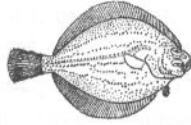


УДК 597.587.9

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КАМБАЛООБРАЗНЫХ РЫБ (PLEURONECTIFORMES) ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

Ю. П. Дьяков



Дается характеристика зоогеографического состава камбалообразных рыб в дальневосточных морях, омывающих берега России. Анализируется распространение видов и изменчивость фауны камбалообразных рыб в пределах акватории, объединяющей Японское, Охотское, Берингово, Чукотское моря, тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов. Установлено, что пространственная организация фауны этой группы рыб имеет достаточно сложную иерархическую структуру. По видовому разнообразию камбал исследованная акватория образует два крупных региона, каждый из которых состоит из двух субрегионов, включающих в себя подразделения более низкого уровня — районы. Каждое из указанных подразделений в той или иной степени отличается от других видовым составом камбал. Приводится перечень видов, наиболее характерных для фауны камбал конкретного зоогеографического подразделения, с учетом его иерархического уровня. Получены данные о существовании своего рода центров видовой разнообразия камбал с наиболее типичной их фауной для северного или южного регионов.

Yu. P. Dyakov. Distribution and zoogeographical characteristics of Pleuronectiformes of Far Eastern seas of Russia // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 9. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2007. P. 205–229.

Zoogeographical composition of Pleuronectiformes of Far Eastern Seas has been characterized. The distribution of species and the dynamics of the fauna within the area including the Sea of Japan, the Okhotsk Sea, the Bering Sea, the Chukotka Sea, the Pacific Ocean waters adjacent Kamchatka and the Kurile Islands, has been analyzed. It has been revealed, that spatial organization of the fauna mentioned has indeed complicated hierarchical structure. In the diversity of flounder species the area studied demonstrates two large pools, each consisting of two subpools, embracing the units (districts) of a lower level. Every unit is more or less different from the other ones in the composition of flounder species. The list of species most typical for the flounder fauna of each certain zoogeographical unit has been provided depending on hierarchical levels. The data on the occurrence of flounder species diversity distribution centers have been figured out for most typical fauna of the northern and southern regions.

Вся акватория дальневосточных морей, омывающих берега России, расположена в пределах трех широтных зон: арктической, бореальной и северной субтропической (Несис, 1982). Перечисленные зоны делятся на подзоны. Арктическая зона делится на высокоарктическую и низкоарктическую подзоны. К последней из них относятся Чукотское море и северная часть Берингова моря. Бореальная зона состоит из высокобореальной и низкобореальной подзон. Оставшаяся часть Берингова моря и практически все Охотское море, за исключением его самого южного сектора, входят в высокобореальную подзону, а южная часть Охотского и северная часть Японского морей — в низкобореальную. К северной субтропической зоне относится южная часть Японского моря.

Исследованию распространения камбал в северной части Тихого океана посвящено довольно много работ. В многочисленных статьях и монографиях с разной степенью глубины анализируются распространение и встречаемость представителей этой группы рыб (Шмидт, 1904,

1934, 1935; Линдберг, 1947; Моисеев, 1953, 1955; Новиков, 1961, 1971, 1974; Носов, 1972; Фадеев, 1959, 1978а, б; Федоров, 1967, 1973а, б, 2000; Орлов, 1998; Четвергов, 2001; Полутков, Тихонов, 1957; Линдберг, Федоров, 1993; Токранов, Винников, 2000; Черешнев и др., 2001; Шейко, Федоров, 2000; Wilimovsky, 1964; Ueno, 1971; Amaoka et al., 1981, 1995; Hubbs and Wilimovsky, 1964; и многие другие). Достаточно крупные аналитические обобщения данных по распространению камбал этого региона содержатся в работах П.А. Моисеева (1953) и Н.С. Фадеева (1987).

П.А. Моисеев (1953) рассмотрел географическое распространение 27 видов камбал подсемейства Pleuronectinae и одного вида сем. Paralichthyidae (*Paralichthys olivaceus*, который ранее был отнесен к сем. Botiidae) в северной части Тихого океана. На основе проведенного анализа он выделил несколько групп камбал, в соответствии с зоогеографическим районированием, выполненным А.П. Андрияшевым (1939) и Л.Г. Виноградовым (1948).

Изучение распространения камбал позволило П.А. Моисееву (1953) сделать краткий сравнительный фаунистический анализ 34 различных районов северной части Тихого океана, вплоть до Желтого моря, побережья Китая и о. Тайвань. В каждом из районов дается перечень видов подсем. *Pleuronectinae* + *Paralichthys olivaceus*, указывается их зоогеографическое происхождение, по возможности отмечается уровень их численности (высокий или низкий). Кроме того, на основании изменчивости фауны камбал уточняются схемы зоогеографического районирования дальневосточных морей, предложенные П.Ю. Шмидтом (1904), А.П. Андрияшевым (1939), Л.Г. Виноградовым (1948) и другими исследователями.

Анализ распространения и зоогеографии камбал дальневосточных морей, при всей его тщательности, носит у П.А. Моисеева исключительно описательный характер. Сравнение фауны камбал разных районов проводится чисто визуальным образом. Каких-либо количественных методов исследований в этом направлении автором использовано не было. Попытку применить такие методы в изучении закономерностей географического распространения северо-тихоокеанских камбал предпринял Н.С. Фадеев (1987).

Этот автор исследовал встречаемость 47 видов камбал подсем. *Pleuronectinae* в 23-х районах северной части Тихого океана: от Восточно-Китайского до Чукотского моря по азиатскому побережью и далее на юг до п-ова Калифорния — по американскому. Для количественного сравнительного анализа районов по фауне камбал Н.С. Фадеев использовал коэффициенты Жаккара (Андреев, Решетников, 1978). Выполненный анализ позволил автору выделить в северной части Тихого океана три географических комплекса камбал подсем. *Pleuronectinae*: курило-япономорский, берингово-морский и ванкуверо-орегонский. Каждый из этих комплексов характеризуется набором типичных видов, достигающих наибольшей численности в пределах общего ареала. На акватории дальневосточных морей, омывающих Россию, обитают камбалы первых двух комплексов, ареал ванкуверо-орегонского комплекса расположен за пределами этих морей — в зал. Аляска и далее на юг до п-ова Калифорния включительно. К ареалу берингово-морского комплекса автор относит заливы Нортон-Саунд и Анадырский в Беринговом море, западную часть этого водоема, Чукотское море, воды Юго-Восточной Камчатки, север Охотского моря, воды Западной Камчатки и Северных Курильских островов. Юго-восточная часть Берин-

гова моря является переходной зоной между ареалами ванкуверо-орегонского и берингово-морского комплексов, а залив Терпения — между двумя азиатскими комплексами. Ареал курило-япономорского комплекса включает в себя Японское море, юг Охотского, воды Южных Курильских островов до пролива Буссоль и воды о. Хоккайдо.

В существующих в настоящее время описаниях распространения камбал в северной части Тихого океана имеют место известные недостатки. У П.А. Моисеева к ним следует отнести изучение ограниченного числа видов и отсутствие количественного анализа. Н.С. Фадеев также ограничился изучением распространения камбал только одного подсемейства — *Pleuronectinae*.

Основной задачей наших исследований в этом направлении было дальнейшее развитие представлений о распространении видов камбал, обитающих в дальневосточных морях. Соответствующий анализ при этом был основан на следующих предположениях:

1. Распространение камбал внутри акваторий, занимаемых выявленными географическими комплексами, не является однородным, их фауна может существенно меняться на протяжении района обитания.

2. Район расположения каждого комплекса имеет определенную структуру, отражающую пространственную неоднородность видового состава камбал.

3. Эта структура носит не только горизонтальный, но и вертикальный (иерархический) характер.

В работе преследуется цель дать характеристику географической изменчивости фауны камбал в водоемах, омывающих дальневосточные берега России. В связи с этим, анализ распространения камбалообразных выполнен для акватории, включающей в себя Японское, Охотское, Берингово и Чукотское моря, а также тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов. Перечисленные моря, несмотря на то, что они частью прилегают и к территориям, не относящимся к России, включены в соответствующий анализ полностью, т. к. в них нет непроницаемых для распространения видов камбал географических барьеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения распространения камбалообразных рыб на акватории омывающих Россию дальневосточных морей и зоогеографического районирования по этой группе рыб использован фаунистический принцип, основанный на видовом методе. Фаунистический принцип районирования предполагает

ет выявление набора географических комплексов животных на изучаемой акватории и установление границ их распространения. Видовой метод основан на учете только присутствия или отсутствия видов, их обилие не принимается во внимание, и каждый из всех видов имеет одинаковый «вес» (Несис, 1982). За основу районирования принимался ареал вида в пределах указанной выше акватории. Существующий принцип предусматривает исключение видов из районов выселения (Беклемишев, 1982), однако нами выполнено два варианта анализа, при первом из которых учитывались все виды, встречающиеся в том или ином районе, а при втором — только те виды, у которых, с наибольшей вероятностью, в данном районе проходит полный биологический цикл. Пренебрегать первым вариантом анализа не сочли возможным в связи с тем, что в некоторых случаях достаточно точно неизвестно, является ли данный район для конкретного вида зоной выселения или нет. С другой стороны, например в таких районах как Анадырский залив, Берингов пролив и Чукотское море, молодь палтусов, особенно черного (Дьяков, 1990; и др.), весьма многочисленна и является имеющим значение представителем ихтиофауны, хотя их нереста здесь не происходит.

Для изучения распространения камбалообразных рыб в дальневосточных морях сравнили их видовой состав в 22 участках этого региона (рис. 1). Выбор участков старались определять в соответствии с приведенными в многочисленных литературных источниках местами встречаемости различных видов камбал, и в этой связи приняли гипотезу об однородном видовом составе камбал внутри каждого отдельного участка. Номера участков на рис. 1 соответствуют следующим районам:

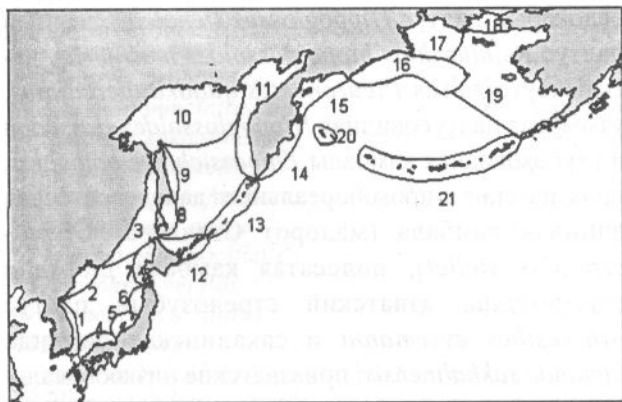


Рис. 1. Схема деления акватории дальневосточных морей России на участки для сравнения видовой состава камбалообразных рыб (пояснения в тексте)

1. Юго-западная и южная части Японского моря, включая о-ва Цусима и п-ов Корея до Вонсана.
2. Западная часть Японского моря от Вонсана до северной оконечности залива Петра Великого.
3. Северная часть Японского моря от северной оконечности залива Петра Великого и севера о. Хоккайдо до северной оконечности Татарского пролива, включая Амурский лиман.
4. Северо-западное побережье о. Кюсю и юго-западное побережье о. Хонсю, включая залив Вакаса.
5. Центральная часть западного побережья о. Хонсю, от залива Вакаса до северной оконечности о. Садо, включая воды префектуры Ниигата.
6. Северная часть побережья о. Хонсю от о. Садо и префектуры Ниигата до пролива Цугару.
7. Япономорское побережье о. Хоккайдо.
8. Воды Южного и Юго-Восточного Сахалина: заливы Анива и Терпения.
9. Воды Восточного Сахалина — севернее залива Терпения.
10. Северная часть Охотского моря, от Магаданского побережья, включая Сахалинский залив, до залива Шелихова.
11. Воды Западной Камчатки, включая залив Шелихова.
12. Охотоморское побережье о. Хоккайдо и Южные Курильские острова до о. Уруп.
13. Средние, включая о. Уруп, и Северные Курильские острова, до м. Лопатка (п-ов Камчатка).
14. Тихоокеанские воды п-ова Камчатка.
15. Берингоморские воды п-ова Камчатка, от Камчатского пролива до м. Олюторский.
16. Наваринский (Корякский) район, от м. Олюторский до м. Наварин и на восток до о. Св. Матвея.
17. Анадырский залив.
18. Берингов пролив.
19. Восточная часть Берингова моря, от о. Св. Матвея до Аляски.
20. Воды Командорских островов.
21. Воды Алеутских островов.
22. Чукотское море.

