

УДК 591.9:574.587(265.5)

В.П. Шунтов, И.В. Волвенко*

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

**ДОПОЛНЕНИЯ К ГЕНЕРАЛИЗОВАННЫМ КОЛИЧЕСТВЕННЫМ
ОЦЕНКАМ МАКРОФАУНЫ БЕНТАЛИ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
МОРЯХ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА.
СООБЩЕНИЕ 2. РЕГИОНАЛЬНЫЕ И БАТИМЕТРИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ И ПЛОТНОСТИ
КОНЦЕНТРАЦИЙ РЫБ И НЕКОТОРЫХ ГРУПП
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Обобщается информация по среднемноголетней биомассе и плотности концентраций (т/км²) макрофауны в бентали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по батиметрическим диапазонам до 200 м, 200–500, 500–1000 и 1000–2000 м. Средняя плотность концентраций рыб в бентали разных районов составила на глубинах менее 200 м — 5,8–26,9 т/км², 200–500 — 8,6–26,9, 500–1000 — 3,6–14,7, 1000–2000 м — 3,4–15,7 т/км². Средняя плотность концентраций всех беспозвоночных в бентали разных районов составила на глубинах менее 200 м — 4,0–12,6 т/км², 200–500 — 4,7–19,6, 500–1000 — 1,7–10,2, 1000–2000 м — 0,6–3,0 т/км². Подчеркивается значение в количественном распределении макрофауны переходной зоны между шельфом и свалом глубин (200–500 м). В этом диапазоне глубин наблюдается наиболее высокая концентрация всей макрофауны в российских водах Берингова (32,3 т/км²) и Японского (15,2 т/км²) морей, а также в прикурильских океанических водах (41,4 т/км²). В Охотском море (13,3 т/км²) и тихоокеанских водах Камчатки (31,5 т/км²) глубины 200–500 м по плотности концентраций макрофауны несколько уступают только шельфу.

Ключевые слова: макрофауна бентали, плотность концентраций, донные рыбы и беспозвоночные, биомасса, батиметрические диапазоны.

Shuntov V.P., Volvenko I.V. Supplements to the generalized quantitative assessments of benthic macrofauna in the Far-Eastern Seas and adjacent waters of the Pacific Ocean. Report 2. Regional and bathymetric features of biomass and density of its distribution for fish and some groups of invertebrates // *Izv. TINRO*. — 2016. — Vol. 186. — P. 32–60.

Data on mean annual biomass (t) of the bottom macrofauna groups and main species in the Far-Eastern Seas and adjacent waters of the Pacific Ocean, by bathymetric ranges, and on density of their distribution (t/km²) are summarized. The average density of distribution for bottom and demersal fish varies from 5.8 to 26.9 t/km² in the range 0–200 m, from 8.6 to 26.9 t/km² in the range 200–500 m, from 3.6 to 14.7 t/km² in the range 500–1000 m, and from 3.4 to 15.7 t/km² in the range 1000–2000 m. The average density for bottom invertebrates varies within 4.0–12.6, 4.7–19.6, 1.7–10.2, and 0.6–3.0 t/km², respectively. The density usually increases in

* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: volvenko@tinro.ru.

Shuntov Vyacheslav P., D.Sc., professor, principal researcher, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Volvenko Igor V., D.Sc., principal researcher, e-mail: volvenko@tinro.ru.

the transitional zone between the continental shelf and a slope (200–500 m). Aggregations of total macrofauna are the densest in this bathymetric range and reach 32.3 t/km² in the Bering Sea, 15.2 t/km² in the Japan Sea, and 41.4 t/km² in the Pacific waters at Kuril Islands. However, the concentrations in this zone in the Okhotsk Sea (maximum 13.3 t/km²) and the Pacific waters at Kamchatka (31.5 t/km²) are lower than that ones on the continental shelf.

Key words: benthic macrofauna, distribution density, bottom fish, bottom invertebrate, biomass, bathymetric range.

Введение

В наших предыдущих сообщениях (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016) рассмотрены особенности распределения среднемноголетних биомасс рыб и различных таксономических групп беспозвоночных в бентали Берингова, Охотского и Японского морей, а также сопредельных океанических вод Камчатки и Курильских островов. Исходная количественная информация по макрофауне (рыбы и беспозвоночные крупнее 1 см) получена в большом количестве траловых съемок, выполненных в 1977–2014 гг. экспедициями ТИНРО-центра до глубины около 2 км. Эта информация о составе, биомассах и плотности концентраций биоты бентали содержится в базе данных (Волвенко, 2014), дополненной и ныне включающей результаты 34138 донных тралений. Она частично опубликована в 5 томах табличных справочников (Макрофауна..., 2014а–д).

