризуются относительно низкой конкурентоспособностью, высокой плодовитостью и частотой размножения, отсутствием заботы о потомстве, небольшими размерами, быстрым развитием и короткой продолжительностью жизни, сильной зависимостью рождаемости и смертности от действия внешних факторов. Поэтому им свойственны многолетние циклические флюктуации обилия — так называемые «волны жизни» с периодичностью от нескольких до нескольких десятков лет, хорошо известные на примере массовых промысловых рыб: анчоусов, сельди, минтая, тихоокеанских лососей, скумбрии, ставриды, сардин и др. (см., напр.: Давыдов, 1986; Шунтов, 1986, 2000, 2016; Кляшторин, Любушин, 2005). В наземных экосистемах наиболее известные примеры подобных явлений — периодические нашествия леммингов и саранчи.

* Есть много драматических примеров антропогенного вселения чужеродных видов (Invasive species..., 2000; Lowe et al., 2000; Shine et al., 2000; The economics..., 2000; Invasive alien species..., 2001; McNeely, 2001; McNeely et al., 2001).

** В частности, в результате естественных сезонных миграций и/или многолетних «волн численности» гидробионтов, в экосистемы дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана «легко входят и без чрезвычайных последствий уходят некоторые массовые виды» (Шунтов, 2000; Shuntov, 2000; Шунтов, Темных, 2011). При этом речь идет о десятках видов, и биомасса некоторых из таких временных компонентов достигает сотен тысяч (лососи, сайра, скумбрия, кальмары, киты) и даже миллионов тонн (сардина иваси). Примеры см. в следующем сообщении (Волвенко, в печати).

Примером существенных короткоцикловых вариаций обилия массовых видов могут служить суточные вертикальные кормовые миграции некоторых представителей морской и океанической мезо- и батипелагической фауны: днем они держатся на больших глубинах, куда не проникает солнечный свет, а ночью поднимаются к поверхности вслед за интерзональными видами зоопланктона (Виноградов, 1968; Парин, 1968, 1988; Беккер, 1983; Несис, 1985). Таким образом, интерзональные рыбы и кальмары, суммарная биомасса которых оценивается в сотни миллионов тонн (Gjøsaeter, Kawaguchi, 1980; Каредин, 1998; Beamish et al., 1999; Irigoien et al., 2014; Шунтов, 2016), ежесуточно существенно изменяют видовой состав, видовое богатство, соотношение видов по обилию и прочие интегральные характеристики населения эпипелагиали (Волвенко, 2009).

Вышеупомянутые процессы являются периодическими флюктуациями, повторяющимися с различной частотой (некоторые их примеры см. в Сообщении 2 — Волвенко, в печати). Непериодические поступательные изменения ареалов, ниш и петерсеновских сообществ, часто сопровождающиеся сменой доминантов, наблюдаются на разных стадиях нециклической экологической сукцессии, а также в процессе эволюции видов, экосистем и биосферы в целом (см., напр.: Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Северцов, 1990).

Подведем итоги раздела.

1. Изменения среды обитания (биотических и абиотических условий существования) в пространстве и времени, а также онтогенетические, миграционные, сукцессионные и эволюционные процессы вызывают изменения соотношения обилия представителей разных, в том числе массовых, видов. Это ведет к изменчивости их адаптивных зон.

2. Число, размеры, формы, расположение на местности адаптивных зон меняются поступательно как в реальном, так и в геологическом масштабах времени и циклически в соответствии с циркадными, сезонными и многолетними ритмами.

3. Адаптивные зоны, как и ареалы, ниши, сообщества, следует изучать в динамике и в связи с изменениями окружающей среды.

Заключение

Пятнадцать пронумерованных положений, сформулированных в конце каждого из трех последних разделов, по существу — следствия, теоретически выводимые из того, что уже известно об ареалах, нишах, петерсеновских сообществах и соотношении их с уточненным определением адаптивной зоны. Общие итоги обзора — объективизация понятия «адаптивная зона», простые и логичные способы выделения, нахождения границ таких зон, их названия и классификации. Следующий этап работ в этом направлении предполагает эмпирические исследования реальных адаптивных зон конкретных видов, в результате чего со временем появится возможность обобщения новой информации. Вместе с развитием теории при этом можно ожидать получения значительной практической пользы для многих отраслей природохозяйственной деятельности человека.

Некоторые прикладные аспекты исследования адаптивных зон на примере фауны дальневосточных морей и северной части Тихого океана будут рассмотрены в следующем сообщении (Волвенко, в печати).

Приложение. Определения (и высказывания, близкие к определениям) основных терминов этой статьи

Данный ниже тезаурус не претендует на полноту. При его создании я постарался ограничиться определениями из больших общеизвестных и общедоступных справочников. Только там, где их оказалось недостаточно (например, ни в одном из них нет определения петерсеновского сообщества), была использована дополнительная литература. Жирным шрифтом выделены определения, принятые в настоящей статье.

Адаптация, Adaptation (от позднелатинского *adaptation* — приспособление, прилаживание, от латинского *adapto* — прилаживаю):

— «процесс приспособления строения и функций организмов (особей, популяций, видов) и их органов к условиям среды. Вместе с тем любая адаптация есть и результат,

т.е. конкретный исторический этап приспособительного процесса — адаптиогенеза, протекающего в определенных местообитаниях (биотопах) и отвечающих им комплексах видов животных и растений (биоценозах)» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 1, с. 216);

— «совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей данного биологического вида, обеспечивающая возможность специфического образа жизни в определенных условиях внешней среды» (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 10);

— «совокупность особенностей строения и функционирования, которые обеспечивают организмам (особям, популяциям, видам) возможность специфического образа жизни в определенных условиях внешней среды (Большая российская энциклопедия..., 2004–2014, т. 1, с. 209–210);

— «приспособление организма к внешним условиям в процессе эволюции, включая морфофизиологическую и поведенческую составляющие» (<https://ru.wikipedia.org>);

— «процесс, при котором виды животных или растений становятся приспособленными к своей среде; он является результатом естественного отбора, действующего на наследственные вариации» («Process by which an animal or plant species becomes fitted to its environment; it is the result of natural selection's acting upon heritable variation») (<http://www.britannica.com>);

— «особенность, необходимая для правильного протекания жизненного цикла организма, которая сохраняется и развивается естественным отбором. Адаптацией называется и состояние приспособленности, и эволюционный процесс, который ведет к этой приспособленности и способствует выживанию особей» («Is a trait with a current functional role in the life history of an organism that is maintained and evolved by means of natural selection. Adaptation refers to both the current state of being adapted and to the dynamic evolutionary process that leads to the adaptation. Adaptations contribute to the fitness and survival of individuals») (<http://en.wikipedia.org>);

— **это процесс и результат приспособления организмов (а также их частей — клеток, тканей, органов, систем — и их совокупностей — популяций, видов и т.д.) к условиям внешней среды, обеспечивающие саму возможность существования этих организмов в данных условиях.**

Адаптивная зона, Adaptive zone:

— «комплекс условий среды, определяющий тип приспособлений (адаптаций) группы организмов. ... Адаптивные зоны подразделяют на подзоны (субзоны), соответствующие более частным специфическим условиям существования. Весь органический мир можно рассматривать как систему широких или узких адаптивных зон, ограниченных связями населяющих их организмов с условиями среды и сходных в основных чертах для экологически близких форм («зона собак», «зона кошек», «зона папоротников» и т.д.)» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 1, с. 217);

— синоним понятия «экологическая ниша» («ecological niche») (VanValen, 1971; <http://en.wikipedia.org>);