В число основных литературных источников информации по распространению и встречаемости камбалообразных рыб в дальневосточных морях входили следующие статьи, монографии, определители и справочники: Таранец, 1937; Моисеев, 1953; Дружинин, 1954; Список фауны... под рук. Г.У. Линдберга, 1959; Фадеев, 1959, 1987; Куликов, 1964а, б; Носов, 1972; Федоров, 1973а, б, 2000; Федоров, Парин, 1998; Новиков, 1974; Новиков и др., 2002; Линдберг, Федоров, 1993; Борец, 1997, 2000; Гаврилов и др., 1988; Шейко, Федоров, 2000; Черешнев и др., 2001; Ochiai, 1957a, b, c; Ochiai and

Amaoka, 1963; Ueno, 1971; Forrester et al., 1977; Masuda et al., 1984; Amaoka et al., 1995; Kramer et al., 1995. По мере необходимости привлекались и другие источники, указанные выше.

Систематика видов приведена в соответствии с работами В.В. Федорова (1973), Г.У. Линдберга и В.В. Федорова (1993), Б.А. Шейко и В.В. Федорова (2000), Е. Крамера и др. (Kramer et al., 1995).

Зоогеографический статус вида указывали на основании литературных источников. Если прямого указания на этот статус найти не удавалось, либо он был устаревшим, использовали информацию о географическом распространении вида, а затем, на основании принципов районирования (Голиков, 1982; Шейко, Федоров, 2000) и описании местоположения географических ареалов, относили ареал вида к соответствующему типу.

В целях получения детального представления о распространении видов камбал выполнили соответствующие сравнительные исследования. Они проводились в двух направлениях. Первое направление включало в себя дифференциацию всей группы видов камбал по следующим критериям: 1 — масштабы распространения (обширность района встречаемости вида); 2 — география распространения (географическое положение области встречаемости вида в пределах исследуемого региона). Второе направление включало в себя дифференциацию всего исследуемого региона по фауне камбал.

Для исследований использован кластерный анализ. С его помощью производили сравнение перечисленных выше участков акватории морей по видовому составу камбал, а также видов камбал по характеру их распространения. В качестве индекса сходства (C) сравниваемых объектов использовали коэффициент близости Оцуки (цит. по Ochiai, 19576), который используется при сравнении фаунистических особенностей двух различных районов:

$$C = 100c / \sqrt{(S_1 S_2)};$$

где c — число общих видов на двух сравниваемых участках; S_1, S_2 — соответственно, число видов на первом и на втором участках.

Для сравнительного анализа видов по их распространению использован этот же коэффициент, но в данном случае параметр c выражает число участков совместной встречаемости двух сравниваемых видов, а S_1 и S_2 , соответственно, — число участков, где встречается тот или иной сравниваемый вид камбал.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по встречаемости различных видов камбал в дальневосточных морях России и их зоогеогра-

фические характеристики приведены в табл. 1. Результаты изучения сходства распространения разных видов камбал в морях Дальнего Востока России отражены на рис. 2.

Вся совокупность камбалообразных рыб на первом иерархическом уровне дендрограммы образовала два крупных комплекса. Один из них включает в себя две разделяющихся на втором уровне группировки видов: 1 — камбалы, обитающие в юго-восточной части Берингова моря и в водах Восточных Алеутских островов и не распространяющиеся на остальную исследуемую акваторию; 2 — исключительно широко распространенные виды, многие из которых встречаются от юга и востока Японского до северных и восточных районов Берингова моря. В большей степени эти виды тяготеют в своем распространении к северным районам дальневосточных морей. Часть этих видов обитает и в Чукотском море. К первой группировке относятся приамериканские широкобореальные камбалы: тихоокеанская песчаная *Citharichthys sordidus*, тихоокеанский малорот *Microstomus pacificus*, двухлинейная *Lepidopsetta bilineata*, калифорнийская *Pleuronichthys decurrens*, камбала Джордана *Eopsetta jordani*, чешуйчатоплавниковая *Isopsetta isolepis*, английская *Parophrys vetulus* и пятнистая *Psettichthys melanostictus*, а ко второй — арктическо-бореальные: полярная *Liopsetta glacialis*, северная палтусовидная *Hippoglossoides robustus*, звездчатая *Platichthys stellatus* и желтоперая *Limanda aspera*; тихоокеанская высокобореальная северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxystra*; приазиатская высокобореальная хоботная камбала *Limanda proboscidea*; приамериканские широкобореальные: американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias* и длинноперый малорот *Glyptocephalus zachirus*; тихоокеанские широкобореальные: бородавчатая камбала *Clidoderma asperrimum*, тихоокеанский белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*, черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, четырехбугорчатая *Pleuronectes quadrituberculatus*, узкозубая палтусовидная *Hippoglossoides elassodon* и глубоководная камбалы *Embassichthys bathybius*; приазиатские широкобореальные: дальневосточная длинная камбала (малорот Стеллера) *Glyptocephalus stelleri*, полосатая камбала *Liopsetta pinnifasciata*, азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni* и сахалинская лиманда *Limanda sakhalinensis*; приазиатские низкобореальные: колючая камбала *Acanthopsetta nadeshnyi*, темная камбала *Pseudopleuronectes obscurus*, камбала Шренка *Pseudopleuronectes schrenki*.

Продолжение таблицы 1

Номера и названия видов	Номера участков																						Зоогеографический ареал
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
53 <i>Pseudopleuronectes obscurus</i>			•	•								•											Аз нб
54 <i>Pseudopleuronectes schrenki</i>			•	•			•	•	•				•										Аз нб
55 <i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•				•										Аз ст
56 <i>Reinhardtius hippoglossi matsuurae</i>				+				+	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	То шб
57 <i>Tanakius kitaharae</i>	•				•	•	•	+															Аз ст
58 <i>Verasper moseri</i>	•	+	+	•	•	•	•	•	•				•	•									Аз нб
59 <i>Verasper variegatus</i>	•	+	+	•	•	•	•																Аз ст-нб
Сем. POECILOPSETTIDAE																							
60 <i>Plagiopsetta glossa</i>	•				•																		Аз ст
61 <i>Poecilopsetta plinthus</i>	•				•	•																	То т-ст
Сем. SAMARIDAE																							
62 <i>Samariscus latus</i>					•																		ИТо т-ст
Сем. SOLEIDAE																							
63 <i>Aesopia cornuta</i>	•																						ИТо т-ст
64 <i>Aseraggodes kobensis</i>	•				•	•																	Аз т-ст
65 <i>Heteromycteris japonicus</i>	•				•	•																	Аз т-ст
66 <i>Pseudaesopia japonica</i>	•				•	•																	Аз ст
67 <i>Zebrias fasciatus</i>	•																						Аз ст
68 <i>Zebrias zebra</i>	•					•	•																ИТо т-ст
Сем. CYNOGLOSSIDAE																							
69 <i>Cynoglossus abbreviatus</i>	•																						То т-ст
70 <i>Cynoglossus gracilis</i>	•																						Аз т-ст
71 <i>Cynoglossus interruptus</i>	•	+			•	•																	Аз т-ст
72 <i>Cynoglossus itinus</i>																							Аз ст
73 <i>Cynoglossus robustus</i>	•				•	•																	Аз т-ст
74 <i>Cynoglossus joineri</i>	•				•	•																	Аз т-ст
75 <i>Cynoglossus semilaevis</i>	•																						Аз т-ст
76 <i>Paraplagusia japonica</i>	•				•	•	•	•	•														

Обозначения: + вид присутствует на этом участке; • на этом участке наиболее вероятно прохождение полного биологического цикла вида. Зоогеографические типы ареалов: ИТо — индо-тихоокеанский, То — тихоокеанский, Аз — приазиатский, Ам — приамериканский, т-ст — тропическо-субтропический, ст — субтропический, нб — низкобореальный, шб — широкобореальный, вб — высокобореальный, аб — арктическо-бореальный

Практически все перечисленные камбалы относятся к сем. Pleuronectidae, за исключением: *C. sordidus* (сем. Bothidae). Дендрограмма показывает, что в число этих видов входит и приазиатский тропическо-субтропический *Cynoglossus itinus* (сем. Cynoglossidae). Однако отнесение последнего вида к комплексу северных и широко распространенных камбал следует признать ошибочным, что вызвано, вероятно, недостатком используемого количественного метода. *C. itinus* встречается в западной части Японского моря, не распространяясь далее на север, и несомненно должен быть отнесен к другому крупному комплексу камбал, обитающих в более южных районах.

Этот комплекс, в свою очередь, состоит из двух крупных группировок второго уровня, в одну из которых входят тяготеющие к югу, но довольно широко распространенные виды, а в другую — камбалы, обитающие на самом юге исследуемого района и практически не встречающиеся севернее

центральных районов побережья о. Хонсю (за исключением двух видов: малочешуйный тарфопс *Tarphops oligolepis* и *Engyprosopon multisquamata*). Следует отметить, что первая группировка дифференцируется на две более мелкие, занимающие третий иерархический уровень на дендрограмме. Одна из них состоит из видов, распространенных как в Японском, так и в более северных районах (южная часть Охотского моря, воды Курильских островов). К ним относятся приазиатские низкобореальные камбалы: желтополосая *Pseudopleuronectes herzensteini*, япономорская палтусовидная *Hippoglossoides dubius*, длиннорылая *Limanda punctatissima*, белобрюхая камбалы *Lepidopsetta mochigarei* и вераспер Мозера *Verasper moseri*; приазиатские субтропическо-низкобореальные: ложный палтус *Paralichthys olivaceus*, остроголовая камбала *Cleistenes herzensteini*, корейская двухцветная камбала *Kareius bicoloratus*, камбала Григорьева *Eopsetta grigorjewi* и дальневосточный

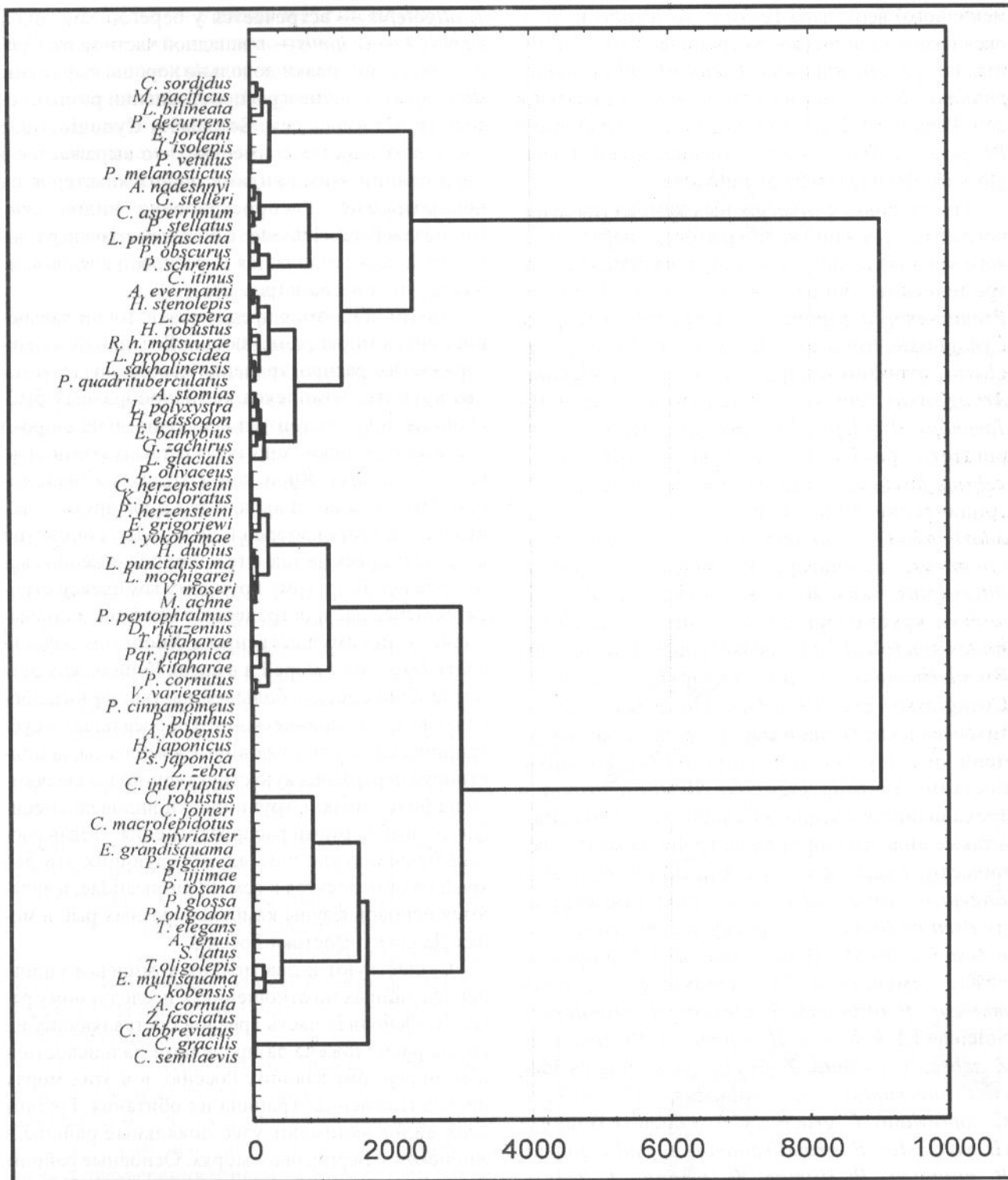


Рис. 2. Дендрограмма сходства видов камбал по характеру их распространения. По оси абсцисс — единицы Эвклидова расстояния

малорот *Microstomus achne*, а также один субтропический вид: японская лиманда *Pseudopleuronectes yokohamae*. За исключением *P. olivaceus*, относящегося к сем. Paralichthyidae, остальные виды принадлежат сем. Pleuronectidae.