Как дополнение к специализированным количественным оценкам макрофауны бентали дальневосточных вод России в развитие темы в первом сообщении данной статьи рассмотрены региональные особенности распределения биомассы различных семейств и отдельных видов рыб (Шунтов, Волвенко, наст. том). В настоящем сообщении анализируется батиметрическое распределение биомассы и плотности концентраций рыб и некоторых групп беспозвоночных с учетом региональных особенностей.

Результаты и их обсуждение

Биомасса и плотность концентраций рыб на разных глубинах

Суммарная биомасса рыб и кальмаров в бентали российских вод была оценена в 23,4 млн т, а без пелагических видов — 11,5 млн т. Без кальмаров эти оценки (только рыб) уменьшились соответственно до 11,8 и 9,8 млн т (Шунтов, Волвенко, наст. том). Биомасса донных и придонных рыб по регионам распределилась следующим образом: Берингово море — 2,0, Охотское море — 5,9, Японское море и прикамчатские океанические воды — по 0,4, прикурильские океанические воды — 1,1 млн т.

Ранее также отмечалось, что по плотности концентраций рыб и головоногих в бентали эти районы ранжируются в следующем порядке: прикурильские океанические воды (26,5 т/км²) — прикамчатские океанические воды (23,6 т/км²) — Берингово море (13,9 т/км²) — Охотское море (10,1 т/км²) — Японское море (7,4 т/км²). Наиболее заселенными по плотности концентраций являются районы с узкими шельфами и резким переходом в крутой и сложный по рельефу свал глубин. Одновременно с этим подчеркивалось, что выявленная картина количественного распределения макрофауны (в том числе и рыб) в разных районах и на разных глубинах не является универсальной для всех групп биоты (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016). Хорошо известно, что батиметрические адаптивные зоны различных донных и придонных гидробионтов «черепицеобразно» накладываются и сменяют друг друга по мере увеличения глубины от литорали и сублиторали до океанского ложа. Каждый вид или зональные группы имеют свои «экологические профили», адаптированные к условиям конкретных батиметрических зон (с характерными для них водными массами, грунтами, кормовой базой). Кроме того, логично считать, что сложившиеся вертикальные группировки гидробионтов являются результатом эволюционной «утряски» их состава, направленной на рациональное использование экологической емкости (в том числе пищевых ресурсов) биотопов, биоценозов и экосистем в целом.

Вертикальные границы распространения большого количества видов рыб в целом известны и постоянно уточняются по мере появления новых данных. Целая серия

фаунистических публикаций по рыбам дальневосточных российских вод появилась в 2000-е гг. (Шейко, Федоров, 2000; Новиков и др., 2002; Федоров и др., 2003; Токранов, 2010; Соколовский и др., 2011; Парин и др., 2014; Тупоногов, Кодолов, 2014; и др.). Некоторые данные о глубинах обитания ряда видов из этих работ используются в данной статье. Одновременно следует заметить, что пока недостаточно данных о батиметрических границах (особенно нижних) у многих видов глубоководных рыб, что связано с техническими причинами.

Из-за ограниченности места ниже рассматривается количественное распределение только части видов и групп, в основном имеющих высокую численность.

Семейство камбаловые Pleuronectidae. Это семейство включает виды от сугубо прибрежных до глубоководных, встречающихся до глубины 1,5–2,5 км. Но по средне-многолетним данным для российских вод в целом большая часть суммарной биомассы камбаловых сосредоточена на шельфе (табл. 1). Некоторым исключением является только Японское море, где от шельфовой биомассы почти не отличается биомасса в верхней части свала глубин (200–500 и даже 500–1000 м). Объясняется это, с одной стороны, пониженной численностью шельфовых видов (из-за ограниченности площади мелководья и многолетнего промыслового пресса), а с другой — относительно высокой численностью здесь глубоководных видов камбал — колючей *Acanthopsetta nadeshnyi*, малорота Стеллера *Glyptocephalus stelleri* и южной палтусовидной *Hippoglossoides dubius*. О значительной доле (по биомассе) в камбальном населении Японского моря глубоководных видов было известно и раньше (Борец, 1997). Более контрастно такое соотношение в пользу глубоководных видов обозначилось в последние примерно 10 лет (Антоненко, 2007; Дьяков, 2011; Калчугин и др., 2016). Но связано это в первую очередь не с перестройкой в структуре ихтиоценов, а с тем, что учетные съемки донных рыб стали выполняться до глубины не 500 м, как раньше, а 700 м и более.