— «образ жизни» («way of life») (VanValen, 1971; Mitter et al., 1988);

— «1) определенный тип местообитаний с характерной совокупностью специфических экологических условий (море, пресные водоемы, суша, почва и т.п.), представляющий среду обитания для различных групп организмов, вырабатывающих соответствующие адаптации; 2) совокупность адаптивных возможностей, характеризующая группу организмов (определенные типы адаптации, основные способы использования ресурсов внешней среды, общие черты образа жизни, характерные для таксона в целом). В этом смысле говорят, например, об адаптивных зонах класса птиц, отряда змей, семейства кошачьих и т.п. Сменой адаптивной зоны объясняют макроэволюционные преобразования» (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 10);

— «дискретный комплекс условий среды», «видовая экологическая ниша», которой приданы протяженность во времени и иерархичность, или «зона эволюции», а не пространства (Северцов, 1990, с. 138 и далее);

— «область в пространстве ресурсов, в пределах которой возможно существование представителей таксона», «сумма ниш всех видов данного таксона» (Марков, Наймарк, 1998, с. 22);

— «1) определенный тип среды обитания (море, пресные водоемы, суша, почва и т.п.), характеризующиеся специфической совокупностью природных условий, к которым организмы вырабатывают соответствующие приспособления (адаптации); 2) совокупность адаптивных возможностей, характеризующая группу организмов; основной тип адаптаций и способов использования ресурсов среды обитания, присущий данному таксону в целом» (Большая российская энциклопедия..., 2004–2014, т. 1, с. 211);

— «ограниченный диапазон фенотипов, которые могут быть связаны с определенными функциональными ролями» («is a bounded range of phenotypes linked to specific functional roles») (Polly, 2008, p. 167, 170);

— **это участок (акватория или территория), на котором условия для данного вида (или таксона более высокого ранга) столь благоприятны, что он по биомассе и/или численности преобладает над всеми прочими.**

Ареал, Areal (Geographical range, Range) (от латинского *area* — площадь, пространство):

— «часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой встречается тот или иной вид (род, семейство и т.д.) животных или растений» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 2, с. 185);

— «часть земной поверхности (территория или акватория), в пределах которой распространен и проходит полный цикл своего развития данный таксон (вид, род, семейство и пр. или какой-либо тип сообщества)» (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 35);

— «часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой встречается данный вид или группа организмов (таксон любого ранга: род, семейство и т.д.)» (Большая российская энциклопедия..., 2004–2014, т. 2, с. 198);

— «область распространения и развития определенного таксона (вид, род и др.) или типа сообщества животных и растений» (<https://ru.wikipedia.org>);

— «географический район, в котором может встречаться конкретный вид» («Is the geographical area within which that species can be found») (<http://en.wikipedia.org>);

— **это район обитания всех особей данного вида (или другого таксона).**

Местообитание, Habitat:

— «участок суши или водоема, занятый организмом, группой особей одного вида, биоценозом или синузией и обладающий всеми необходимыми для их существования условиями (климат, рельеф, почва, пища и др.). Местообитание вида — совокупность отвечающих его экологическим требованиям участков в пределах видового ареала. Местообитание популяции — часть местообитания вида, обеспечивающая существование отдельной популяции. Местообитание особи — конкретный участок, занятый данным индивидом во всех фазах его развития» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 16, с. 110);

— «место, занимаемое видом (его популяцией) в пространстве (пространственная экологическая ниша)» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 29, с. 595);

— «участок суши или водоема, занятый частью популяции особей одного вида и обладающий всеми необходимыми для их существования условиями (климат, рельеф, почва, пища и др.). Местообитание вида — совокупность отвечающих его экологическим требованиям участков в пределах видового ареала. Местообитание вида (или популяции) — важный компонент его экологической ниши» (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 353);

— «место, где живет организм или сообщество организмов, со всеми биотическими и абиотическими факторами и условиями окружающей среды» («Place where an organism or a community of organisms lives, including all living and nonliving factors or conditions of the surrounding environment») (<http://www.britannica.com>);

— «совокупность биотических, абиотических и антропогенных (при их наличии) экологических факторов на любой определенной территории или акватории, формирующаяся на месте первичного комплекса абиотических факторов — экотопа. Местообитание вида или популяции — важный компонент его/ее экологической ниши» (<https://ru.wikipedia.org>);

— «1) часть окружающей среды, населенная характерными для нее видами животных, растений или других организмов; 2) зона, в которой организм живет и может найти пищу, кров, защиту и партнеров для размножения; 3) естественная среда, в которой живет организм или которая окружает популяцию организмов» («Is an ecological or environmental area that is inhabited by a particular species of animal, plant, or other type of organism. The term typically refers to the zone in which the organism lives and where it can find food, shelter, protection and mates for reproduction. It is the natural environment in which an organism lives, or the physical environment that surrounds a species population») (<http://en.wikipedia.org>);

— **это часть пространства с присущими ей условиями обитания организмов. Окружающая среда (Среда обитания), Environment:**

— «совокупность конкретных абиотических и биотических условий, в которых обитает данная особь, популяция или вид» (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 603);

— «совокупность конкретных абиотических и биотических условий, в которых обитает данная особь, популяция или вид, часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них прямое или косвенное воздействие. Среда обитания (экологическая ниша) часто перекрывается с термином «ареал» — географическое распространение биологического вида» (<https://ru.wikipedia.org>);

— «комплекс физических, химических и биотических факторов, которые воздействуют на организм или сообщество, в итоге обуславливая их внешний вид и выживание» («The complex of physical, chemical, and biotic factors that act upon an organism or an ecological community and ultimately determine its form and survival») (<http://www.britannica.com>);

— «факторы (физические, химические, биологические), которые окружают организм или группу организмов» («The physical and biological factors along with their chemical interactions that affect an organism or a group of organisms») (<http://en.wikipedia.org>);

— **это комплекс условий (факторов) обитания организмов (и их совокупностей) — популяций, видов и т.д.).**

Петерсеновские «сообщества» или «биоценозы», Petersen-type communities (communities sensu Petersen):

— «животные, которые ... составляют значительную часть всего сообщества по количеству или массе, ... лучше всего подходят для характеристики этого сообщества и ... дают хорошее представление о внешних условиях, от которых оно зависит» («The animals, which ... compose an important part of the whole mass of the community, owing to number or weight will presumably be best suited for characterizing the community and must also be considered as giving a good idea of the outer conditions on which the community is depend») (Petersen, 1913, p. 4–5);

— «к данному биоценозу мы относили только те станции, на которых руководящим был один и тот же вид. Если на двух, даже близких, станциях руководящие виды зообентоса, преобладающие по массе над всеми видами, были разные, мы относили эти станции к двум разным биоценозам» (Воробьев, 1949, с. 11);

— «к данному биоценозу относились все станции, на которых преобладал (доминировал) один и тот же вид совместно с небольшим числом характерных ... видов (характерные I и II порядка). ... Название биоценозу давалось по преобладающему (руководящему) виду. Иногда в числе руководящих оказывались два и даже три вида. В таких случаях биоценоз обозначался по названию трех видов» (Кузнецов, 1963, с. 19);

— «Петерсен выделял свои сообщества по видам, которые доминировали по численности и весу» («Petersen designated his communities by species which were dominant by numbers and weights») (Stephenson et al., 1972, p. 406);

— «статистические единицы, регулярно повторяющиеся группы совместно встречающихся видов, опознаваемые (и называемые) по «бросающимся в глаза» многочисленным и наиболее характерным видам» (Несис, 1977, с. 5);