В другую группировку третьего уровня входят камбалы, не встречающиеся за пределами вод Японского моря на севере. Она состоит из приази-

атских субтропических видов: чешуеглазой камбалы *Dexistes rikuzenius*, танакии Китахары *Tanakius kitaharae* и дальневосточной рогатой (твердоголовой) камбалы *Pleuronichthys cornutus*; приазиатских тропическо-субтропических видов: японской параплагузии *Paraplagusia japonica* и леопса Китахары *Laeops kitaharae*, а также приазиатского субтропическо-низкобореального — пятнистого (из-

менчивого) вераспера *Verasper variegatus* и тихоокеанского тропическо-субтропического — пятиглазчатого ложноромба *Pseudorhombus pentophtalmus*. Большинство этих камбал относятся к сем. Pleuronectidae, а *Par. japonica*, *L. kitaharae* и *Ps. pentophtalmus*, соответственно, к сем. Cynoglossidae, Bothidae и Paralichthyidae.

Группировка самых южных камбал (на дендрограмме — нижний кластер второго иерархического уровня) включает в себя приазиатские субтропические виды: *Aseraggodes kobensis*, *Pseuda-esopia japonica*, китайского косороты *Cynoglossus robustus*, плагиопсетты *Plagiopsetta glossa*, стройного тарфонса *Tarphops elegans*, *Arnoglossus tenuis*, малочешуйного тарфонса *Tarphops oligolepis*, *Engyprosopon multisquama*, рогатого ромба *Crossorhombus kobensis* и *Zebrias fasciatus*; приазиатские тропическо-субтропические виды: бурого ложноромба *Pseudorhombus cinnatomeus*, *Heteromycteris japonicus*, дымчатого косороты *Cynoglossus interruptus*, красного косороты *Cynoglossus joineri*, крупночешуйчатого цитароида *Citharoides macrolepidotus*, редкозубого ложноромба *Pseudorhombus oligodon*, малоглазого косороты *Cynoglossus gracilis* и *Cynoglossus semilaevis*; тихоокеанские тропическо-субтропические виды: пецилопсетту *Poecilopsetta plinthus*, большую псеттину *Psettina gigantea*, *Psettina tosana* и трехлинейного косороты *Cynoglossus abbreviatus*, а также индо-тихоокеанские тропическо-субтропические виды: *Zebrias zebra*, *Bothus myriaster*, *Engyprosopon grandisquama*, японскую псеттину *Psettina iijimae*, самарискуса *Samariscus latus* и *Aesopia cornuta*. Перечисленные виды принадлежат семействам Paralichthyidae (*P. cinnatomeus*, *P. oligodon*, *T. elegans*, *T. oligolepis*), Soleidae (*A. kobensis*, *H. japonicus*, *Ps. japonica*, *Z. zebra*, *A. cornuta*, *Z. fasciatus*), Cynoglossidae (*C. interruptus*, *C. robustus*, *C. joineri*, *C. abbreviatus*, *C. gracilis*, *C. semilaevis*), Bothidae (*B. myriaster*, *E. grandisquama*, *E. multisquama*, *P. gigantea*, *P. iijimae*, *P. tosana*, *A. tenuis*, *C. kobensis*), Citharidae (*C. macrolepidotus*), Poecilopsettidae (*P. plinthus*, *P. glossa*) и Samaridae (*S. latus*). К этой группировке, по всей видимости, будет правильным отнести и *C. itinus*, приазиатский тропическо-субтропический вид сем. Cynoglossidae.

Распространение указанных видов в пределах исследуемой акватории ограничивается, в основном, южными и юго-восточными районами Японского моря. Лишь один вид в этом водоеме —

T. oligolepis — встречается у берегов Хоккайдо, а другой — *C. itinus* — в западной части моря. Среди этой группировки довольно хорошо выражены некоторые отличия в распространении разных семейств. Камбалы сем. Soleidae и Cynoglossidae часто встречаются совместно, что выражается в образовании этими видами общих кластеров на дендрограмме. Распространение видов сем. Bothidae и Paralichthyidae в большей степени различается, а также отличается от распространения камбал других семейств (рис. 2).

Таким образом, в пределах акватории дальневосточных морей, омывающих Россию, по характеру своего распространения хорошо выделяется два крупных комплекса камбалообразных рыб. Один из них состоит из исключительно широко расселенных видов, многие из которых обитают во всех трех морях: Японском, Охотском и Беринговом. Этот комплекс включает в себя арктические, высоко- и широкобореальные виды, совместно встречающиеся на значительном протяжении своих ареалов. К другому крупному комплексу относятся менее распространенные камбалы, встречающиеся преимущественно в Японском, южной части Охотского морей и в водах Курильских островов. Они состоят большей частью из низкобореальных, субтропическо-низкобореальных и субтропических видов. Указанные комплексы, демонстрируя иерархическую структуру, подразделяются на более мелкие группировки видов со специфическими чертами распространения. Подавляющее большинство камбал, образующих эти два комплекса относятся к сем. Pleuronectidae, и являются основой фауны камбалообразных рыб в морях Дальнего Востока России.

Существуют и два мелких комплекса видов, периферийных по отношению к исследуемому региону. Основная часть ареалов составляющих их видов расположена за пределами дальневосточных морей, омывающих Россию, и в этих морях проходит северная граница их обитания. Группы этих видов занимают узко локальные районы в Японском и Беринговом морях. Основные районы встречаемости япономорских видов камбал, составляющих данные группы, простираются далеко на юг, в Желтое, Восточно-Китайское и Южно-Китайское моря, доходя, в некоторых случаях, до Австралии. У соответствующих берингоморских камбал основные районы обитания также располагаются на юге — вдоль берегов Америки: в заливе Аляска и у Калифорнии.

Нужно отметить некоторые особенности последних двух видовых групп. Среди их япономорских видов подавляющее большинство относит-

ся к сем. Bothidae — 8 видов, Cynoglossidae — 7 видов, Soleidae — 6 видов и Paralichthyidae — 4 вида. Кроме того, в данную группу входят два вида сем. Poecilopsettidae и по одному виду сем. Citharidae и Samaridae. В Беринговоморской группе локально встречающихся видов лишь один принадлежит к сем. Bothidae, а остальные 7 видов — к сем. Pleuronectidae. Таким образом, принадлежность видов к одному и тому же подотряду в значительной степени сказывается на сходстве их распространения.

Следует также отметить, что нет ни одного вида, который встречался бы только в Охотском или Чукотском морях. По всей видимости, Охотское море является переходным районом, где южная фауна камбал сменяется северной. Чукотское море является северной границей ареала некоторых видов камбал, основные ареалы которых расположены в Беринговом море и южнее.

Как показал выполненный выше анализ, на акватории дальневосточных морей России встречаются камбалы, ареалы которых относятся к 12 различным зоогеографическим типам. Среди этих видов около 58% являются приазиатскими, чуть более 13% — приамериканскими, и около 24% — тихоокеанскими и индо-тихоокеанскими. К субтропической и тропическо-субтропической зонам относятся видовые ареалы 47% камбал, к бореальной зоне — 39%, а к субтропическо-бореальному и арктическо-бореальному типам относятся, соответственно, ареалы 8% и 5% видов. Субтропические и тропическо-субтропические виды встречаются, в основном в южных и юго-западных районах Японского моря, а бореальные — в остальных частях акватории морей Дальнего Востока. Общее распространение видов камбал различной зоогеографической принадлежности по акватории морей, омывающих дальневосточные берега России, показано на рис. 3–5.

Для более глубокого изучения пространственной организации фауны камбалообразных рыб на акватории морей, омывающих дальневосточные берега России, провели исследования, имеющие целью дифференциацию всего исследуемого региона по видовому составу этой группы рыб. В основу анализа также положены данные по встречаемости различных видов камбал на разных участках дальневосточных морей России (табл. 1). Следует указать, что одна из двухлинейных камбал — *Lepidopsetta bilineata*, считавшаяся ранее широко распространенной на исследованной нами акватории, на основании последних данных (Ott, Matarese, 2000), встречается только у американ-

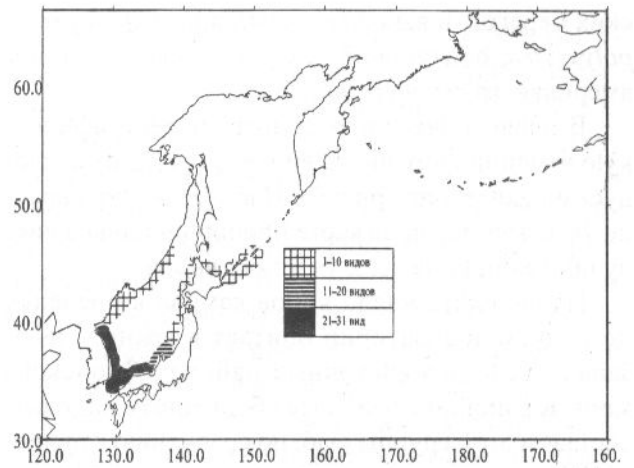


Рис. 3. Распространение тропическо-субтропических и субтропических видов в дальневосточных морях России

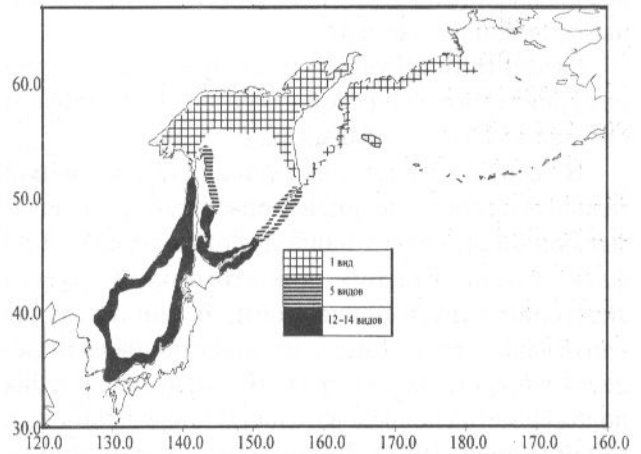


Рис. 4. Распространение субтропическо-низкобореальных и низкобореальных видов камбал в дальневосточных морях России

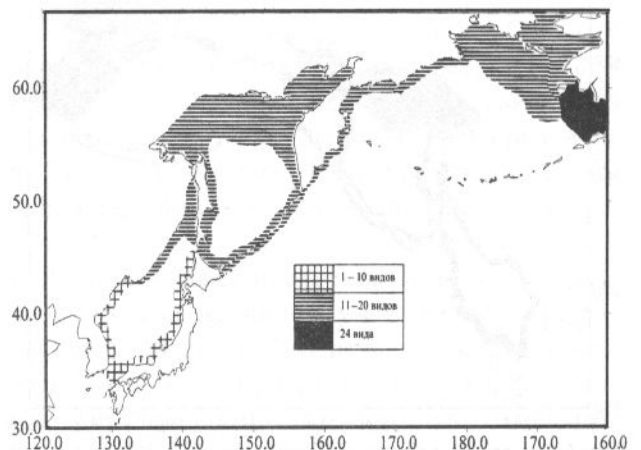


Рис. 5. Распространение широкобореальных, высокобореальных и арктическо-бореальных камбал в дальневосточных морях России

ских берегов, и выделен новый вид: *Lepidopsetta polyxustra*, обитающий как у азиатского, так и у американского побережий.

В первую очередь рассмотрели географическую изменчивость числа видов в пределах исследуемой акватории (рис. 6). Насыщенность окраски участков морей на карте пропорциональна числу обитающих на этих участках видов.

Наибольшее число видов камбал в пределах исследуемой акватории обитает в южных, юго-западных и юго-восточных районах Японского моря. К районам с наиболее обедненным видовым составом этой группы рыб, по сравнению с прилегающими участками, следует отнести северную часть Охотского и северо-западную часть Берингова морей, а также Берингов пролив и Чукотское море. Остальные участки, различаясь между собой по числу видов камбал, занимают промежуточное положение по этому показателю между указанными крайними вариантами.

Рассмотрим структуру исследуемой акватории на основе географической изменчивости видового состава камбалообразных рыб.