Таблица 1

Распределение среднемноголетней биомассы камбаловых в бентали по глубинам в различных районах

Table 1

Mean annual biomass (10^3 t) of flounders, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	218,5	31,3	14,7	25,7	290,2
	%	75,3	10,8	5,0	8,9	
Охотское море,	тыс. т	1054,0	303,9	273,6	61,9	1693,4
	%	62,2	17,9	16,2	3,7	
Японское море,	тыс. т	56,4	52,4	44,1	7,0	159,9
	%	35,3	32,8	27,6	4,3	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	45,9	11,2	6,1	4,8	68,0
	%	67,5	16,5	9,0	7,0	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	22,4	3,9	3,6	3,5	33,4
	%	67,0	11,7	10,8	10,5	
Все районы,	тыс. т	1397,2	402,7	342,1	102,9	2244,9
	%	62,3	17,9	15,2	4,6	

Глубоководные камбалы многочисленны и в более северных водах, особенно в Беринговом и Охотском морях. Кроме того, в этих морях, а также в прикамчатских и прикурильских океанических водах многочисленны или обычны палтусы, все 4 вида которых, кроме их молоди, являются глубоководными рыбами. Во всех районах биомасса палтусов на свале глубин в целом (200–2000 м) значительно выше, чем на шельфе (табл. 2). Тем не менее даже с учетом этой группы рыб биомасса камбаловых в целом на шельфе значительно выше, чем на свале глубин во всех районах, кроме Японского моря (см. табл. 1).

Таблица 2

Распределение среднегодовой биомассы палтусов в бентали по глубинам
в различных районах

Table 2

Mean annual biomass (10^3 t) of halibuts, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	42,6	26,4	14,5	24,8	108,3
	%	39,3	24,4	13,4	22,9	
Охотское море,	тыс. т	48,5	216,6	256,6	60,8	582,5
	%	8,3	37,2	44,1	10,4	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	2,8	2,4	2,9	3,3	11,4
	%	24,6	21,0	25,4	29,0	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	1,4	2,2	3,4	3,0	10,0
	%	14,0	22,0	34,0	30,0	
Все районы,	тыс. т	95,3	247,6	277,4	91,9	712,2
	%	13,4	34,8	38,9	12,9	

Примечание. В Японском море, не включенном в табл. 2, в незначительном количестве встречаются три вида палтусов — белокожий *Hippoglossus stenolepis*, черный *Reinhardtius hippoglossoides* и азиатский стрелозубый *Atheresthes evermanni*. Кроме белокожого здесь они отмечались только в сопредельных к проливу районах моря.

Неоднозначная картина просматривается в распределении плотности концентраций камбаловых — как в пределах районов, так и в межрегиональном плане. Наиболее высокие показатели плотности и камбаловых в целом, и палтусов наблюдаются в Охотском море с его обширным шельфом и свалом глубин (табл. 3, рис. 1). Далее после Охотского моря районы по камбалам ранжируются в порядке: прикамчатские океанические воды, Японское море, Берингово море, прикурильские океанические воды, а по палтусам: Берингово море, прикамчатские воды, прикурильские воды, Японское море (табл. 3).

Таблица 3

Распределение среднегодовой плотности концентраций камбаловых в бентали
по глубинам в различных районах, т/км²

Table 3

Mean annual density of distribution (t/km²) for all flatfishes, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море		0,89	1,82	0,66	1,11	0,95
		(0,18)	(1,53)	(0,65)	(1,07)	(0,37)
Охотское море		1,77	1,37	1,34	0,22	1,35
		(0,13)	(0,98)	(1,26)	(0,22)	(0,51)
Японское море		0,68	2,97	1,87	0,46	1,12
		(+)	(+)	(+)	(–)	(+)
Прикамчатские океанические воды		1,77	1,13	0,98	0,62	1,25
		(0,11)	(0,25)	(0,50)	(0,51)	(0,24)
Прикурильские океанические воды		0,72	0,14	0,22	0,07	0,33
		(0,05)	(0,08)	(0,21)	(0,05)	(0,10)

Примечание. В скобках — плотность концентраций палтусов.