— **это участки, в пределах которых по биомассе и/или численности преобладают одни и те же виды.**

Экологическая ниша, Ecological niche:

— «место, занимаемое видом (точнее — его популяцией) в сообществе (биоценозе)» (Большая советская энциклопедия..., 1969–1978, т. 29, с. 595);

— «совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в природе. ... Дж. Гриннеллом (Grinnell, 1917) ... экологическая ниша определялась как понятие, близкое к местообитанию... Позднее Ч. Элтон (Elton, 1927) определил экологическую нишу как положение вида в сообществе... Современная концепция экологической ниши сформировалась на основе модели..., предложенной Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1957, 1965). Согласно этой модели, экологическую нишу можно представить как часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъема), отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования вида» (Биологический энциклопедический словарь..., 1986, с. 730);

— «отражение места, занимаемого организмом или видом в сообществе, причем в это понятие входят помимо устойчивости к физическим факторам среды также взаимодействия с другими организмами» (Джиллер, 1988, с. 17);

— «специфическая функция того или иного вида в экосистеме, которая характеризуется способом использования ресурсов» (Хлебосолов, 2002, с. 1030);

— «место, занимаемое видом в биоценозе, включающее комплекс его биоценологических связей и требований к факторам среды. Термин введен в 1914 году Дж. Гриннеллом и в 1927 году Чарльзом Элтоном. В настоящее время определение Гриннелла принято называть пространственной нишей (по смыслу термин ближе понятию местообитание), а определение Элтона называют трофической нишей (экологическая ниша представляет собой сумму факторов существования данного вида, основным из которых является его место в пищевой цепочке). В настоящее время доминирует модель гиперобъема Дж. Э. Хатчинсона. Модель представлена как n -мерный куб, на осях которого отложены экологические факторы. По каждому фактору у вида есть диапазон, в котором он может существовать (экологическая валентность). Если провести проекции от крайних точек диапазонов каждой оси факторов, мы получим n -мерную фигуру, где n — количество значимых для вида экологических факторов. Модель в основном умозрительна, но позволяет получить хорошее представление об экологической нише» (<https://ru.wikipedia.org>);

— «все взаимодействия вида с остальными членами сообщества, в том числе конкурентные, хищнические, паразитические и мутуалистические. Множество абиотических факторов, такие как тип почвы, климат, тоже характеризуют нишу вида. ... можно считать, что ниша — «работа» или «роль», которую вид исполняет в природе» («All of the interactions of a species with the other members of its community, including competition, predation, parasitism, and mutualism. A variety of abiotic factors, such as soil type and climate, also define a species' niche. ... a niche is considered the «job» or «role» that a species performs within nature») (<http://www.britannica.com>);

— «соответствие вида конкретным условиям окружающей среды. Экологическая ниша описывает, как организм или популяция реагирует на распределение ресурсов и конкурентов (например, увеличением численности, когда ресурсы в избытке, а хищников, паразитов и болезней немного) и как, в свою очередь, сам влияет на них (например, ограничивая доступ к ресурсам для других организмов, являясь пищей для паразитов и жертвой для хищников)» («is the fit of a species living under specific environmental conditions. The ecological niche describes how an organism or population responds to the distribution of resources and competitors (for example, by growing when resources are abundant, and when predators, parasites and pathogens are scarce) and how it in turn alters

those same factors (for example, limiting access to resources by other organisms, acting as a food source for predators and a consumer of prey») (<http://en.wikipedia.org>);

— это диапазон всех условий среды, в пределах которого организмы данного вида могут существовать и размножаться (фундаментальная, потенциальная) или реально в настоящее время живут и размножаются (фактическая, реализованная ниша).

Список литературы

- Алимов А.Ф.** Элементы теории функционирования водных экосистем : моногр. — СПб. : Наука, 2000. — 147 с.
- Беккер В.Э.** Миктофовые рыбы Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1983. — 248 с.
- Беклемишев В.Н.** О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1951. — Т. 56, № 5. — С. 3–30.
- Биологический энциклопедический словарь** / гл. ред. М.С. Гиляров. — М. : Сов. энциклопедия, 1986. — 831 с.
- Большая российская энциклопедия: в 35 т.** / гл. ред. Ю.С. Осипов. — М. : Российская энциклопедия, 2004–2014.
- Большая советская энциклопедия: в 30 т.** / гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. — М. : Сов. энциклопедия, 1969–1978.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А.** Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. — 1939. — Т. 4. — С. 5–126.
- Буянова Л.Ю.** Термин как единица логоса : моногр. — Краснодар : Куб. гос. ун-т, 2002. — 184 с.
- Верещагин Г.О.** К вопросу о биоценозах и станциях в водоемах // Рус. гидробиол. журн. — 1923. — Т. 2, № 3–4. — С. 53–63.
- Виноградов М.Е.** Вертикальное распределение океанического зоопланктона : моногр. — М. : Наука, 1968. — 320 с.
- Волвенко И.В.** Адаптивная зона, петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 2. Прикладное значение новой концепции на примере фауны дальневосточных морей и северной Пацифики // Изв. ТИНРО (в печати).
- Волвенко И.В.** Общие принципы пространственно-временной изменчивости интегральных характеристик макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 43–69.
- Вольтерра В.** Математическая теория борьбы за существование : моногр. — М. : Наука, 1976. — 287 с.
- Воробьев В.П.** Бентос Азовского моря : моногр. — Симферополь : Крымиздат, 1949. — 193 с. (Тр. АзЧерНИРО; вып. 13.)
- Гептнер В.Г.** Общая зоогеография : учеб. пособие. — М. ; Л. : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1936. — 548 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д.** Биоценозы мелководий южного Сахалина (приложение к статье). — Л. : Наука, 1985. — 64 с. (Исслед. фауны морей; Т. 30(38) : Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина.)
- Гринев-Гриневич С.В.** Терминоведение : учеб. пособие. — М. : Академия, 2008. — 303 с.
- Давыдов И.В.** О природе длительных изменений численности рыб и возможности их предвидения // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — С. 5–16.
- Даниленко В.П.** Русская терминология: опыт лингвистического описания : моногр. — М. : Наука, 1977. — 248 с.
- Дедю И.И.** Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев : Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1989. — 406 с.
- Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша : моногр. — М. : Мир, 1988. — 184 с.
- Жадин В.В.** Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод СССР. — М. ; Л. : АН СССР, 1950. — Т. 3. — С. 7–112.
- Загоровская О.В., Данькова Т.Н.** Термин и терминология : моногр. — Воронеж : Науч. книга, 2011. — 145 с.
- Зенкевич Л.А.** Фауна и биологическая продуктивность моря : моногр. — М. : Сов. наука, 1951. — Т. 1 : Мировой океан. — 507 с.
- Зенкевич Л.А.** Фауна и биологическая продуктивность моря : моногр. — М. : Сов. наука, 1947. — Т. 2 : Моря СССР. — 588 с.