В первую очередь, для решения поставленной задачи построили неориентированный граф, показывающий структуру наиболее близких связей по фауне камбал каждого принятого нами участка акватории с другими участками. В данном случае учитывались только виды, размножающиеся в пределах конкретных участков. В основу построения положен метод последовательных корреляционных путей (Канеп, 1968). За показатель фаунистической связи между участками приняты значения коэффициента близости Оцуки (Ochiai, 1957б). Результаты построения показаны на рис. 7.

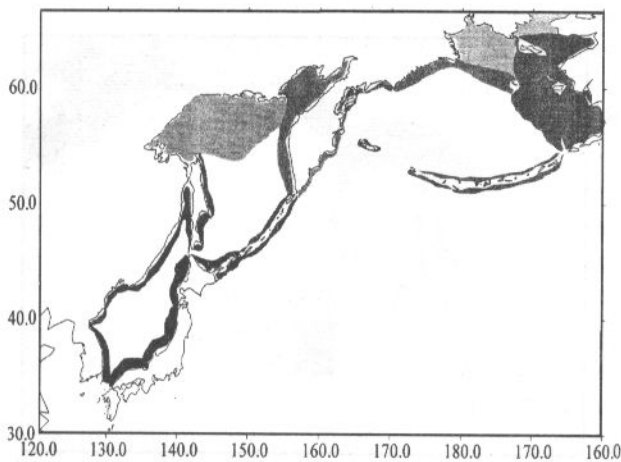


Рис. 6. Распределение числа видов камбалообразных рыб по участкам дальневосточных морей, омывающих Россию (насыщенность окраски пропорциональна числу видов на участке)

Результаты выполненной операции показали, что вся исследуемая нами акватория разделяется по этому принципу на пять крупных районов, которые обозначены соответствующими блоками участков на рисунке 7. Эти районы включают в себя южную и юго-западную часть Японского моря (блок I), его восточную часть (блок II), западную и северную часть Японского моря, южную и юго-восточную часть Охотского моря, включая воды Восточного Сахалина, воды Южных Курильских островов (блок III), обширное пространство, охватывающее восточную часть Охотского моря, воды Северных и Средних Курил, тихоокеанские и берингоморские воды Камчатки, центральную и восточную часть Берингова моря, воды Алеутских островов (блок IV) и, наконец, северные части Охотского и Берингова морей, а также Чукотское море (блок V). Видовой состав камбал между перечисленными районами различается в значительно большей степени, чем изменяется внутри этих районов. К участкам с наиболее типичной для соответствующих районов фауной камбал можно отнести: япономорские воды северного Хонсю (уч-к 6), воды Юго-Восточного Сахалина (уч-к 8), северо-западную часть Берингова моря (уч-к 16) и северную часть этого водоема в районе Берингова пролива (уч-к 18). Для них характерен наиболее высокий средний коэффициент близости по фауне камбал с остальными участками своего блока на рис. 7.

Однако следует отметить, что проведенное по такому принципу районирование носит лишь самые

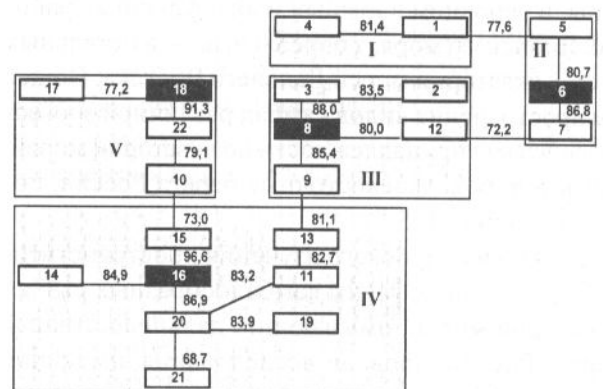


Рис. 7. Графическая схема связей наибольшего сходства участков дальневосточных морей России по составу фауны камбалообразных рыб. (Цифры в прямоугольниках — номера участков, в соответствии с рис. 1, цифры за пределами прямоугольников — коэффициенты близости видового состава камбал между связанными линиями участками. Рамками выделены блоки наиболее близких по видовому составу камбал участков; темные прямоугольники — участки, для которых характерен наиболее высокий средний коэффициент близости по фауне камбал с остальными участками своего блока. Римские цифры — номера блоков)

общие черты и не отражает иерархический характер пространственной организации фауны исследуемой группы рыб. В целях решения данной задачи, используя те же коэффициенты Оцуки, построили дендрограммы близости участков акватории по видовому составу камбал (рис. 8).

Для описания результатов анализа иерархический уровень кластеров обозначен следующим образом. Группы участков, образующие на дендрограммах кластеры высшего порядка, отнесены к отдельным регионам, включающим в себя субрегионы, выраженные кластерами второго порядка. Субрегионы состоят из районов, дивергенция между которыми происходит на третьем иерархическом уровне. Районы, в свою очередь, делятся на подрайоны, дифференцирующиеся на четвертом уровне. Таким образом, предварительно принимается четыре иерархических уровня пространственной дифференциации фауны камбал, распространен-

ных по акватории дальневосточных морей. Выделенным географическим подразделениям намеренно не придается принятый в биогеографии статус (провинция, округ и т. п.), а используются сугубо нейтральные названия, в связи с тем, что в число наших задач не входит создание самостоятельной модели зоогеографического членения исследуемого района. В данном случае результаты исследований пространственной изменчивости фауны камбал соотносятся с уже признанными схемами биогеографического районирования.

Описание схемы районирования исследуемой акватории по первому варианту (на каждом участке учитываются все встречающиеся там виды камбал), соответствующее рис. 8А выглядит следующим образом. Номера участков соответствуют рис. 1 и табл. 1. Расположение участков обозначено в главе «Материал и методика».

РЕГИОН 1

Субрегион 1.1

Район 1.1.1. (участки 1, 4)

Район 1.1.2. (участки 5, 6)

Субрегион 1.2

Район 1.2.1. (участки 2, 7)

Район 1.2.2. (участки 3, 8, 12, 9)

РЕГИОН 2

Субрегион 2.1

Район 2.1.1.

Подрайон 2.1.1.1. (участки 10, 11, 13)

Подрайон 2.1.1.2

Подрайон 2-го порядка 2.1.1.2.1. (участки 14, 15)

Подрайон 2-го порядка 2.1.1.2.2. (участки 16–20)

Район 2.1.2. (участки 17, 18, 22)

Субрегион 2.2

Район 2.2.1. (участки 19–21)

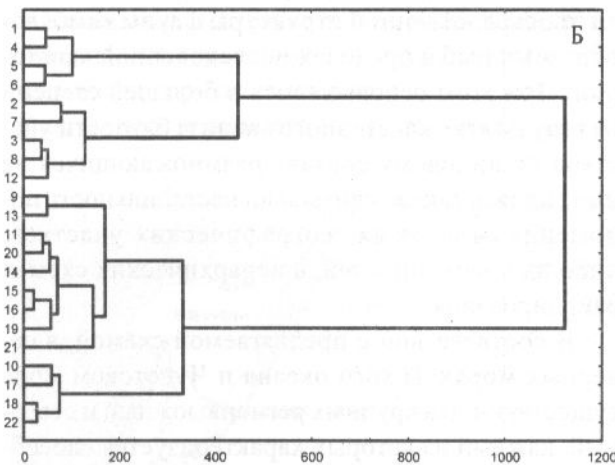
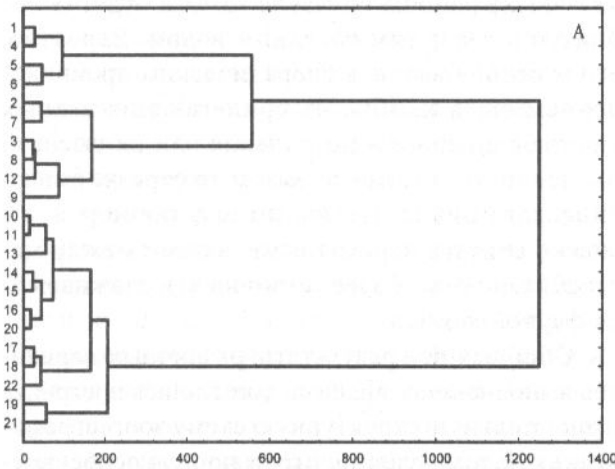


Рис. 8. Дендрограммы сходства участков дальневосточных морей России по видовому составу камбалообразных рыб. А — по всем встречающимся на участке видам камбал, Б — по видам с полным биологическим циклом на участке. По оси ординат — номера участков в соответствии с табл. 1, по оси абсцисс — единицы Эвклидова расстояния

Таким образом, географическая структура ареала всей совокупности камбалообразных рыб в пределах дальневосточных морей России образует два больших региона, состоящие из четырех крупных субрегионов, в которые входят 7 районов, один из которых делится на 2 подрайона первого порядка и два подрайона 2-го порядка.

Районирование исследованной акватории с учетом только тех видов, у которых с наибольшей вероятностью проходит весь биологический цикл на участках, используемых для фаунистических сравнений (рис. 8Б), несколько отличается от описанного выше. Его схема имеет следующий вид.

РЕГИОН 1**Субрегион 1.1**

Район 1.1.1. (участки 1, 4)

Район 1.1.2. (участки 5, 6)

Субрегион 1.2

Район 1.2.1. (участки 2, 7)

Район 1.2.2. (участки 3, 8, 12)

РЕГИОН 2**Субрегион 2.1**

Район 2.1.1. (участки 9, 13)

Район 2.1.2.

*Подрайон 2.1.2.1**Подрайон 2-го порядка 2.1.2.1.1. (участки 11, 20, 14)**Подрайон 2-го порядка 2.1.2.1.2. (участки 15, 16, 19)**Подрайон 2.1.2.2. (участок 21)***Субрегион 2.2**

Район 2.2.1. (участки 10–17)

Район 2.2.2. (участки 18–22)

Видно, что вариант районирования с учетом только размножающихся на данных участках видов также показал подразделенность исследуемой акватории на два региона, четыре субрегиона и восемь районов, один из которых состоит из двух подрайонов и подразделений более мелкого уровня (подрайоны 2-го порядка).

Сопоставляя построенные дендрограммы друг с другом, можно отметить как устойчивые, так и неустойчивые элементы. Первые образуют одни и те же кластеры на обеих дендрограммах, либо входят в совокупности близких кластеров 3–5-го уровней. К участкам, образующим такие устойчивые группы, относятся: 1–4; 5–6; 2–7; 3–8–12; 11–14–15–16–20; 17–18–22. Неустойчивыми элементами являются те участки, которые в значительной степени изменяют свое положение на разных дендрограммах. К ним можно отнести, в первую очередь, участок 9 (воды Восточного Сахалина), который на дендрограмме, учитывающей все встречающиеся виды (рис. 8А), примыкает к комплексу участков южной части исследуемой акватории, а на дендрограмме, построенной по данным с учетом только размножающихся в конкретных местообитаниях видов, — к северной, образуя отдельный кластер с участком 13 (воды Средних и Северных Курильских островов). Последний участок мы также относим к нестабильным элементам. В эту же группу следует включить и участок 10 (северная часть Охотского моря), который на первой дендрограмме (8А) объединяется с камчатско-курильским (за исключением Южных Ку-

рил) комплексом участков, а на второй (8Б) — с северными районами Берингова и Чукотским морем. Кроме того, неустойчивыми элементами являются также участки 19 (восточная часть Берингова моря) и 21 (воды Алеутских островов). На дендрограмме, учитывающей все встречающиеся виды, они образуют отдельный кластер, дифференцирующийся на втором, субрегиональном уровне (рис. 8А). На другой дендрограмме (8Б) они объединяются на 4–5-м уровнях с группой более северных и западных участков.

Таким образом, фауна камбал из района у Восточного Сахалина, северной части Охотского моря, восточной части Берингова моря и вод Алеутских островов, по всей видимости, ближе к соседним южным районам по совокупности всех встречающихся на сравниваемых участках видов. Если сравнить видовой состав только тех камбал, у которых в данных местообитаниях с наибольшей вероятностью проходит весь годовой цикл, то указанные районы по фауне камбал будут более близки к северным соседним водам. Вероятно, это можно объяснить спорадическим проникновением сюда камбал из прилегающих южных участков в периоды потепления или их высокой численности, а также на каком-то отрезке биологического цикла. По-видимому, такие районы можно считать переходными зонами между местообитаниями с более устойчивой и сложившейся фауной камбал.

Обобщая все результаты различных вариантов выполненного анализа, попытались построить окончательную структурную схему зоогеографических подразделений, отражающую особенности пространственной структуры фауны камбалообразных рыб в пределах исследованной акватории. При этом основывались в большей степени на результатах кластерного анализа близости участков по видовому составу размножающихся на них видов, а также учитывали нестабильность положения отдельных географических участков, либо их совокупностей, в иерархических схемах районирования.