При сравнении диапазонов глубин с наиболее высокими концентрациями камбаловых в Охотском море, прикамчатских и прикурильских водах выделяется шельф (до 200 м), а в Беринговом и Японском морях — глубины 200–500 м, т.е. пограничная зона между шельфом и основной частью свала глубин. На данном диапазоне глубин наблюдаются повышенные концентрации и палтусов в Беринговом море, но в других районах более высокая плотность их концентраций по биомассе характерна для глубин более 500 м (табл. 3).

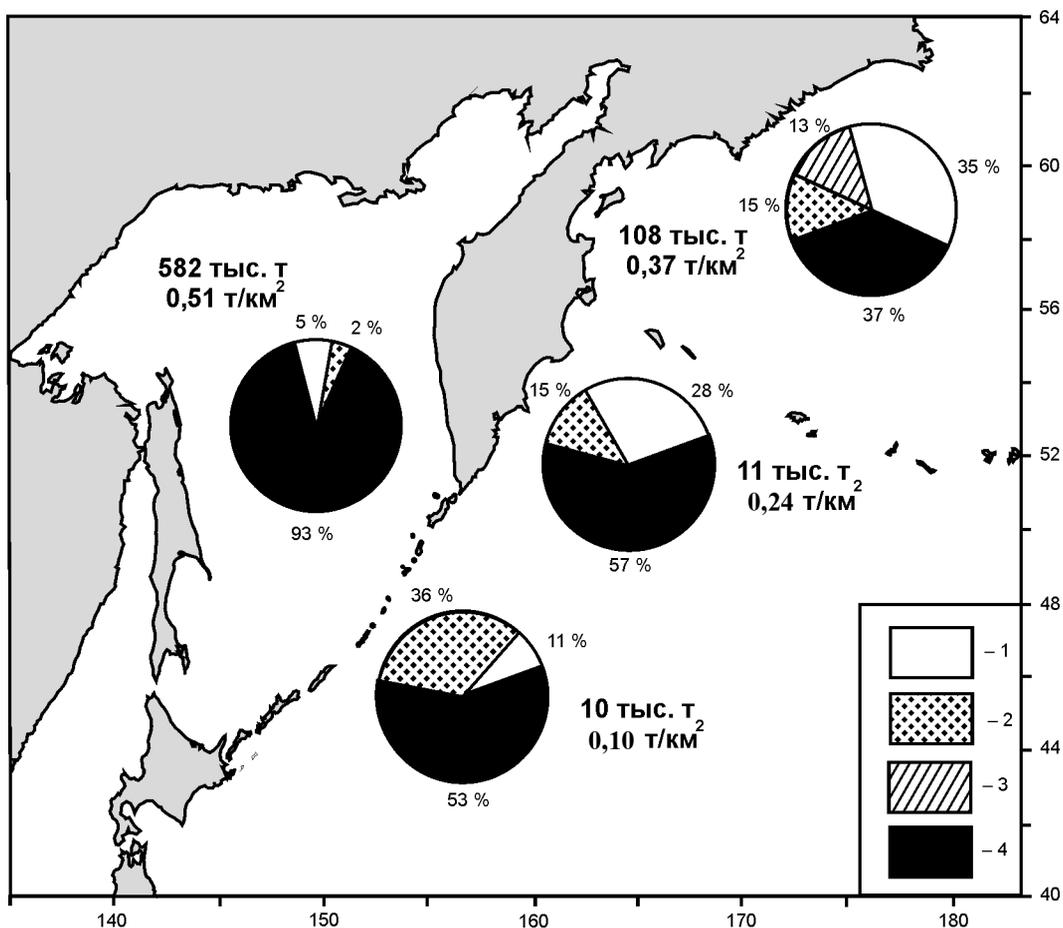


Рис. 1. Среднегодовья биомасса и плотность концентраций палтусов в бентали российских дальневосточных вод: 1 — белокорый, 2 — азиатский стрелозубый, 3 — американский стрелозубый, 4 — черный