- Зернов С.А.** К вопросу об изучении жизни Черного моря : Зап. Имп. Акад. наук по физ.-мат. отд-нию. — 1913. — Т. 32, № 1. — 299 с.
- Каредин Е.П.** Ресурсы мезопелагических рыб северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 391–416.
- Карзинкин Г.С.** Попытка практического обоснования понятия «биоценоз». Ч. 2. Влияние различных факторов на биоценоз // Рус. зоол. журн. — 1927а. — Т. 7, вып. 2. — С. 34–76.
- Карзинкин Г.С.** Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Ч. 1. Зависимость характера биоценоза от общих экологических условий // Рус. зоол. журн. — 1927б. — Т. 7, вып. 1. — С. 3–33.
- Карзинкин Г.С.** Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Ч. 1 : Зависимость характера биоценоза от общих экологических условий // Рус. зоол. журн. — 1926. — Т. 6, вып. 4. — С. 97–133.
- Кашкаров Д.Н.** Основы экологии животных : моногр. — М. ; Л. : Медгиз, 1938. — 602 с.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.
- Кузнецов А.П.** Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 272 с.
- Куликова И.С., Салмина Д.В.** К вопросу о терминологическом статусе словосочетания «базовый термин» // Науч. вестн. Воронеж. гос. арх.-строит. ун-та. — 2016. — Вып. 2(21). — С. 20–31.
- Лотте Д.С.** Основы построения научно-технической терминологии: вопросы теории и методики : моногр. — М. : АН СССР, 1961. — 160 с.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б.** Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов : моногр. — 1998. — 318 с. (Тр. ПИН РАН, т. 273.)
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Толковый словарь современной фитоценологии. — М. : Наука, 1983. — 133 с.
- Мэгарран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение : пер. с англ. : моногр. — М. : Мир, 1992. — 181 с.
- Наумов Н.П.** Экология животных : учеб. пособие. — 2-е изд. — М. : Высш. шк., 1963. — 618 с.
- Нейман А.А.** О закономерностях состава морских донных биоценозов // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 4. — С. 618–621.
- Несис К.Н.** Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2 : Биологическая продуктивность океана. — М. : Наука, 1977. — С. 5–13.
- Несис К.Н.** Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция : моногр. — М. : Наука, 1985. — 286 с.
- Одум Ю.** Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.; Т. 2. — 376 с.
- Парин Н.В.** Ихтиофауна океанской эпипелагиали : моногр. — М. : Наука, 1968. — 186 с.
- Парин Н.В.** Рыбы открытого океана : моногр. — М. : Наука, 1988. — 272 с.
- Рамад Ф.** Основы прикладной экологии: воздействие человека на биосферу : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1981. — 544 с.
- Резвой П.К.** К определению понятия «биоценоз» // Рус. гидробиол. журн. — 1924. — Т. 3, № 8–10. — С. 204–209.
- Реймерс Н.Ф.** Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) : моногр. — М. : Россия молодая, 1994. — 367 с.
- Реформатский А.А.** Мысли о терминологии // Современные проблемы русской терминологии. — М. : Наука, 1986. — С. 163–198.
- Северцов А.С.** Направленность эволюции : моногр. — М. : МГУ, 1990. — 272 с.
- Симпсон Д.Г.** Темпы и формы эволюции : моногр. — М. : Госиздат, 1948. — 358 с.
- Сукачев В.Н.** Основные современные проблемы биоценологии // Журн. общ. биол. — 1965. — Т. 26, № 3. — С. 249–260.
- Суперанская А.В., Подольская Н.В., Васильева Н.В.** Общая терминология: вопросы теории : моногр. — М. : ЛКИ, 2007. — 248 с.
- Суханов В.В., Петропавловский Б.С., Чавтур Н.А.** Алгоритмическое районирование древесной растительности Сихотэ-Алинского заповедника // Биол. науки. — 1992. — № 10. — С. 128–138.
- Суханов В.В., Петропавловский Б.С., Чавтур Н.А.** Структура растительных сообществ Сихотэ-Алинского заповедника : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 220 с.

Суханов В.В., Шунтов В.П., Лапко В.В. Метод компьютерного выделения биоценологических комплексов на примере районирования акватории Охотского моря // Мат-лы 7-го съезда гидробиол. о-ва РАН. — Казань : Полиграф, 1996. — Т. 1. — С. 160–162.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы : моногр. — М. : Прогресс, 1980. — 328 с.

Филатова З.А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Тр. ПИНРО. — 1938. — Вып. 2. — С. 3–58.

Филиппев И.Н. Опыт точного определения основных понятий, касающихся распределения донных водных животных // Рус. гидробиол. журн. — 1924. — Т. 3, № 1–2. — С. 1–7.

Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии : моногр. — Л. ; М. : Сельколхозгис, 1932. — 672 с.

Хайлов К.М., Попов А.Е. Концепция живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. — 1983. — № 15. — С. 3–16.

Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Рус. орнитол. журн. — 2002. — Экспресс-выпуск 203. — С. 1019–1037.

Шварц С.С. К истории основных понятий современной экологии // Очерки по истории экологии. — М. : Наука, 1970. — С. 89–105.

Шелов С.Д. Термин. Терминологичность. Терминологические определения : моногр. — СПб. : СПбГУ, 2003. — 277 с.

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

Шунтов В.П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестн. ДВО РАН. — 2000. — № 1. — С. 19–29.

Шунтов В.П. Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Биол. моря. — 1986. — № 3. — С. 3–14.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Barash D.P. Concentration of dominance and adaptive zones // *Oikos*. — 1973. — Vol. 24, № 2. — P. 328–330. DOI: 10.2307/3543892.

Beamish R.J., Leask K.D., Ivanov O.A. et al. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres // *Progress in Oceanography*. — 1999. — Vol. 43, Iss. 2. — P. 399–442. DOI: 10.1016/S0079-6611(99)00017-8.

Bodenheimer F.S. Animal ecology to-day. — Den Haag : Uitgev. Dr. W. Junk, 1958. — 276 p.

Brown J.H. On the relationship between abundance and distribution of species // *Am. Nat.* — 1984. — Vol. 124, № 2. — P. 255–279.

Clements F.E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. — Wash. : Carnegie Institution of Washington, 1916. — 512 p.

Clements F.E. Research methods in ecology. — Lincoln, Nebraska : University Publishing Company, 1905. — 334 p.

Clements F.E., Shelford V.E. Bio-ecology. — N.Y. : Jon Wiley & Sons, 1939. — 425 p.

Curtis J.T., McIntosh R.P. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin // *Ecology*. — 1951. — Vol. 32, № 3. — P. 476–496.

Davis F.M. Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. I. Preliminary investigation of the Dogger Bank : *Fish. Invest. London (Ser. 2)*. — 1923. — Vol. 6, № 2. — 54 p.

Elton C.S. Animal ecology. — N.Y. : Macmillan Co., 1927. — 260 p.

Emerson A.E. Social coordination and superorganism // *Am. Midl. Nat.* — 1939. — Vol. 21, № 1. — P. 182–209.

Ford E. Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth // *J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*. — 1923. — Vol. 13, Iss. 1. — P. 164–224.

Gaston K.J. The structure and dynamics of geographic ranges. — Oxford : Oxford Univ. Press, 2003. — 266 p.

Gaston K.J., Blackburn T.M. A critique for macroecology // *Oikos*. — 1999. — Vol. 84, № 3. — P. 353–368. DOI: 10.2307/3546417.

Gaston K.J., Blackburn T.M., Greenwood J.J.D. et al. Abundance-occupancy relationships // *J. Appl. Ecol.* — 2000. — Vol. 37, Suppl. 1. — P. 39–59.

Gause G.F. The struggle for existence. — Baltimore : Williams and Wilkins Co., 1934. — 163 p.

Gjøsaeter J., Kawaguchi K. A review of the world resources of mesopelagic fish : *FAO Fish. Techn. Pap.* — 1980. — Vol. 193. — 151 p.

Gleason H.A. The individualistic concept of the plant association // *Bull. Torrey Bot. Club*. — 1926. — Vol. 53, № 1. — P. 7–26.

Gleason H.A. The individualistic concept of the plant association // *Am. Midl. Nat.* — 1939. — Vol. 21, № 1. — P. 92–110.