В соответствии с предлагаемой схемой, в северных морях Тихого океана и Чукотском море существуют два крупных региона: южный и северный, каждый из которых характеризуется своеобразным и достаточно самостоятельным видовым составом камбал. К южному региону относятся Японское море и южная часть Охотского моря, включающая воды Южного и Юго-Восточного Сахалина, северного Хоккайдо, а также охотоморские и тихоокеанские воды Южных Курильских остро-

вов. Граница южного региона проходит по северной оконечности Татарского пролива, и затем от м. Терпения к проливу Фриза, разделяя о. Итуруп и о. Уруп (рис. 9). Эта граница, таким образом, практически полностью совпадает с южной границей алеутско-камчатской провинции, отделяющей ее от северо-японской провинции (Несис, 1982).

Северный регион включает в себя северную и восточную части Охотского моря, тихоокеанские воды Камчатки, Командорских и Алеутских островов, Берингово и Чукотское моря. Переходной зоной между двумя этими регионами является сахалино-курильский район, объединяющий шельф и материковый склон Восточного Сахалина (севернее залива Терпения), а также воды Средних (включая о. Уруп) и Северных Курильских островов, до п-ва Камчатка. Следует отметить, что близкое расположение переходной зоны в Охотском море показывают и другие авторы. В.П. Шунтов (1985) относит к переходной зоне по донным животным залив Терпения (о. Сахалин) и воды Средних Курильских островов. Н.С. Фадеев (1987), анализируя видовой состав камбал, также считает залив Терпения переходным районом между двумя азиатскими комплексами этих рыб — курило-япономорским и беринговоморским.

Южный регион складывается из двух крупных субрегионов: япономорского и охотско-северо-япономорского. К первому субрегиону относятся южная и восточная части Японского моря. Второй — включает в себя западную часть Японского моря, к северу от Вонсана, воды Приморья, Татарский пролив, южную и юго-восточную часть о. Сахалин (заливы Анива и Терпения), воды о. Хоккайдо, охотоморские и тихоокеанские воды Южных Курил (рис. 10). Граница между двумя этими подразделениями хорошо совпадает с линией полярного фронта, пересекающего Японское море с юго-за-



Рис. 9. Районирование дальневосточных морей России по фауне камбалообразных рыб. Уровень регионов



Рис. 10. Районирование дальневосточных морей России по фауне камбалообразных рыб. Уровень субрегионов. Штриховой линией отмечены: в Японском море — полярный фронт (по Шунтову, 2001), в Охотском море — южная граница Алеутско-Камчатской провинции (по Несису, 1982), в Беринговом море — Анадырский фаунистический барьер (по Андрияшеву, 1939)

пада на северо-восток (цит. по Шунтову, 2001). Сопоставляя географическое положение двух южных субрегионов с зоогеографическим районированием шельфа Мирового океана, выполненным К.Н. Несисом (1982), следует отметить, что япономорский субрегион расположен в пределах южно-японской (сино-японской) провинции, а наибольшая часть охотско-северо-япономорского — в границах северо-японской (айнской).

Япономорский субрегион делится, в свою очередь, на южно-япономорский и восточно-япономорский районы (рис. 11). Первый район охватывает юго-западную и южную части Японского моря, включая воды у о-вов Цусима, у Кореи до Вонсана на севере, а также участки у северо-западного побережья о. Кюсю и юго-западного побережья о. Хонсю, вместе с заливом Вакаса. Восточно-япономорский район распространяется по островному побережью моря — на север от залива Вакаса до о. Хоккайдо.

Охотско-северо-япономорский субрегион также разделяется на два района. Один из них — хоккайдско-западно-япономорский — примыкает к материковому побережью Японского моря к северу от Вонсана, включая зал. Петра Великого, и западному побережью о. Хоккайдо. Другой район — приморско-охотоморский — включает в себя Татарский пролив, воды Южного и Юго-Восточного Сахалина, охотоморские воды о. Хоккайдо и воды Южных Курил (рис. 11).

Северный регион также состоит из двух субрегионов — камчатско-беринговоморского и северо-беринговоморского (рис. 10). Первый из них является наиболее обширным и включает в себя



Рис. 11. Районирование дальневосточных морей России по фауне камбалообразных рыб. Уровень районов

воды Западной и Восточной Камчатки, Командорских островов, западную и центральную части Берингова моря. По зоогеографическому членению шельфа, сделанному К.Н. Несисом (1982), он целиком укладывается в пределы алеутско-камчатской провинции. Северо-берингоморский субрегион объединяет Анадырский залив, Берингов пролив и Чукотское море. Он расположен в притихоокеанской переходной провинции, которая является промежуточной зоной между алеутско-камчатской и чукотско-канадской провинциями (Несис, 1982). Граница между двумя северными субрегионами хорошо связана с анадырским фаунистическим барьером (Андрияшев, 1939). Переходной зоной между двумя этими подразделениями в фаунистическом отношении, по всей видимости, является северная часть Охотского моря (северо-охотоморский район) (здесь и далее элементы, обозначенные термином «районы», не являются полностью тождественными районам, обозначенным на каждой из двух приведенных выше схем, а получены путем их обобщения в результате сравнительного анализа). По видовому составу всех встречающихся в нем камбал она стоит ближе к прикамчатским районам, а по фауне камбал с полным биологическим циклом — к северной части Берингова и Чукотскому морю (рис. 8А, Б).

Как уже отмечалось, восточная часть Берингова моря и воды Алеутских островов (алеутско-аляскинский район) по составу фауны всех встречающихся видов камбал образуют отдельный кластер на дендрограмме (рис. 8А), показывающий довольно существенное отличие этих районов от более западных и северных. По видовому составу камбал с полным биологическим циклом эти районы на дендрограмме примыкают к камчатско-берингоморскому субрегиону (рис. 8Б). Связано это, очевидно, с проникновением сюда камбал приамериканской фауны на определенных этапах

биологического цикла (нагул, миграции молоди и т. п.), основные ареалы которых расположены в заливе Аляска и южнее. Н.С. Фадеев (1987) считает юго-восток Берингова моря переходным районом между Беринговым морем и заливом Аляска. Соглашаясь с его мнением, мы относим сюда же и воды Алеутских островов.

Камчатско-берингоморский субрегион разделяется на два района: камчатский, включающий охотоморские и тихоокеанские воды Камчатки, а также воды Командорских островов, и западно-берингоморский, охватывающий западную, северо-западную и центральную части Берингова моря. Северо-берингоморский субрегион состоит лишь из одного района — анадырско-чукотского, включающего Анадырский залив, Берингов пролив и Чукотское море (рис. 11). В этом районе два последних участка наиболее близки по видовому составу камбал, который представляет собой обедненную фауну этой группы рыб из Берингова моря.

Таким образом, по структуре фауны камбалообразных рыб вся акватория дальневосточных морей, омывающих Россию, может быть разделена на два обширных региона, каждый из которых состоит из двух крупных субрегионов, включающих в себя, в общей сложности, 10 районов. Некоторые из этих районов не являются полностью гомогенными по видовому составу этих рыб, и внутри них образуются локальности, в некоторой степени различающиеся набором видов. Следует отметить, что выделенные нами южный и северный регионы хорошо согласуются с описанными Н.С. Фадеевым (1987) эколого-географическими комплексами: курило-япономорским и берингоморским.

Крупные географические подразделения — регионы и субрегионы — хорошо укладываются в общепризнанные схемы зоогеографического районирования шельфа северной части Тихого океана. Однако в определенных случаях между выделенными локальностями разного иерархического уровня существуют переходные зоны. Так, сахалино-курильский район является переходной зоной между южным и северным регионами, а северо-охотоморский — между камчатско-берингоморским и северо-берингоморским субрегионами. О переходном характере фауны камбал северо-охотоморских вод свидетельствует и Н.С. Фадеев (1987), который считает сообщество камбал северной части Охотского моря обедненной частью берингоморского комплекса.

Используя данные таблицы 1, можно проверить результаты фаунистического районирования бассейна дальневосточных морей по фауне камбало-

образных рыб, применяя зонально-географический принцип. Этот принцип определяет место выявленных географических комплексов животных в системе широтных зон океана (Несис, 1982). В этой связи были рассчитаны показатели сходства каждого выделенного нами ранее района со всеми остальными по относительному составу в нем видов, представляющих различные зоогеографические ареалы.

Соответствующий индекс сходства рассчитывался как:

$$R = \sum \sqrt{pq},$$

где — R — индекс сходства; p и q — соответственно, относительное число (в долях единицы) видов разных зоогеографических ареалов в двух сравниваемых районах.

По рассчитанным индексам построили дендрограмму сходства районов по зонально-географическому составу комплексов камбал (рис. 12). Полученные при помощи использованного метода результаты достаточно хорошо подтверждают правильность выполненного ранее районирования дальневосточных морей по видовому составу камбал. Отчетливо выражен трехуровневый характер зоогеографической структуры. На очень высоком уровне разделяются два крупных региона: южный и северный, состоящие из тех же самых районов. Южный регион делится на субрегионы с теми же районами, а в северном регионе районы: камчатский и западно-берингоморский, с одной стороны, и анадырско-чукотский — с другой, составлявшие разные субрегионы, относятся к разным ветвям на кластере. Охотоморские переходные зоны (региональная — сахалино-курильский район — и субрегиональная — северо-охотоморский район)

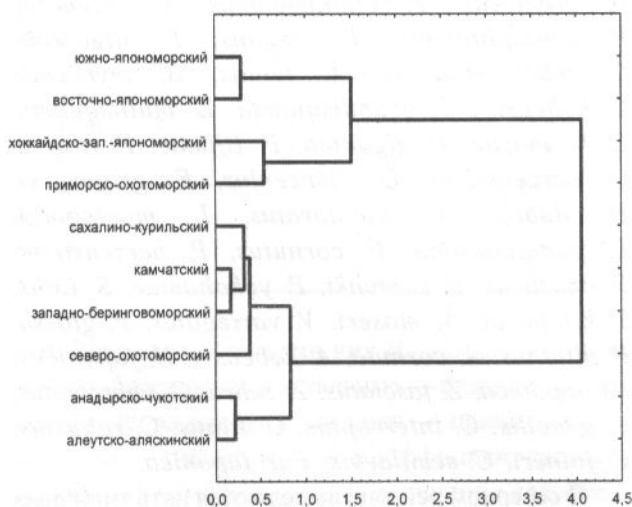


Рис. 12. Дендрограмма сходства районов по зоогеографическому составу видов камбалообразных

объединяются с камчатско-берингоморским субрегионом, что свидетельствует об определенной зоогеографической близости комплексов обитающих в них камбал. Вместе с тем, зоогеографический и составы северо-охотоморских и сахалино-курильских видов в этой группе районов в наибольшей степени обособлены. Берингоморская переходная зона (алеутско-аляскинский район) по своей зоогеографической характеристике ближе к северо-берингоморскому субрегиону, чем к камчатско-берингоморскому. Происходит это, в основном, за счет тихоокеанских широкобореальных видов, которых в западной части Берингова моря и у берегов Камчатки больше, чем на севере и востоке ареала.

Применение количественных методов исследования распространения живых организмов и географической изменчивости фауны позволяет получить представление о наличии характерных видов для того или иного биогеографического подразделения с учетом его иерархического уровня. Таким образом мы можем выяснить, какие виды камбал относятся к основным представителям этой группы рыб для всей исследуемой акватории дальневосточных морей в целом, или являются более специфичными для отдельных ее регионов и более мелких подразделений: субрегионов и районов.

Одним из формализованных показателей, использованных для изучения структуры и закономерностей распространения морских языков в водах Японии, послужил коэффициент заселенности (Ochiai, 19576):

$$P = N/[S \times (n-1)];$$

где P — коэффициент заселенности, N — частота случаев совместного обитания исследуемого вида со всеми остальными видами камбал на участках зоогеографического подразделения, n — общее число исследованных видов в зоогеографическом подразделении, S — число сравниваемых участков в зоогеографическом подразделении.

Этот коэффициент указывает на степень распространенности вида: чем он выше, тем шире распространен вид. С помощью коэффициента заселенности в настоящем исследовании попытались выявить наиболее типичные виды камбал, представляющие фауну зоогеографического подразделения, которое занимает определенный уровень в иерархической структуре районирования. Н.С. Фадеев (1987) называет такие виды «руководящими». Однако, по нашему мнению, термин «руководящий вид» неточно отражает его представительство по отношению к фауне местообитания, строго определенного в иерархической структуре,

а говорит лишь о высокой частоте встречаемости этого вида в его пределах. Вместе с тем, широко распространенный вид в пределах, например, района на самом деле может быть представителем подразделения более высокого уровня: субрегиона, региона или всего бассейна. Поэтому термину «руководящий» мы предпочли обозначение «типичный вид», с указанием, для какого именно географического подразделения он характерен. Это, по нашему мнению, подчеркивает его представительство фауны строго конкретного зоогеографического элемента. Однако здесь мы должны сделать существенную оговорку. Используя термин «типичный» в предлагаемом контексте, необходимо иметь в виду, что в определенных случаях он является условным и несет придаваемый ему смысл только в пределах исследуемой нами географической области, т. е. ограниченной акваторией Японского, Охотского, Берингова и Чукотского морей, а также прилегающими к Камчатке, Курильским, Командорским и Алеутским островам водами Тихого океана. Разумеется, что ареалы ряда камбалообразных из юго-восточных районов Берингова и Японского морей распространяются далеко на юг, и такие виды являются типичными для гораздо более обширных районов, чем показано в нашем исследовании.