Fig. 1. Mean annual biomass (10^3 t, by regions and bathymetric ranges) and density of distribution (t/km^2) for halibuts: 1 — pacific halibut, 2 — kamchatka flounder, 3 — arrowtooth flounder, 4 — greenland halibut

Еще во время начала широких научно-поисковых работ по биоресурсам дальневосточных морей в середине прошлого столетия был сделан вывод о том, что палтусы многочисленны в тех районах, где к свалу глубин (основной биотоп обитания и размножения взрослых особей) примыкает обширный шельф и где система течений способствует попаданию сюда ранних стадий этих рыб (Шунтов, 1971). Это правило подтверждают и современные данные, но только если иметь в виду суммарную биомассу всех видов палтусов или наиболее многочисленного из них черного. В российских водах их количество в Охотском море (где наиболее обширный шельф) в несколько раз больше, чем во всех остальных вместе взятых районах (см. табл. 2, рис. 1). На втором месте и по количеству палтусов, и по площади шельфа находится западная часть Берингова моря*. Шельфовая зона у океанического побережья Камчатки и Курильских островов невелика по ширине, и при высоком уровне здесь биомассы других рыб палтусы относительно немногочисленны (табл. 2, рис. 1).

В Охотском и Беринговом морях выше численность и белокорого палтуса. Но по стрелозубым палтусам картина во многом другая. В Охотском море стрелозубые палтусы имеют низкую численность. Одной из причин этого являются низкие темпе-

* Если рассматривать Берингово море в целом, т.е. с его обширными мелководьями в центральной и восточной частях, то общие запасы палтусов в нем превысят охотоморские.

ратуры на обширных северных мелководьях. Их молодь и в Беринговом море избегает холодные придонные линзы вод. Молодь же черного палтуса здесь даже тяготеет к ним. Поэтому суровость Охотского моря не является для этого вида жестко лимитирующим фактором. Американский стрелозубый палтус в азиатских водах замечен только в северо-западной части Берингова моря. Южнее его мало (рис. 1). Это представитель американской ихтиофауны. Высокую численность он имеет в северо-восточной части Тихого океана и в американских водах Берингова моря. Значительному росту его численности в азиатской части ареала, помимо более суровых условий, судя по всему, препятствуют конкурентные биотические отношения с другими донными рыбами.

Семейство макрусовые Macrouridae. Макрусы — глубоководная группа рыб, в основном ведущих придонный образ жизни, хотя их молодь широко рассеивается и в мезопелагиали. Общая среднемноголетняя биомасса макрусов в обследованных районах составила более 2 млн т (табл. 4). В основном ее формируют малоглазый *Albatrossia pectoralis* и пепельный *Coryphaenoides cinereus* макрусы. Им значительно уступает черный макрурус *Coryphaenoides acrolepis* (рис. 2). Для первых двух видов в различных фаунистических сводках (см. выше) предельной глубиной называется 3500 м, а для третьего — 3700 м. Заметно их количество увеличивается с глубины 500 м. Около половины общей биомассы макрусов приходится на Охотское море (табл. 4), но по плотности концентраций оно уступает как тихоокеанским районам, так и Берингову морю (табл. 5). Особенно выделяются в этом отношении районы прикурильских вод, отличающиеся сложным и крутым свалом глубин. В Охотском море высокая биомасса макрусов связана с обширностью пологого свала глубин, особенно в северной и центральной частях моря.

Таблица 4

Распределение среднемноголетней биомассы макрусов в бентали по глубинам в различных районах

Table 4

Mean annual biomass (10^3 t) of grenadiers at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	0,7	26,9	274,5	181,9	484,0
	%	0,1	5,6	56,7	37,6	
Охотское море,	тыс. т	0,3	4,3	339,7	753,7	1098,0
	%	+	0,4	30,9	68,7	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	+	10,8	33,8	74,7	119,3
	%	+	9,1	28,3	62,6	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	+	2,8	107,7	382,6	493,1
	%	+	0,6	21,8	77,6	
Все районы,	тыс. т	1,0	44,8	755,7	1392,9	2194,4
	%	+	2,1	34,4	63,5	

Примечание. В российских водах Японского моря макрусы не встречаются.