- Goodall D.W.** The continuum and the individualistic association // *Vegetatio*. — 1963. — Vol. 11, № 5/6. — P. 297–316.
- Grinnell J.** The niche-relationships of the California thrasher // *Auk*. — 1917. — Vol. 34, № 4. — P. 427–433.
- Hardin G.** The competitive exclusion principle // *Science*. — 1960. — Vol. 131. — P. 1292–1297.
- Harvey P.H., Godfray H.C.J.** How species divide resources // *Am. Nat.* — 1987. — Vol. 129, № 2. — P. 318–320.
- Holt A.R., Gaston K.J., He F.** Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: a review // *Basic and Applied Ecology*. — 2002. — Vol. 3, № 1. — P. 1–13.
- Holt R.D., Lawton J.H., Gaston K.J., Blackburn T.M.** On the relationship between range size and local abundance: back to basics // *Oikos*. — 1997. — Vol. 78, № 1. — P. 183–190.
- Hunt O.D.** The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* — 1925. — Vol. 13, Iss. 3. — P. 560–599.
- Hutchinson G.E.** Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. — 1957. — Vol. 22. — P. 415–427.
- Hutchinson G.E.** The niche: an abstractly inhabited hypervolume // *The ecological theatre and the evolutionary play*. — New Haven : Yale Univ. Press, 1965. — P. 26–78.
- Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices** / eds R. Wittenberg, M.J.W. Cock. — Wallingford : CABI, 2001. — 228 p.
- Invasive species in a changing world** / eds H.A. Mooney, R.J. Hobbs. — Wash. : Island Press, 2000. — 456 p.
- Irigoien X., Klevjer T.A., Rostad A. et al.** Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean // *Nature Communications*. — 2014. — Vol. 5 — P. 1–10. DOI: 10.1038/ncomms4271.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M.** 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the Global Invasive Species Database. — Auckland : IUCN-ISSG, 2000. — 11 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.** The theory of island biogeography. — Princeton : Univ. Press, 2001. — 224 p.
- McDougall W.B.** *Plant Ecology*. — Philadelphia : Lea & Febiger, 1927. — 326 p.
- McIntosh R.P.** The continuum concept of vegetation // *Bot. Rev.* — 1967. — Vol. 33, № 2. — P. 130–187.
- McNeely J.A. (ed.)** *The Great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive Alien Species*. — IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 2001. — 242 p.
- McNeely J.A., Mooney H.A., Neville L.E. et al. (eds.)** A global strategy on invasive alien species. — IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 2001. — 50 p.
- Mitter C., Farrell B., Wiegmann B.** The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification? // *Am. Nat.* — 1988. — Vol. 132, № 1. — P. 107–128.
- Möbius K.** *Die Auster und die Austerwirtschaft*. — Berlin : Wiegandt, Hempel & Parey, 1877. — 126 S.
- Odum E.P.** Energy flow in ecosystems: a historical review // *Am. Zool.* — 1968. — Vol. 8, № 1. — P. 11–18.
- Petersen C.G.J.** A brief survey of the animal communities in Danish waters // *Am. J. Sci. (Ser. 5)*. — 1924. — Vol. 7. — P. 343–354.
- Petersen C.G.J.** On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiania Fjord and the Danish waters : *Rep. Dan. Biol. St.* — 1915. — Vol. 23. — 28 p.
- Petersen C.G.J.** The sea bottom and its production of fish-food. A survey of the work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883–1917 : *Rep. Dan. Biol. St.* — 1918. — Vol. 25. — 62 p.
- Petersen C.G.J.** Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography : *Rep. Dan. Biol. St.* — 1913. — Vol. 21. — 68 p.
- Petersen C.G.J., Boysen-Jensen P.** Valuation of the sea. I. Animal life of the sea bottom, its food and quantity : *Rep. Dan. Biol. St.* — 1911. — Vol. 20. — 81 p.
- Polly P.D.** Adaptive zones and the pinniped ankle: a three-dimensional quantitative analysis of carnivoran tarsal evolution // *Mammalian evolutionary morphology: a tribute to Frederick S. Szalay*. — Springer : Dordrecht, 2008. — P. 167–196. DOI 10.1007/978-1-4020-6997-0_9.
- Ravera O.** Considerations on some ecological principles // *Trends in ecological research for the 1980s : NATO Conference Series*. — 1984. — Vol. 7. — P. 145–162.
- Shine C., Williams N., Gündling L.** A guide to designing legal and institutional frameworks on alien invasive species. — Gland ; Switzerland Cambridge ; Bonn : IUCN, 2000. — 138 p.

- Shuntov V.P.** Review of research into macroecosystems of the Far Eastern seas: results, objectives, doubts // PICES Ann. Rep. 8th Meet. — Sidney, 2000. — P. 15–23.
- Simpson G.G.** Tempo and mode in evolution. — N.Y. : Columbia Univ. Press, 1944. — 217 p.
- Stephen A.C.** Preliminary survey of the Scottish waters of the North Sea by the Petersen grab // Sci. Invest. Fish. Scot. — 1922. — № 3. — P. 1–21.
- Stephenson W., Williams W.T., Cook S.D.** Computer analyses of Petersen's original data on bottom communities // Ecol. Monogr. — 1972. — Vol. 42, Iss. 4. — P. 387–415.
- Tansley A.G.** The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. — 1935. — Vol. 16. — P. 284–307.
- The Economics of Biological Invasions** / eds C. Perrings, M.H. Williamson, S. Dalmazzone. — Cheltenham, Northampton : Edward Elgar Publishing, 2000. — 249 p.
- Thienemann A.** Der See als Lebensinheit // Die Naturwissenschaften. — 1925. — Vol. 13, Iss. 27. — P. 589–600. DOI: 10.1007/BF01578192.
- Thorson G.** Bottom communities (sublittoral of shallow shelf) // Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. V. 1 : Ecology Mem. Geol. Soc. Amer. — 1957. — Vol. 67. — P. 461–534.
- Thorson G.** Contributions to the animal ecology of the Scoresby Sound fjord complex (east Greenland) // Meddelelser om Grønland. — 1934. — Vol. 100, № 3. — P. 1–69.
- Thorson G.** Investigations on shallow water animal communities in the Franz Joseph Fjord (east Greenland) and adjacent waters // Meddelelser om Grønland. — 1933. — Vol. 100, № 2. — P. 1–70.
- Thorson G.** Modern aspects of marine level-bottom animal communities // J. Mar. Res. — 1955. — Vol. 14, № 4. — P. 387–397.
- Udvardy M.D.F.** Dynamic zoogeography with special reference to land animals. — N.Y. : Van Nostrand Reinhold, 1969. — 445 p.
- Underwood A.J.** What is a community? // Patterns and Processes in the History of Life. Dahlem Workshop Reports. — 1986. — Vol. 36. — P. 351–367.
- VanValen L.** Adaptive zones and the orders of mammals // Evolution. — 1971. — Vol. 25, № 2. — P. 420–428.
- Whittaker R.H.** A criticism of the plant association and climatic climax concepts // Northwest Sci. — 1951. — Vol. 25. — P. 17–31.