Для решения поставленной задачи придерживались следующего принципа. В первую очередь оценивали коэффициент заселенности каждого вида в масштабах наиболее крупных подразделений, начиная со всей акватории дальневосточных морей. Выбирали виды с наиболее высоким коэффициентом и относили его к типичному представителю фауны соответствующего подразделения. Затем таким же образом находили типичные виды в подразделениях более низкого уровня и, исключив из их числа те виды, представительство которых уже определено, относили оставшиеся к соответствующему местообитанию. В том случае, если какой-то вид оказывался типичным в равных по уровню подразделениях одной иерархической группы, он включался в число типичных представителей фауны более высокого уровня. Если же вид был типичным в разных иерархических группах (ветвях), его относили к ближайшему уровню, объединяющему эти группы. Такие операции проводили до исчерпания всех видов.

Кроме того, для более полной характеристики особенностей выделенных географических единиц по фауне камбалообразных рыб, сочли необходимым привести перечень видов, встречающихся только в пределах конкретных подразделений. Еще

раз подчеркнем, что такая характеристика распространяется лишь на исследуемую нами акваторию, т. е. Японское, Охотское, Берингово и Чукотское моря, тихоокеанские воды Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов.

Выполненные расчеты обобщены в таблицах 2–4.

К камбалам, наиболее характерно представляющим фауну этой группы рыб в масштабах всего бассейна дальневосточных морей России, можно отнести 12 видов: *L. proboscidea*, *L. sakhalinensis*, *H. robustus*, *Rh. matsuurae*, *P. quadrituberculatus*, *A. evermanni*, *L. aspera*, *H. stenolepis*, *G. stelleri*, *A. nadeshnyi*, *C. asperrimum* и *P. stellatus*. Это, преимущественно, широкобореальные виды, некоторая часть из них относится к арктическо-бореальным, и по одному — к высоко- и низко-бореальным. Коэффициент заселенности перечисленных камбал по всей акватории бассейна изменяется от 0,1782 — у *L. proboscidea* до 0,2939 — у *P. stellatus*. Все эти виды относятся к сем. Pleuronectidae.

Южный регион представлен 13-ю типичными именно для этого региона (в пределах исследуемой акватории) видами: *P. cornutus*, *V. variegatus*, *E. grigorjewi*, *P. yokohamae*, *P. olivaceus*, *C. herzensteini*, *H. dubius*, *K. bicoloratus*, *L. mochigarei*, *L. punctatissima*, *M. achne*, *P. herzensteini*, *V. moseri*. Двенадцать из них относятся к сем. Pleuronectidae и лишь один — *P. olivaceus* — к сем. Paralichthyidae. Все типичные виды этого региона являются представителями субтропической и низкобореальной фаун. Коэффициент заселенности южного региона перечисленными камбалами изменяется от 0,3453 у первого вида до 0,4855 — у последнего.

В пределах только южного региона (не распространяясь севернее) встречается 48 видов камбал: *P. olivaceus*, *P. cinnamomeus*, *P. oligodon*, *P. pentophtalmus*, *T. elegans*, *T. oligolepis*, *C. macrolepidotus*, *A. tenuis*, *B. myriaster*, *C. kobensis*, *E. grandisquama*, *E. multisquama*, *L. kitaharae*, *P. gigantea*, *P. iijimae*, *P. tosana*, *C. herzensteini*, *D. rikuzenius*, *E. grigorjewi*, *H. dubius*, *K. bicoloratus*, *L. mochigarei*, *L. punctatissima*, *P. cornutus*, *P. herzensteini*, *P. obscurus*, *P. schrenki*, *P. yokohamae*, *S. latus*, *T. kitaharae*, *V. moseri*, *V. variegates*, *P. glossa*, *P. plinthus*, *A. cornuta*, *A. kobensis*, *H. japonicus*, *Ps. japonica*, *Z. fasciatus*, *Z. zebra*, *C. abbreviatus*, *C. gracilis*, *C. interruptus*, *C. itinus*, *C. robustus*, *C. joineri*, *C. semilaevis*, *Par. japonica*.

В северном регионе выделяются пять типичных видов: *E. bathybius*, *L. glacialis*, *G. zachirus*, *A. stomias* и *H. elassodon*. Все виды принадлежат

Таблица 2. Структура фауны камбалообразных рыб дальневосточных морей России. Уровень всего бассейна и регионов (обозначения как в табл. 1)

Характеристики	Зоогеографические подразделения			
	Весь бассейн	Южный регион	Северный регион	Переходная зона
Всего видов	76	66	28	24
Число типичных для региона видов	12	13	5	0
Доля типичных видов (%)	15,8	19,7	17,9	0,0
Число видов, встречающихся только в данном регионе	76	48	10	0
Их доля, %	100,0	72,7	35,7	0,0
Доля видов из разных зоогеографических ареалов, %				
Ито т-ст	7,9	9,1	—	—
То т-ст	6,6	7,6	—	—
То шб	7,9	9,1	21,4	25,0
То вб	1,3	1,5	3,6	4,2
Аз т-ст	15,8	18,2	—	—
Аз ст	17,1	19,7	—	—
Аз ст-нб	7,9	9,1	3,6	4,2
Аз нб	10,5	12,1	3,6	20,8
Аз шб	5,3	6,1	14,3	16,7
Аз вб	1,3	1,5	3,6	4,2
Ам шб	13,2	1,5	35,7	8,3
аб	5,3	4,5	14,3	16,7

Таблица 3. Структура фауны камбалообразных рыб дальневосточных морей России. Уровень субрегионов (обозначения как в табл. 1)

Характеристики	Зоогеографические подразделения (субрегионы)					
	Японо-морский	Охотско-северо-японо-морский	Камчатско-берингово-морский	Северо-берингово-морский	Переходная зона (сев.-охотомор. район)	Переходная зона (ал.-ал. район)
Всего видов	54	38	21	14	14	24
Число типичных видов	5	2	1	0	0	6
Относительная доля, %, типичных видов	9,3	5,3	4,8	0,0	0,0	25,0
Число видов, встречающихся только в данном регионе	28	2	1	0	0	7
Их доля, %	51,9	5,3	4,8	0,0	0,0	29,2
Доля видов из разных зоогеографических ареалов, %						
Ито т-ст	11,1	—	—	—	—	—
То т-ст	9,3	2,6	—	—	—	—
То шб	3,7	15,8	28,6	28,6	35,8	25,0
То вб	—	2,6	4,8	7,1	—	4,2
Аз т-ст	20,4	5,3	—	—	—	—
Аз ст	24,1	13,2	—	—	—	—
Аз ст-нб	11,1	15,8	4,8	—	—	—
Аз нб	13,0	21,1	4,8	—	7,1	—
Аз шб	3,7	10,5	19,0	14,3	21,4	12,5
Аз вб	—	2,6	4,8	7,1	7,1	4,2
Ам шб	—	2,6	14,3	14,3	—	41,7
аб	3,7	7,9	19,0	28,6	28,6	12,5

сем. Pleuronectidae, один вид (*L. glacialis*) — арктическо-бореальной, а остальные — широкобореальной фауне, из которых два вида — приамериканской и два — тихоокеанской. Коэффициент заселенности этих камбал в северном регионе колеблется от 0,3098 у первого вида до 0,5623 — у последнего.

К встречающимся только в северном регионе камбалам относится 10 видов: *C. sordidus*, *E. jordani*, *G. zachirus*, *I. isolepis*, *L. bilineata*, *L. glacialis*, *M. pacificus*, *P. vetulus*, *P. decurrens*, *P. melanostictus*. Переходная зона между регионами, являясь местообитанием 24-х видов камбал, не имеет ни одного типичного либо встречающегося только в этом районе (табл. 2).

Таблица 4. Фаунистическая и зоогеографическая структура камбалобразных рыб дальневосточных морей России. Уровень районов

Характеристики	Зоогеографические подразделения (районы)									
	Южно-японо-морский	Восточно-японо-морский	Хоккайдско-западно-японо-морский	Приморско-охотомор-ский	Сахалино-курильский	Северо-охотомор-ский	Камчатский	Западно-берингово-морский	Анадырско-чукотский	Алеутско-аляскин-ский
Всего видов	51	37	34	31	24	14	21	19	14	24
Число типичных видов	16	1	0	1	0	0	0	0	0	6
Доля типичных видов, %	31,4	2,7	0,0	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0
Число видов, встречающихся только в данном регионе	16	0	1	0	0	0	0	0	0	7
Их доля, %	31,4	0,0	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	29,2
Ито г-ст	11,8	2,7	-	-	-	-	-	-	-	-
То т-ст	9,8	5,4	2,9	-	-	-	-	-	-	-
То шб	2,0	5,4	11,8	19,4	25,0	35,7	28,5	31,4	28,6	25,0
То вб	-	-	-	3,2	4,2	-	4,8	5,3	7,1	4,2
Аз т-ст	21,6	18,9	5,9	-	-	-	-	-	-	-
Аз ст	25,5	24,4	14,7	3,2	4,2	-	4,8	-	-	-
Аз ст-нб	11,8	16,2	17,6	19,4	20,7	7,1	4,8	5,3	14,3	12,5
Аз нб	11,8	18,9	23,6	25,8	16,7	21,4	19,0	15,8	7,1	4,2
Аз шб	2,0	5,4	11,8	12,9	4,2	7,1	4,8	5,3	14,3	4,2
Аз вб	-	-	2,9	3,2	8,3	-	14,3	15,8	14,3	41,7
Ам шб	-	-	-	3,2	16,7	-	19,0	21,1	28,6	12,5
аб	3,9	2,7	8,8	9,7	16,7	28,6	19,0	21,1	28,6	12,5

Доля видов из разных зоогеографических ареалов, %

Значительное большинство видов камбалообразных рыб обитает в южном регионе. В северном регионе их почти в 2,5 раза меньше. Среди зоогеографических типов по всему дальневосточному бассейну, в целом, имеют определенное преимущество приазиатские тропическо-субтропические и субтропические виды, хотя общий диапазон ареалов, представленных разными видами камбал, здесь достаточно широк.

Преобладание субтропических камбал вызвано за счет числа их видов в южном регионе. Зоогеографический состав их фауны в северном регионе в подавляющем большинстве представлен широкобореальными видами: тихоокеанскими, приазиатскими и приамериканскими. Фауна камбал переходной между регионами зоны (сахалино-курильского района) по своему зоогеографическому составу сходна с фауной северного региона. По всей вероятности, переходный характер этого района обусловлен проникновением сюда северных видов камбал.

Для южного региона характерно также преимущество перед северным как в числе типичных, так и не распространяющихся за его пределы видов, как в абсолютном, так и в относительном значении (табл. 2).

В состав типичных для япономорского субрегиона камбал входит пять видов: *P. pentopthalmus*, *L. kitaharae*, *D. rikuzenius*, *T. kitaharae* и *Par. japonica*. Два вида из перечисленных принадлежат сем. Pleuronectidae и по одному, соответственно, сем. Paralichthyidae, Bothidae и Synoglossidae. Большинство этих камбал относится к субтропической фауне и два вида — к тропическо-субтропической. Коэффициент их заселенности в пределах субрегиона одинаков и составляет 0,6934.

В пределах только япономорского субрегиона дальневосточных морей России встречаются 28 видов камбал: *P. cinnamomeus*, *P. oligodon*, *T. elegans*, *C. macrolepidotus*, *A. tenuis*, *B. myriaster*, *C. kobensis*, *E. grandisquama*, *E. multi-squama*, *L. kitaharae*, *P. gigantea*, *P. iijimae*, *P. to-sana*, *S. latus*, *P. glossa*, *P. plinthus*, *A. cornuta*, *A. kobensis*, *H. japonicus*, *Ps. japonica*, *Z. fasciatus*, *Z. zebra*, *C. abbreviatus*, *C. gracilis*, *C. interruptus*, *C. robustus*, *C. joineri*, *C. semilaevis*.

Охотско-северо-япономорский субрегион представляют два типичных вида сем. Pleuronectidae: *L. pinnifasciata* — широкобореальный, и *P. schrenki* — низкобореальный. Коэффициент заселенности обоих видов равен 0,7459. Два вида, *P. obscurus* и *C. itinus*, не распространяются за пределы субрегиона в границах исследуемой акватории.

Для камчатско-берингоморского субрегиона характерен один типичный вид сем. Pleuronectidae: *L. polyxistra* — высокобореальный, с коэффициентом заселенности 0,8200, а также один вид — *M. pacificus*, не встречающийся севернее и южнее. В северо-берингоморском аналогичные виды отсутствуют. Также отсутствуют подобные виды и в переходной между этими субрегионами зоне (северо-охотоморский район).