Таблица 5

Распределение среднемноголетней плотности концентраций макрусов в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 5

Mean annual density of distribution (t/km²) for grenadiers at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,01	1,54	1,57	4,13	3,63
Охотское море	0,01	0,03	1,56	2,53	1,64
Прикамчатские океанические воды	+	1,57	5,03	5,52	4,00
Прикурильские океанические воды	+	0,13	5,79	15,11	6,40

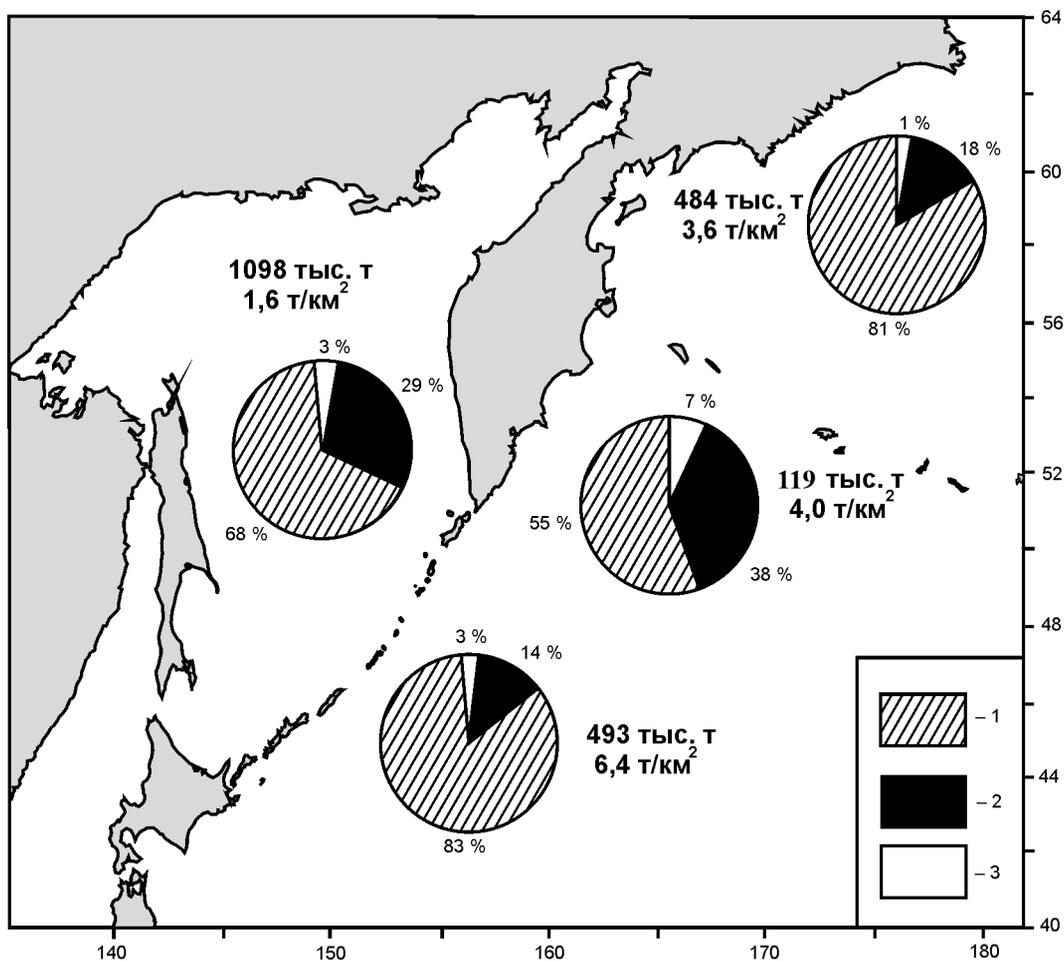


Рис. 2. Среднегодовая биомасса и плотность концентраций макрурусов в бентали российских дальневосточных вод: 1 — малоглазый, 2 — пепельный, 3 — черный

Fig. 2. Mean annual biomass (10³ t) and density of distribution (t/km²) for grenadiers at the bottom: 1 — giant grenadier, 2 — popeye grenadier, 3 — pacific grenadier

Во всех районах кроме Берингова моря наиболее высокая общая биомасса макрурусов приходится на глубины более 1000 м (табл. 4). В Беринговом море эта тенденция, по-видимому, нарушена из-за недостаточного (или малого) числа станций на больших глубинах. Самая большая плотность концентраций данной группы рыб во всех районах наблюдается в диапазоне глубин 1000–2000 м. Во всех районах по биомассе значительно преобладает малоглазый макрурус, а наиболее глубоководный черный макрурус имеет сравнительно небольшую численность (рис. 2). Однако обилие (или запас) этого вида, несомненно, более значительно. Об этом свидетельствует практика работы ярусоловов рыболовческого колхоза «Восток-1», описанная В. Морозовым в газете «Золотой Рог» 22.09.2015 г. После освоения ресурсов малоглазого макруруса на глубинах 1000–1500 м был начат ярусный лов на глубинах до 2500 м, где основу уловов составляет черный макрурус. Его суточные уловы судами среднего тоннажа достигают 40 т, что является очень высоким показателем и свидетельствует о значительности ресурсов данного вида.