References

- Alimov, A.F.**, *Elementy teorii funkcionirovaniya vodnykh ekosistem* (Elements of the Theory of Functioning of Aquatic Ecosystems), St. Petersburg: Nauka, 2000.
- Bekker, V.E.**, *Miktofovye ryby Mirovogo okeana* (Myctophid Fishes of the World Ocean), Moscow: Nauka, 1983.
- Beklemishev, V.N.**, On the classification of biocenological (symphysiological) relationships, *Byull. Mosk. O-va. Ispyt. Prir., Otd. Biol.*, 1951, vol. 56, no. 5, pp. 3–30.
- Biologicheskii entsiklopedicheskii slovar' (Biological encyclopedic dictionary)**, Gilyarov, M.S., ed., Moscow: Sovetskaya Entsiklopediya, 1986.
- Bol'shaya rossiiskaya entsiklopediya (Great Russian Encyclopedia)**, Osipov, Yu.S., 35 vols., Moscow: Rossiiskaya Entsiklopediya, 2004–2014.
- Bol'shaya sovetskaya entsiklopediya (Great Soviet Encyclopedia)**, Prokhorov, A.M., 30 vols., Moscow: Sovetskaya Entsiklopediya, 3rd ed., 1969–1978.
- Brotskaya, V.A. and Zenkevich, L.A.**, Quantitative survey of the bottom fauna in the Barents Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1939, vol. 4, pp. 5–126.
- Buyanova, L.Yu.**, *Termin kak edinitsa logosa* (Term as a Unit Logos), Krasnodar: Kuban. Gos. Univ., 2002.
- Vereshchagin, G.O.**, On the issue of biocenoses and stations in waterbodies, *Russ. Hidrobiol. Zh.*, 1923, vol. 2, no. 3–4, pp. 53–63.
- Vinogradov, M.E.**, *Vertikal'noe raspredelenie okeanicheskogo zooplanktona* (Vertical Distribution of Oceanic Zooplankton), Moscow: Nauka, 1968.
- Volvenko, I.V.**, General principles of spatial-temporal variability of integral parameters for pelagic macrofauna in the North-West Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 159, pp. 43–69.
- Volterra, V.**, *Matematicheskaya teoriya bor'by za sushchestvovanie* (The Mathematical Theory of Struggle for Existence), Moscow: Nauka, 1976. (Russian translation)
- Vorobyev, V.P.**, *Bentos Azovskogo morya* (Benthos of the Sea of Azov), Simferopol: Krymizdat, 1949.
- Geptner, V.G.**, *Obshchaya zoogeografiya* (General Zoogeography), Moscow: Gos. Izd. Biol. Med. Lit., 1936.

Golikov, A.N., Skarlato, O.A., and Tabunkov, V.D., *Biotsenozы melkovodii yuzhnogo Sakhalina (prilozhenie k stat'e)* (Biocenoses of Shallow Waters of Southern Sakhalin (Appendix to the Article)), Leningrad: Nauka, 1985.

Grinev-Grinevich, S.V., *Terminovedenie* (Terminology), Moscow: Akademiya, 2008.

Davydov, I.V., On the nature of long-term variations in the abundance of fish and the possibility of their prediction, in *Dinamika chislennosti promyslovykh zhyvotnykh dal'nevostochnykh morei* (Dynamics of Abundance of Commercial Animals in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 5–16.

Danilenko, V.P., *Russkaya terminologiya: opyt lingvisticheskogo opisaniya* (Russian Terminology: Experience of Linguistic Description), Moscow: Nauka, 1977.

Dedyu, I.I., *Ekologicheskii entsiklopedicheskii slovar'* (Ecological Encyclopedic Dictionary), Kishinev: Gl. Red. Mold. Sov. Entsikl., 1989.

Giller, P.S., *Community Structure and the Niche*, London: Chapman and Hall, 1984.

Zhadin, V.V., General issues, basic concepts, and objectives of the freshwater hydrobiology, in *Zhizn' presnykh vod SSSR* (Life in Fresh Waters of the USSR), Moscow: Akad. Nauk. SSSR, 1950, vol. 3, pp. 7–112.

Zagorovskaya, O.V. and Dan'kova, T.N., *Termin i terminologiya* (Term and Terminology), Voronezh: Nauchnaya Kniga, 2011.

Zenkevich, L.A., *Fauna i biologicheskaya produktivnost' morya. T. 1: Mirovoi okean* (Fauna and Biological Capacity of the Sea, vol. 1: World Ocean), Moscow: Sovetskaya Nauka, 1951.

Zenkevich, L.A., *Fauna i biologicheskaya produktivnost' morya. T. 2: Morya SSSR* (Fauna and Biological Capacity of the Sea, vol. 2: Seas of the USSR), Moscow: Sovetskaya Nauka, 1947.

Zernov, S.A., *K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya* (On the Issue of Studying the Life of the Black Sea), *Zap. Imp. Akad. Nauk Fiz.-Mat. Otd.*, 1913, vol. 32, no. 1.

Karedin, Ye.P., Resources of the northern Pacific mezopelagic fishes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 391–416.

Karzinkin, G.S., An attempt of practical resolution of the “biocenosis” concept. Part 1: The dependence of the characteristics of biocenosis on general environmental conditions, *Russ. Zool. Zh.*, 1926, vol. 6, no. 4, pp. 97–133.

Karzinkin, G.S., An attempt of practical resolution of the “biocenosis” concept. Part 1: The dependence of the characteristics of biocenosis on general environmental conditions, *Russ. Zool. Zh.*, 1927, vol. 7, no. 1, pp. 3–33.

Karzinkin, G.S., An attempt of practical resolution of the “biocenosis” concept. Part 2: The effects of various factors on biocenosis, *Russ. Zool. Zh.*, 1927, vol. 7, no. 2, pp. 34–76.

Kashkarov, D.N., *Osnovy ekologii zhyvotnykh* (Basics of Animal Ecology), Moscow: Medgiz, 1938.

Klyashtorin, L.B. and Lyubushin, A.A., *Tsiklicheskiye izmeneniya klimata i ryboproduktivnosti* (Cyclic Changes in Climate and Fish Capacity), Moscow: VNIRO, 2005.

Kuznetsov, A.P., *Fauna donnykh bespozvonochnykh prikamchatskikh vod Tikhogo okeana i severnykh Kuril'skikh ostrovov* (The Fauna of Benthic Invertebrates in the Pacific Waters off Kamchatka and the Northern Kuril Islands), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1963.

Kulikova, I.S. and Salmina, D.V., On the issue of the terminological status of the word combination “basic term”, *Nauchn. Vestn. Voronezh. Gos. Arkhit.-Stroit. Univ.*, 2016, no. 2(21), pp. 20–31.

Lotte, D.S., *Osnovy postroeniya nauchno-tehnicheskoi terminologii: voprosy teorii i metodiki* (Fundamentals of Construction of Scientific and Technical Terminology: Issues of Theory and Methodology), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1961.

Markov, A.V. and Naimark, E.B., *Kolichestvennyye zakonomernosti makroevolyutsii. Opyt primeneniya sistemnogo podkhoda k analizu razvitiya nadvidovykh taksonov* (Quantitative Patterns of Macroevolution: Experience of Applying a Systemic Approach to the Analysis of the Development of Superspecies Taxa), Moscow: Borysyak Paleontol. Inst., Ross. Akad. Nauk, 1998.

Mirkin, B.M. and Rozenberg, G.S., *Tolkovy slovar' sovremennoi fitotsenologii* (Explanatory Dictionary of Modern Phytocenology), Moscow: Nauka, 1983.

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

Naumov, N.P., *Ekologiya zhyvotnykh* (Animal Ecology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1963, 2nd ed.

Neyman, A.A., On the composition regularities of marine benthic biocoenoses, *Zool. Zh.*, 1963, vol. 42, no. 4, pp. 618–621.

Nesis, K.N., General environmental concepts applied to marine communities. Community as a continuum, in *Biologiya okeana. T. 2: Biologicheskaya produktivnost' okeana* (Biology of the Ocean, vol. 2: Biological Capacity of the Ocean), Moscow: Nauka, 1977, pp. 5–13.