В алеутско-аляскинском районе — переходной зоне между берингоморской фауной камбал и их фауной из более южных районов американского побережья — обитают шесть типичных для этого местообитания видов и семь, не распространяющихся за его пределы в Беринговом море. К первым из них относятся: *C. sordidus*, *E. jordani*, *I. isolepis*, *M. pacificus*, *P. vetulus*, *P. melanostictus*, с коэффициентом заселенности 0,8261, а ко вторым, кроме перечисленных, исключая *M. pacificus*, — *L. bilineata* и *P. decurrens*. Все указанные камбалы являются представителями приамериканской широкобореальной фауны. Один из этих видов (*C. sordidus*) относится к сем. Bothidae, остальные — к сем. Pleuronectidae.

Таким образом, структура фауны субрегионов, в целом отражает их региональную принадлежность (табл. 3).

Вместе с тем, на этом уровне рассмотрения проявляются определенные внутререгиональные фаунистические и зоогеографические различия. Так, сравнивая япономорский и охотско-северо-япономорский субрегионы, составляющие южный регион, можно отчетливо видеть значительное уменьшение общего числа видов во втором субрегионе, сокращение в нем числа доли типичных и только здесь обитающих видов, а также отсутствие тропическо-субтропических и существенное снижение доли субтропических видов на фоне возрастания количества бореальных камбал. Для подразделений северного региона свойственно сокращение общего числа видов в северо-берингоморском субрегионе, по сравнению с камчатско-берингоморским, а также возрастание доли высокобореальных и арктическо-бореальных видов. Переходно-субрегиональный характер северной части Охотского моря обусловлен, по всей видимости, проникновением сюда арктическо-бореальных видов и присутствием значительного числа широкобореальных камбал (табл. 3), в большой степени представленных в камчатско-берингоморском субрегионе.

Перечень типичных для отдельных районов видов камбал выглядит следующим образом (табл. 4).

Южно-япономорский район (16 видов): *P. cinnamomeus*, *C. macrolepidotus*, *B. myriaster*, *E. grandisquama*, *P. gigantea*, *P. iijimae*, *P. tosana*, *P. glossa*, *P. plinthus*, *A. kobensis*, *H. japonicus*, *Ps. japonica*, *Z. zebra*, *C. interruptus*, *C. robustus*, *C. joineri*. Таксономический состав группы видов этого района очень разнообразен: 5 видов относятся к сем. Bothidae, 4 вида — к сем. Soleidae, 3 вида — к сем. Cynoglossidae, 2 вида — к сем. Poesilopsettidae и по одному виду — к семействам Paralichthyidae, Citharidae. Подавляющее большинство видов — 18 — представлено тропическо-субтропическими видами: приазиатскими, тихоокеанскими и индо-тихоокеанскими, и три вида — приазиатскими субтропическими. Коэффициент заселенности района всеми видами одинаков и составляет 0,8700.

Восточно-япономорский район. Типичным для этого района видом является только один — *T. oligolepis*, принадлежащий сем. Paralichthyidae и приазиатскому субтропическому ареалу. Коэффициент заселенности района для этого вида равен 0,8333.

Приморско-охотоморский район. Типичным видом является один приазиатский низкобореальный вид: *P. obscurus* семейства Pleuronectidae. Коэффициент заселенности района этим видом равен 0,8778.

Как уже было сказано, алеутско-аляскинский район мы относим к переходной зоне между камчатско-берингоморским субрегионом и более южными районами американского побережья, и перечень типичных, также встречающихся только в этом районе, камбал показан выше.

В остальных районах типичные именно для этих подразделений виды отсутствуют. Наиболее широко распространенные на площади данных районов камбалы являются типичными представителями местообитаний более высоких иерархических уровней.

Среди всех камбал, отмеченных для дальневосточных морей, омывающих Россию, 14 наиболее редко встречающихся не входят в число типичных видов ни на одном уровне. К ним относятся: *P. oligodon*, *T. elegans* (сем. Paralichthyidae), *A. tenuis*, *C. kobensis*, *E. multisquama* (сем. Bothidae), *L. bilineata*, *P. deccurens*, *S. latus* (сем. Pleuronectidae), *A. cornuta*, *Z. fasciatus*, (сем. Soleidae), *C. abbreviatus*, *C. gracilis*, *C. itinus* и *C. semilaevis* (сем. Cynoglossidae).

Из 10 различающихся по видовому составу камбал районов лишь в трех обитают встречающиеся только в этих районах виды. К ним относят-

ся: южно-япономорский район с 16 подобными видами (*P. oligodon*, *T. elegans*, *C. macrolepidotus*, *A. tenuis*, *B. myriaster*, *E. grandisquama*, *P. gigantea*, *P. iijimae*, *P. tosana*, *S. latus*, *P. glossa*, *A. cornuta*, *Z. fasciatus*, *C. abbreviatus*, *C. gracilis*, *C. semilaevis*), хоккайдско-западно-япономорский район (1 вид — *Cynoglossus itinus*) и алеутско-аляскинский район (7 видов — *C. sordidus*, *E. jordani*, *I. isolepis*, *L. bilineata*, *P. vetulus*, *P. decurrens*, *P. melanostictus*).

Анализируя видовую структуру камбал различных районов, можно видеть, что наибольшее их число встречается в самой южной части Японского моря (табл. 4). Менее разнообразный видовой состав характерен для восточного и срединного районов этого же водоема, хотя общее число видов камбал все же очень высоко. В северных районах дальневосточных морей (Охотском, Беринговом и Чукотском морях) количество видов камбал значительно сокращается, иногда более чем в два раза. Вместе с тем распределение доли типичных для районов видов имеет несколько другой характер. Как и по абсолютному количеству видов, первое место по доле камбал занимает южно-япономорский район, однако второе место по этому показателю принадлежит восточной части Берингова моря и Алеутским островам. Следует иметь в виду, что и юг Японского моря и юго-восток Берингова, являясь крайними южными областями дальневосточных морей России, включают в себя северные участки ареалов южных видов камбал: субтропических и тропическо-субтропических приазиатских и тихоокеанских, а также широкобореальных приамериканских.

Распределение долей видов, представляющих соответствующие зоогеографические ареалы (табл. 4), хорошо отражает проникновение камбал из тропической и субтропической зон в южные районы дальневосточных морей России.

В центральном и северном районах Японского моря, а также в южной части Охотского, первое место по количеству занимают низкобореальные виды. Для более северных районов Охотского моря, тихоокеанских вод Камчатки и западной части Берингова моря характерны преимущественно широкобореальные камбалы, тихоокеанские и приазиатские, а в анадырско-чукотском районе обитают, в большей степени, как тихоокеанские широкобореальные, так и арктическо-бореальные камбалы.

Сравнивая видовой состав камбал выделенных нами географических подразделений с учетом наличия типичных для них и встречающихся только

в их пределах видов, можно сделать следующее заключение. Своеобразной фауной камбалообразных рыб обладают не все выделы. Определенное видовое своеобразие (т. е. наличие типичных или не встречающихся в других подразделениях видов) характерно для южного и северного регионов, япономорского, охотско-северо-япономорского и камчатско-берингоморского субрегионов, а также для южно-япономорского, восточно-япономорского, хоккайдско-западно-япономорского, приморско-охотоморского и алеутско-алюскаинского районов. Остальные районы представлены в большей или меньшей степени обедненной фауной камбал соседних акваторий, либо видовой состав этих рыб у них образует общий комплекс в подразделениях более высокого иерархического уровня.

Рассматривая с этой точки зрения обозначенные нами переходные зоны, можно сделать вывод, что сахалино-курильский и алеутско-алюскаинский районы являются своего рода буферными зонами между регионами со своей видовой спецификой (курило-япономорским, берингоморским и ванкуверо-орегонским эколого-географическими комплексами по Н.С. Фадееву, 1987), где одни виды камбал сменяются другими. Северо-охотоморский район относится к зоне изменения обилия видов с юга на север, где выражен переход от достаточно многовидовой фауны камбал камчатско-берингоморского субрегиона к обедненной фауне северо-берингоморского.

Фауна камбал южного региона, включающая в себя гораздо больше видов, чем северная их фауна, в то же время в большей степени дифференцирована в пространстве. Эта особенность хорошо выражена в различной степени дивергенции между субрегиональными кластерами на дендрограммах (рис. 8А, Б). Средние индексы сходства видового состава участков южного региона ниже, чем северного. При сравнении участков по всем встречающимся видам камбал эти значения равны, соответственно: 65,7 и 77,3, а только по размножающимся на участках видам — 59,3 и 63,5. Кроме того, как было показано, южные районы представлены большим количеством типичных для них видов, в то время как на севере типичные виды характерны для подразделений более высокого иерархического уровня, и таких видов меньше, чем на юге. Более высокая степень дифференциации фауны южных камбал вызвана, по всей видимости, в первую очередь, большим различием океанологических условий между южной и северной частью Японского моря. В северных водоемах характер изменения этого океанологического фактора более сглажен. К одной

из предполагаемых причин усиления пространственной дифференциации южной фауны камбал можно, по всей вероятности, отнести и адаптацию этих рыб к повышенной межвидовой конкуренции в условиях совместного обитания большого числа экологически близких видов.

Одним из интересных вопросов изучения распространения организмов на большом пространстве, по нашему мнению, является выявление своего рода «типичных» местообитаний, т. е. тех районов, видовой состав которых в наибольшей степени отражает фауну всего исследуемого ареала, либо значительных его частей. Если такие местообитания существуют, они должны иметь наибольшее сходство по этому показателю с другими районами. Используя значения рассчитанных коэффициентов $O_{\text{дучи}}$ (Ochiai, 19576), предприняли попытку выявить такие местообитания.

В первую очередь, на основании коэффициентов близости участков, оценили средние их значения, характеризующие сходство каждого из 10 районов со всеми участками бассейна. Расчеты показали, что наибольшее среднее сходство фауны камбал со всеми другими местообитаниями наблюдается в пяти районах: приморско-охотоморском, сахалино-курильском, северо-охотоморском, камчатском и западно-берингоморском (рис. 13). Таким образом, можно сказать, что акватория, образованная перечисленными районами и включающая в себя северную часть Японского моря, все Охотское море с Курильскими островами, тихоокеанские воды Камчатки и западную часть Берингова моря, обладает наиболее типичным составом фауны камбал для дальневосточных морей. Такая картина вполне естественна, т. к. данная акватория занимает центральную часть бассейна, и в ее преде-

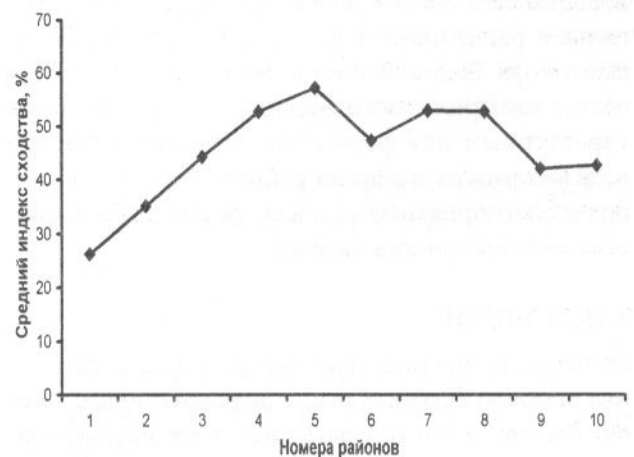


Рис. 13. Средние коэффициенты близости района со всеми участками бассейна дальневосточных морей. По оси абсцисс — номера районов в соответствии с рис. 11

лах находятся две переходные зоны: региональная и субрегиональная. Вместе с тем, она очень велика, и на протяжении этой акватории видовой состав камбал существенно меняется.

Ранее выполненные построения (рис. 7) показали, что в пределах акватории с наиболее типичной фауной камбалообразных рыб для всего бассейна, т. е. начиная с севера Японского моря и кончая западно-центральной частью Берингова, выделяются два участка с видовым составом этих рыб, наиболее близким к прилегающим районам. Это участок 8 — воды Южного и Юго-Восточного Сахалина: заливы Анива и Терпения, являющийся центром группы с участками 3 (Северное Приморье и Татарский пролив), 12 (север Хоккайдо и Южные Курилы), 2 (западная часть Японского моря: от Вонсана до северной оконечности залива Петра Великого) и 9 (воды Восточного Сахалина — севернее залива Терпения), а также участок 16 — западно-центральная часть Берингова моря, который является центром группы с участками 15 — Олюторский и Карагинский заливы, 14 (тихоокеанские воды Камчатки), 20 (воды Командорских островов). Последний участок, в свою очередь, наиболее сходен по составу обитающих на нем камбал с восточной частью Берингова моря (участок 19), водами Западной Камчатки (участок 11), Северных Курил (участок 13) и Алеутских островов (участок 21). Если видовой состав камбал в этих местообитаниях в силу его наибольшего сходства с фауной окружающих районов считать наиболее типичным для исследуемой акватории, то, по нашему мнению, можно говорить о наличии своеобразных центров видового разнообразия камбал. В таком случае, на акватории дальневосточных морей, исключая крайние южные и северные районы, этих центров, как минимум, два. Один из них представляет типичную фауну камбал южного региона и расположен в юго-западной части Охотского моря. Видовой состав другого, расположенного в западной части Берингова моря, является характерным для фауны северного региона. По всей видимости, в данных районах сложились наиболее благоприятные условия среды для большинства местных видов камбал.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая результаты исследований распространения камбалообразных рыб в дальневосточных морях России, можно сделать некоторые заключения.