Семейство тресковые Gadidae. В дальневосточных водах это семейство представлено в основном четырьмя видами: минтай *Theragra chalcogramma* и сайка *Boreogadus saida* ведут главным образом пелагический образ жизни, а треска *Gadus macrocephalus* и навага *Eleginus gracilis* — придонный. Первые два вида значительные концентрации образуют и в придонных слоях, что существенным образом отражается

в общих биомассах рыб бентали, соотношении их таксономических и экологических групп. Особенно ошутимо при этом присутствие в донных и придонных биотопах минтая. Общая биомасса в бентали тресковых с минтаем примерно в 8 раз выше, чем без него (табл. 6 и 7).

Таблица 6

Распределение среднегодовой биомассы тресковых (с минтаем) в бентали по глубинам в различных районах

Table 6

Mean annual biomass (10^3 t) of gadids (including walleye pollock) at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	2892,5	232,0	21,1	15,8	3161,4
	%	91,5	7,3	0,7	0,5	
Охотское море,	тыс. т	5850,2	1179,8	39,3	+	7069,3
	%	82,8	16,7	0,5	+	
Японское море,	тыс. т	258,5	74,7	28,2	+	361,4
	%	71,5	20,7	7,8	+	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	613,1	241,4	70,7	18,0	943,2
	%	65,0	25,6	7,5	1,9	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	239,8	502,4	40,0	4,2	786,4
	%	30,5	63,9	5,1	0,5	
Все районы,	тыс. т	9854,1	2230,3	199,3	38,0	12321,7
	%	80,0	18,1	1,6	0,3	

Таблица 7

Распределение среднегодовой биомассы тресковых (без минтая) в бентали по глубинам в различных районах

Table 7

Mean annual biomass (10^3 t) of gadids (except walleye pollock) at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	625,5	45,4	5,2	6,8	682,9
	%	91,6	6,6	0,8	1,0	
Охотское море,	тыс. т	605,4	48,9	1,1	+	655,4
	%	92,4	7,5	0,1	+	
Японское море,	тыс. т	37,4	10,0	5,7	+	53,1
	%	70,5	18,8	10,7	+	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	53,3	13,7	1,3	4,5	72,8
	%	73,2	18,8	1,8	6,2	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	90,7	8,4	0,1	+	99,2
	%	91,4	8,5	0,1	+	
Все районы,	тыс. т	1412,3	126,4	13,4	11,3	1563,4
	%	90,3	8,1	0,9	0,7	

С минтаем по общей биомассе тресковых районы ранжируются в следующем порядке: Охотское море — Берингово море — прикамчатские океанические воды — прикурильские океанические воды — Японское море, а без минтая: Берингово море — Охотское море — прикурильские океанические воды — прикамчатские океанические воды — Японское море. Без минтая абсолютно преобладающая часть (1,41 из 1,56 млн т) тресковых сосредоточена на шельфе, с минтаем (кроме шельфа) значительно увеличивается (с 0,13 до 2,23 млн т) количество тресковых и в диапазоне глубин 200–500 м (табл. 6 и 7).

Сайка и навага тяготеют к водам шельфа и верхней части свала глубин. Их биомасса относительно невелика. Из 1563,4 тыс. т тресковых 1186,6 тыс. т приходится на треску (табл. 8). Основные ее ресурсы сосредоточены на шельфе Берингова и Охотского морей. В Беринговом море наблюдается и наиболее высокая плотность концентраций трески (табл. 9). В северо-западной части моря это связано и с ее миграцией сюда на нагул из американской части ареала. В Охотском и Японском морях плотность концентраций трески ниже не только по сравнению с Беринговым, но и с океаническими водами Камчатки и Курильских островов. В первом это связано с обширностью шельфа и свала глубин, а во втором, — по-видимому, с общим пониженным биопродукционным фоном.