Nesis, K.N., *Okeanicheskiye golovonogiye molluski: rasprostraneniye, zhiznennyye formy, evolyutsiya* (Oceanic Cephalopods: Distribution, Life Forms, Evolution), Moscow: Nauka, 1985.

- Odum, E.P.**, *Ecology*, New York: Holt, Rinehart and Winston, 1963.
- Parin, N.V.**, *Ikhtiofauna okeanskoj epipelagialy* (Ichthyofauna of the Ocean Epipelagic Zone), Moscow: Nauka, 1968.
- Parin, N.V.**, *Ryby otkrytogo okeana* (Fishes of the Open Ocean), Moscow: Nauka, 1988.
- Ramade, F.**, *Éléments d'Ecologie Appliquée*, New-York: McGraw-Hill, 1974.
- Rezvoi, P.K.**, To the definition of the concept "biocenosis", *Russ. Gidrobiol. Zh.*, 1924, vol. 3, nos. 8–10, pp. 204–209.
- Reimers, N.F.**, *Ekologiya (teorii, zakony, pravila, printsipy i gipotezy)* (Ecology (Theories, Laws, Rules, Principles, and Hypotheses)), Moscow: Rossiya molodaya, 1994.
- Reformatsky, A.A.**, Thoughts on terminology, in *Sovremennye problemy russkoi terminologii* (Modern Problems of Russian Terminology), Moscow: Nauka, 1986, pp. 163–198.
- Severtsov, A.S.**, *Napravlennost' evolyutsii* (The Directionality of the Evolution), Moscow: MGU, 1990.
- Simpson, G.G.**, *Tempo and Mode in Evolution*, Moscow: State Publishing House, 1948.
- Sukachev, V.N.**, Principal problems in modern biocenology, *Zh. Obshch. Biol.*, 1965, vol. 26, no. 3, pp. 249–260.
- Superanskaya, A.V., Podol'skaya, N.V., and Vasil'eva, N.V.**, *Obshchaya terminologiya: voprosy teorii* (General Terminology: Theoretical Issues), Moscow: LKI, 2007.
- Sukhanov, V.V., Petropavlovsky, B.S., and Chavtur, N.A.**, Algorithmic zoning of wood vegetation of the Sikhote-Alin reserve, *Biol. Nauki*, 1992, no. 10, pp. 128–138.
- Sukhanov, V.V., Petropavlovsky, B.S., and Chavtur, N.A.**, *Struktura rastitel'nykh soobshchestv Sikhote-Alinskogo zapovednika* (The Structure of the Plant Communities of the Sikhote-Alin Nature Reserve), Vladivostok: Dal'nauka, 1994.
- Sukhanov, V.V., Shuntov, V.P., and Lapko, V.V.**, The method of computer selection of biocenotic complexes exemplified by zoning of the Sea of Okhotsk, *Mater. 7 s'ezda gidrobiol. o-va Ross. Akad. Nauk*. (Proc. 7th Meet. Hydrobiol. Soc. Russ. Acad. Sci.), Kazan: Poligraf, 1996, vol. 1, pp. 160–162.
- Whittaker, R.H.**, *Communities and Ecosystems*, New York: Macmillan, 1975, 2nd ed.
- Filatova, Z.A.**, Quantitative assessment of the benthic fauna in the southwestern Barents Sea, *Tr. Polyrn. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1938, no. 2, pp. 3–58.
- Filipyev, I.N.**, Experience in precise definition of basic concepts concerning the distribution of benthic aquatic animals, *Russ. Gidrobiol. Zh.*, 1924, vol. 3, no. 1–2, pp. 1–7.
- Friederichs, K.**, *Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land-und forstwirtschaftlichen Zoologie insbesondere der Entomologie*, Berlin: Paul Parey, 1930.
- Khailov, K.M. and Popov, A.E.**, The concept of living mass as a regulator of functions of aquatic organisms, *Ekol. Morya*, 1983, no. 15, pp. 3–16.
- Khlebosolov, E.I.**, The theory of ecological niche: History and current state, *Russ. Ornitol. Zh.*, 2002, no 203, pp. 1019–1037.
- Shvarts, S.S.**, On the history of the basic concepts in modern ecology, *Ocherki po istorii ekologii* (Essays on the History of Ecology), Moscow: Nauka, 1970, pp. 89–105.
- Shelov, S.D.**, *Termin. Terminologichnost'. Terminologicheskie opredeleniya* (Term. Terminology. Terminological Definitions), St. Petersburg: S.-Peterb. Gos. Univ., 2003.
- Shuntov, V.P.**, *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, vol. 2.
- Shuntov, V.P.**, Outcomes of the study of macroecosystems in the Far Eastern seas of Russia: objectives, results, doubts, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2000, no. 1, pp. 19–29.
- Shuntov, V.P.**, The present state of knowledge of long-term cyclical fluctuations in the abundance of fish in seas of the Far East, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 3, pp. 127–137.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhoookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.
- Barash, D.P.**, Concentration of dominance and adaptive zones, *Oikos*, 1973, vol. 24, no. 2, pp. 328–330. doi 10.2307/3543892
- Beamish, R.J., Leask, K.D., Ivanov, O.A., Balanov, A.A., Orlov, A.M., and Sinclair, B.**, The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres, *Prog. Oceanogr.*, 1999, vol. 43, no. 2, pp. 399–442. doi 10.1016/S0079-6611(99)00017-8
- Bodenheimer, F.S.**, *Animal Ecology To-Day*, Den Haag: Uitgev. Dr. W. Junk, 1958.
- Brown, J.H.**, On the relationship between abundance and distribution of species, *Am. Nat.*, 1984, vol. 124, no. 2, pp. 255–279.
- Clements, F.E.**, *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*, Wash.: Carnegie Inst. Wash., 1916.
- Clements, F.E.**, *Research Methods in Ecology*, Lincoln, Nebr.: Univ. Publ. Co., 1905.
- Clements, F.E. and Shelford, V.E.**, *Bio-Ecology*, New York: Wiley, 1939.