Вся совокупность камбалообразных рыб образует два крупных комплекса. Один из них включает в себя камбал, обитающих в юго-восточной

части Берингова моря и в водах Восточных Алеутских островов и не распространяющихся на остальную исследуемую акваторию, а также исключительно широко распространенных камбал, многие из которых встречаются от юга и востока Японского до северных и восточных районов Берингова моря. В большей степени эти виды тяготеют в своем распространении к северным районам дальневосточных морей. Другой комплекс образован видами, расселенными на довольно обширной площади, но тяготеющими в своем распространении к югу, а также камбалами, обитающими на самом юге Японского моря, и практически не встречающимися севернее его центральных районов.

Зоогеографическое районирование исследуемой акватории имеет достаточно сложную иерархическую структуру. По видовому разнообразию камбал эта акватория образует два крупных региона, каждый из которых состоит из двух субрегионов, включающих в себя подразделения более низкого уровня — районы. Каждое из указанных подразделений в той или иной степени отличается от других видовым составом камбал.

Некоторые районы имеют, по нашему мнению, переходный характер в фауне камбал между регионами и субрегионами. В этой связи следует отметить, что в местах с резким изменением условий среды такие переходные зоны практически отсутствуют, либо не улавливаются при принятой разрешающей способности метода исследования. Например, не обнаружено такой зоны на границе, проходящей по полярному фронту в Японском море между япономорским и охотско-северо-япономорским субрегионами. Также отсутствует переходная полоса в районе анадырского фаунистического барьера, разделяющего два северных субрегиона. Зона изменения обилия видов камбал между последними субрегионами смещена в северную часть Охотского моря. Вместе с тем сахалино-курильский район обладает фауной переходного характера между южным и северным регионами, отделяя, таким образом, эти регионы друг от друга. Последнее обстоятельство связано, по всей видимости, с отсутствием постоянных резких градиентов океанологических условий в юго-восточной части Охотского моря и у Восточного Сахалина. Сквозь Курильские проливы в Охотское море проникают теплые тихоокеанские воды, смягчая суровый режим этого водоема. В прибрежье Восточного Сахалина, как и в других прибрежных районах водоема, может формироваться береговая конвергенция с опусканием теплых поверхностных вод в летне-осенний период, образуя сравнитель-

но теплую прибрежную полосу (Шунтов, 2001). Этот же автор придает исключительно большое значение такой зоне в жизни донных организмов, считая, что благодаря ей многие бореальные беспозвоночные и рыбы могли заселить исключительно суровые по океанологическим условиям районы. Описываемый район является переходным по своей гидрологии, т. к. здесь присутствуют водные массы различного происхождения и формируется сложная мозаика в их распределении (Шунтов, 2001). Поэтому смешанный и меняющийся характер океанологических условий и обусловил переходный тип фауны камбал на границе южного и северного регионов.

Ряд выделенных по видовому составу зоогеографических подразделений характеризуется определенным количеством наиболее типичных видов, представляющих фауну камбал именно данного зоогеографического элемента.

Определенное видовое своеобразие (т. е. наличие типичных или не встречающихся в других подразделениях видов) характерно для южного и северного регионов, япономорского, охотско-северо-япономорского и камчатско-берингоморского субрегионов, а также для южно-япономорского, восточно-япономорского, хоккайдско-западно-япономорского, приморско-охотоморского и алеутско-аляскинского районов. Остальные районы представлены в большей или меньшей степени обедненной фауной камбал соседних акваторий, либо видовой состав этих рыб у них образует общий комплекс в подразделениях более высокого иерархического уровня.

Фауна камбал южного региона, включающая в себя гораздо больше видов, чем северная их фауна, в то же время в большей степени дифференцирована в пространстве. Более высокая степень дифференциации фауны южных камбал вызвана, по всей видимости, в первую очередь, большим различием океанологических условий между южной и северной частью Японского моря. В северных водоемах характер изменения этого океанологического фактора более сглажен. К одной из предполагаемых причин усиления пространственной дифференциации южной фауны камбал можно, по всей вероятности, отнести и адаптацию этих рыб к повышенной межвидовой конкуренции в условиях совместного обитания большого числа экологически близких видов.

Выполненные исследования указывают на существование своеобразных центров видовой разнообразия камбал с наиболее типичной их фауной для северного или южного регионов. Дальнейшие исследования в этом направлении позволят отве-

тить на многие вопросы распространения и зоогеографии видов камбалообразных рыб российского Дальнего Востока.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.М., Решетников Ю.С. 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 2. С. 165–175.

Андрияшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: ЛГУ, 187 с.

Беклемишев К.В. 1982. О природе биогеографических доказательств // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. Дальневосточный научный центр АН СССР. С. 5–11.

Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-центр, 217 с.

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

Виноградов Л.Г. 1948. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 28. С. 162–164.

Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф., Стрельцов М.С. 1988. Состав и биомасса донных и придонных рыб экономической зоны СССР Японского моря // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Владивосток: ТИНРО. Вып. С. 37–55.

Голиков А.Н. 1982. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. Дальневосточный научный центр АН СССР. С. 94–99.

Дружинин А.Д. 1954. Материалы о камбалах залива Анива // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 41. С. 343–347.

Дьяков Ю.П. 1990. О распределении молоди тихоокеанского черного палтуса в Беринговом проливе и Чукотском море / Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей Советского Союза. М.: Наука. С. 177–180.

Канеп С.П. 1968. Метод последовательных корреляционных путей // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 12. С. 1851–1856.

- Куликов М.Ю. 1964а. Первый случай обнаружения малоротой длинноперой камбалы *Errex zachirus* (Lock) у азиатского побережья Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 55. С. 245.
- Куликов М.Ю. 1964б. Новые данные об ихтиофауне командорских островов // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 55. С. 249–250.
- Линдберг Г.У. 1947. Предварительный список рыб Японского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. XXV. С. 125–206.
- Линдберг Г.У., Акимушкин И.И., Бродский К.А. и др. 1959. Список фауны морских вод Южного Сахалина и Южных Курильских островов // Исследования Дальневосточных морей СССР. Вып. 6. М.-Л.: АН СССР. С. 173–256.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В., 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. Teleostomi. 31. Pleuronectiformes. С.-Пб.: Наука, 272 с.
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 40, 287 с.
- Моисеев П.А. 1955. Белокорый палтус // Географическое распространение рыб и других промысловых животных (Под ред. Т.С. Рассы, А.Г. Кагановского, С.К. Клумова). Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 14. С. 59–61.
- Несис К.А. 1982. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. Дальневосточный научный центр АН СССР. С. 114–134.
- Новиков Н.П. 1961. Новые данные о распространении палтусов и некоторых других промысловых рыб в Беринговом море // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 10. С. 1510–1515.
- Новиков Н.П. 1971. Первый случай поимки азиатского стрелозубого палтуса у берегов Канады // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 79. С. 163.
- Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть, 308 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья // Владивосток: Дальневост. гос. техн. рыбохозяйств. ун-т; Ин-т Биол. моря ДВО РАН, 550 с.
- Носов Э.В. 1972. О распространении бородавчатой камбалы — *Clidoderma asperrimum* Temm. a. Shleg. — в северной части Тихого океана // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 81. С. 252–253.
- Орлов А.М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Биол. моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Полутов И.А., Тихонов В.И. 1957. Новые данные о распространении стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* в водах Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 45. С. 197–198.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и сопредельных вод // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 11, 200 с.
- Токранов А.М., Винников А.В. 2000. О находке длинноперого малорота *Glyptocephalus zachirus* Lockington в водах Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 397–398.
- Фадеев Н.С. 1959. Список камбал материковой отмели восточного побережья Южного Сахалина и их краткая биологическая характеристика // Вопр. ихтиологии. № 13. С. 26–35.
- Фадеев Н.С. 1978а. Распространение и систематика тихоокеанских палтусовидных камбал рода *Hippoglossoides* // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 102. С. 3–18.
- Фадеев Н.С. 1978б. Систематика и распространение северотихоокеанских двухлинейных камбал // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО. Вып. 9. С. 67–80.
- Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология. М.: Агропромиздат. 175 с.
- Федоров В.В. 1967. О нахождении глубоководной камбалы *Embassichthys bathibius* (Gilbert, 1981) Pleuronectidae, Pisces в Беринговом море // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 3 (44). С. 566–569.
- Федоров В.В. 1973а. Список рыб Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 87. С. 42–71.
- Федоров В.В. 1973б. Ихтиофауна Берингова моря и некоторые аспекты ее происхождения и формирования // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 87. С. 3–41.

- Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов / Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районов Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. С. 7–41.
- Федоров В.В., Парин Н.В. 1998. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России (в пределах 200-мильной экономической зоны). М.: ВНИРО, 154 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Четвергов А.В. 2001. О встречаемости американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* (Jordan and Gilbert) в восточной части Охотского моря // Материалы регион. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 9–10 апреля). Петропавловск-Камчатский: «Камчат». С. 106–108.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Рыбообразные и рыбы / Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных регионов. Петропавловск-Камчатский: Камчат. кн. изд-во. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. Санкт-Петербург: Издание Императорского Русского Географического Общества, 466 с.
- Шмидт П.Ю. 1934. О зоогеографическом распространении главнейших промысловых рыб в западной части северного Тихого океана // Бюлл. Тихоокеан. комитета АН СССР. N 3. С. 33–37.
- Шмидт П.Ю. 1935. Охотское море и его фауна рыб // Вестник АН СССР. № 5. С. 29–38.
- Шунтов В.П. 1985. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат, с. 224.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. Т. 1. 518 с.
- Amaoka K., Sakamoto K., Abe K. 1981. First record of deep-sea sole *Embassichthys bathibius* from Japan // Jap. J. Ichthyol. V. 28. No 1. P. 86–90.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of Northern Japan // Japan. Sapporo: Publisher Kitanihon Kaiyo Center Co. 391 p. (на яп. яз.).
- Forrester C.R., Tsuyuki H., Fuke S., Smith J.E., Schnute J. 1977. Flathead sole (*Hippoglossoides*) in the North Pacific // J. Fish. Res. Board Can. Vol. 34. P. 455–462.
- Hubbs C.L., Wilimovski N.J. 1964. Distribution and Synonymy in the Pacific ocean and the variation of the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) // J. Fish. Res. Board Canada. V. 21. N 5. P. 1129–1154.
- Kramer D.E., Barss W.H., Paust B.C., Bracken B.E. 1995. Guide to Northeast Pacific flatfishes // Mar. Advis. Bull. N. 47. 104 p.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C., Ueno T., Yoshino T. 1984. The fishes of the Japanese Archipelago // Tokio: Tokai Univ. Press. Vol. with text in English. 437 p.
- Ochiai A. 1957a. Zoogeographical Studies on the Soleoid Fishes found in Japan and its Neighbouring Regions I // Bull. of the Jap. Soc. of Sci. Fish. V. 22. № 9. P. 522–525 (на яп. яз.).
- Ochiai A. 1957b. Zoogeographical Studies on the Soleoid Fishes found in Japan and its Neighbouring Regions II // Bull. of the Jap. Soc. of Sci. Fish. V. 22. № 9. P. 526–529 (на яп. яз.).
- Ochiai A. 1957c. Zoogeographical Studies on the Soleoid Fishes found in Japan and its Neighbouring Regions III // Bull. of the Jap. Soc. of Sci. Fish. V. 22. № 9. P. 531–533 (на яп. яз.).
- Ochiai A., Amaoka K. 1963. Description of larvae and young of four species of flatfishes referable to subfamily Bothinae // Bull. of the Jap. Soc. of Sci. Fish. V. 29. № 2. P. 127–130 (на яп. яз.).
- Orr J.W., Matarese A.C. 2000. Revision of the genus *Lepidopsetta* Gill., 1862 (Teleostei, Pleuronectidae) based on larval and adult morphology? With a description of a new species from the North Pacific Ocean and Bering Sea // Fish. Bull. V. 98. № 3. P. 539–582.
- Ueno T. 1971. List of the Marine Fishes from the Waters of Hokkaido and its Adjacent Regions // Sci. Rep. of Hokkaido Fish. experim. station. № 13. P. 61–102 (на яп. яз.).
- Wilimovsky N.J. 1964. Inshore fish fauna of the Aleutian archipelago // Proc. Alaska Sci. Conf. № 14. P. 172–190.