- Curtis, J.T. and McIntosh, R.P.**, An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin, *Ecology*, 1951, vol. 32, no. 3, pp. 476–496.
- Davis, F.M.**, Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. No. 1. Preliminary investigation of the Dogger Bank, *M.A.F. Fish. Invest., Ser. II*, 1923, vol. 6, no. 2.
- Elton, C.S.**, *Animal Ecology*, New York: Macmillan Co., 1927.
- Emerson, A.E.**, Social coordination and superorganism, *Am. Midl. Nat.*, 1939, vol. 21, no. 1, pp. 182–209.
- Ford, E.**, Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth, *J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*, 1923, vol. 13, no. 1, pp. 164–224.
- Gaston, K.J.**, *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*, Oxford: Oxford Univ. Press, 2003.
- Gaston, K.J. and Blackburn, T.M.**, A critique for macroecology, *Oikos*, 1999, vol. 84, no. 3, pp. 353–368. doi 10.2307/3546417
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., Quinn, R.M., and Lawton, J.H.**, Abundance-occupancy relationships, *J. Appl. Ecol.*, 2000, vol. 37, suppl. 1, pp. 39–59.
- Gause, G.F.**, *The Struggle for Existence*, Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1934.
- Gjøsaeter, J. and Kawaguchi, K.**, A review of the world resources of mesopelagic fish, *FAO Fish. Tech. Pap.*, 1980, vol. 193.
- Gleason, H.A.**, The individualistic concept of the plant association, *Bull. Torrey Bot. Club*, 1926, vol. 53, no. 1, pp. 7–26.
- Gleason, H.A.**, The individualistic concept of the plant association, *Am. Midl. Nat.*, 1939, vol. 21, no. 1, pp. 92–110.
- Goodall, D.W.**, The continuum and the individualistic association, *Vegetatio*, 1963, vol. 11, no. 5/6, pp. 297–316.
- Grinnell, J.**, The niche-relationships of the California thrasher, *Auk*, 1917, vol. 34, no. 4, pp. 427–433.
- Hardin, G.**, The competitive exclusion principle, *Science*, 1960, vol. 131, pp. 1292–1297.
- Harvey, P.H. and Godfray, H.C.J.**, How species divide resources, *Am. Nat.*, 1987, vol. 129, no. 2, pp. 318–320.
- Holt, A.R., Gaston, K.J., and He, F.**, Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: a review, *Basic Appl. Ecol.*, 2002, vol. 3, no. 1, pp. 1–13.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Gaston, K.J., and Blackburn, T.M.**, On the relationship between range size and local abundance: back to basics, *Oikos*, 1997, vol. 78, no. 1, pp. 183–190.
- Hunt, O.D.**, The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1925, vol. 13, no. 3, pp. 560–599.
- Hutchinson, G.E.**, Concluding remarks, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1957, vol. 22, pp. 415–427.
- Hutchinson, G.E.**, The niche: an abstractly inhabited hypervolume, *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*, New Haven, Conn.: Yale Univ. Press, 1965, pp. 26–78.
- Invasive Alien Species: A Toolkit of Best Prevention and Management Practices***, Wittenberg, R. and Cock, M.J.W., eds., Wallingford, U.K.: CABI, 2001.
- Invasive Species in a Changing World***, Mooney, H.A. and Hobbs, R.J., eds., Washington: Island Press, 2000.
- Irigoiien, X., Klevjer, T.A., Rostad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuna, J.L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzales-Gordillo, J.I., Hernandez-Leon, S., Agusti-Requena, S., Aksnes, D.L., Duarte Quesada, C., and Kaartvedt, S.**, Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean, *Nat. Commun.*, 2014, vol. 5, pp. 1–10. doi 10.1038/ncomms4271
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., and De Poorter, M.**, *100 of the World's Worst Invasive Alien Species: A Selection from the Global Invasive Species Database*, Auckland: IUCN-ISSG, 2000.
- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O.**, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton, N.J.: Univ. Press, 2001.
- McDougall, W.B.**, *Plant Ecology*, Philadelphia: Lea and Febiger, 1927.
- McIntosh, R.P.**, The continuum concept of vegetation, *Bot. Rev.*, 1967, vol. 33, no. 2, pp. 130–187.
- McNeely, J.A. (ed.)**, *The Great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive Alien Species*, IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 2001.
- McNeely, J.A., Mooney, H.A., Neville, L.E., Schei, P., Waage, J.K. (eds.)**, *A global strategy on invasive alien species*, IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 2001.
- Mitter, C., Farrell, B., and Wiegmann, B.**, The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification?, *Am. Nat.*, 1988, vol. 132, no. 1, pp. 107–128.
- Möbius, K.**, *Die Auster und die Austernwirth, schaft*, Berlin: Wiegand, Hempeltd and Parey, 1877.

Odum, E.P., Energy flow in ecosystems: a historical review, *Am. Zool.*, 1968, vol. 8, no. 1, pp. 11–18.

Petersen, C.G.J., A brief survey of the animal communities in Danish waters, *Am. J. Sci., Ser. 5*, 1924, vol. 7, pp. 343–354.

Petersen, C.G.J., On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiania Fjord and the Danish waters, *Rep. Dan. Biol. Stn.*, 1915, vol. 23.

Petersen, C.G.J., The sea bottom and its production of fish-food. A survey of the work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883–1917, *Rep. Dan. Biol. Stn.*, 1918, vol. 25.

Petersen, C.G.J., Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography, *Rep. Dan. Biol. Stn.*, 1913, vol. 21.

Petersen, C.G.J. and Boysen-Jensen, P., Valuation of the sea. I. Animal life of the sea bottom, its food and quantity, *Rep. Dan. Biol. Stn.*, 1911, vol. 20.

Polly, P.D., Adaptive zones and the pinniped ankle: a three-dimensional quantitative analysis of carnivoran tarsal evolution, *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay*, Springer: Dordrecht, 2008, pp. 167–196. doi 10.1007/978-1-4020-6997-0_9

Ravera, O., Considerations on some ecological principles, *Trends Ecol. Res. 1980s, NATO Conf. Ser.*, 1984, vol. 7, pp. 145–162.

Shine, C., Williams, N., and Gündling, L., *A Guide to Designing Legal and Institutional Frameworks on Alien Invasive Species*, Gland, Switzerland: IUCN, 2000.

Shuntov, V.P., Review of research into macroecosystems of the Far Eastern seas: results, objectives, doubts, *PICES Ann. Rep. 8th Meet.*, Sidney, 2000, pp. 15–23.

Simpson, G.G., *Tempo and Mode in Evolution*, New York: Columbia Univ. Press, 1944.

Stephen, A.C., Preliminary survey of the Scottish waters of the North Sea by the Petersen grab, *Sci. Invest. Fish. Scot.*, 1922, no. 3, pp. 1–21.

Stephenson, W., Williams, W.T., and Cook, S.D., Computer analyses of Petersen's original data on bottom communities, *Ecol. Monogr.*, 1972, vol. 42, no. 4, pp. 387–415.

Tansley, A.G., The use and abuse of vegetational concepts and terms, *Ecology*, 1935, vol. 16, pp. 284–307.

The Economics of Biological Invasions, Perrings, C., Williamson, M.H., Dalmazzone, S., eds., Cheltenham, Northampton: Edward Elgar Publ., 2000.

Thienemann, A., Der See als Lebenseinheit, *Die Naturwissenschaften*, 1925, vol. 13, no. 27, pp. 589–600. doi 10.1007/BF01578192

Thorson, G., Bottom communities (sublittoral of shallow shelf), *Treatise Mar. Ecol. Paleoecol., vol. 1: Ecol. Mem. Geol. Soc. Am.*, 1957, vol. 67, pp. 461–534.

Thorson G. Contributions to the animal ecology of the Scoresby Sound fjord complex (east Greenland), *Medd. Groenl.*, 1934, vol. 100, no. 3, pp. 1–69.

Thorson, G., Investigations on shallow water animal communities in the Franz Joseph Fjord (east Greenland) and adjacent waters, *Medd. Groenl.*, 1933, vol. 100, no. 2, pp. 1–70.

Thorson, G., Modern aspects of marine level-bottom animal communities, *J. Mar. Res.*, 1955, vol. 14, no. 4, pp. 387–397.

Udvardy, M.D.F., *Dynamic Zoogeography with Special Reference to Land Animals*, New York: Van Nostrand Reinhold, 1969.

Underwood, A.J., What is a community? in *Patterns and Processes in the History of Life, Dahlem Workshop Rep.*, 1986, vol. 36, pp. 351–367.

VanValen, L., Adaptive zones and the orders of mammals, *Evolution*, 1971, vol. 25, no. 2, pp. 420–428.

Whittaker, R.H., A criticism of the plant association and climatic climax concepts, *Northwest Sci.*, 1951, vol. 25, pp. 17–31.

Поступила в редакцию 15.08.2018 г.

После доработки 22.08.2018 г.

Принята к публикации 11.10.2018 г.