Таблица 8

Распределение среднегодовой биомассы трески в бентали по глубинам
в различных районах

Table 8

Mean annual biomass (10^3 t) of pacific cod at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	536,5	45,4	5,2	6,8	593,9
	%	90,3	7,6	0,9	1,2	
Охотское море,	тыс. т	345,8	43,2	0,9	+	389,9
	%	88,7	11,1	0,2	+	
Японское море,	тыс. т	23,4	9,6	5,7	+	38,7
	%	60,5	24,8	14,7	+	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	53,2	13,7	1,3	4,5	72,7
	%	73,2	18,8	1,8	6,2	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	82,9	8,4	0,1	–	91,4
	%	90,7	9,2	0,1	–	
Все районы,	тыс. т	1041,8	120,3	13,2	11,3	1186,6
	%	87,8	10,1	1,1	1,0	

Таблица 9

Распределение среднегодовой плотности концентраций трески в бентали по глубинам
в различных районах, т/км²

Table 9

Mean annual density of distribution (t/km²) for pacific cod at the bottom,
by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	2,17	2,60	0,37	0,29	1,97
Охотское море	0,56	0,19	0,01	+	0,50
Японское море	0,28	0,54	0,22	+	0,31
Прикамчатские океанические воды	2,03	1,32	0,17	0,33	1,26
Прикурильские океанические воды	2,64	0,31	0,01	–	1,26

В Беринговом и Японском морях самая высокая среднегодовая плотность концентраций трески наблюдается в верхней части свала глубин (200–500 м), а в остальных районах — на шельфе (табл. 9).

Семейство рогатковые Cottidae. В табл. 10 и 11, помимо собственно рогатковых, включены также представители близкого семейства психролютовых Psychrolutidae. Этих рыб иногда рассматривают в составе сем. Cottidae.

На шельфах дальневосточных морей рогатковые входят в состав трех самых массовых (по биомассе) групп донных рыб. Это весьма разнообразное семейство включает прибрежные виды с узкими диапазонами глубин обитания (например, *Megalocottus platycephalus* и несколько видов *Parocottus* spp.), а также глубоководные виды с широкими батиметрическими диапазонами (например, бычки *Psychrolutes* spp.). Но в основном

Таблица 10

Распределение среднегодовой биомассы рогатковых в бентали по глубинам
в различных районах

Table 10

Mean annual biomass (10^3 t) of sculpins at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	201,0	10,6	0,4	0,1	212,1
	%	94,8	5,0	0,2	+	
Охотское море,	тыс. т	469,4	41,7	6,6	0,3	518,0
	%	90,6	8,1	1,3	+	
Японское море,	тыс. т	36,6	8,7	1,6	1,8	48,7
	%	75,2	17,8	3,3	3,7	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	23,5	3,7	0,2	0,6	28,0
	%	83,9	13,2	0,7	2,2	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	21,4	4,6	0,5	0,3	26,8
	%	79,8	17,2	1,9	1,1	
Все районы,	тыс. т	751,9	69,3	9,3	3,1	833,6
	%	90,2	8,3	1,1	0,4	

Таблица 11

Распределение среднегодовой плотности концентраций рогатковых в бентали
по глубинам в различных районах, т/км²

Table 11

Mean annual density of distribution (t/km²) for sculpins at the bottom,
by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,81	0,61	0,02	0,010	0,68
Охотское море	0,76	0,19	0,03	0,001	0,38
Японское море	0,44	0,49	0,06	0,120	0,34
Прикамчатские океанические воды	0,91	0,37	0,02	0,050	0,49
Прикурильские океанические воды	0,68	0,17	0,03	0,010	0,27

рогатковые тяготеют к шельфу и верхней части свала глубин. Наиболее значим вклад в их суммарную биомассу керчаков *Myoxocephalus* spp., шлемоносных *Gymnocanthus* spp. и полчешуйных *Hemilepidotus* spp. бычков.

Во всех районах преобладающая часть суммарной биомассы рогатковых приходится на шельф, при этом большая их часть сосредоточена в Охотском и Беринговом морях, что в целом соотносится с площадью шельфа и свала глубин этих морей (табл. 10). Наибольшая плотность концентраций рогатковых также наблюдается на шельфе, но в Беринговом и Японском морях с ним сопоставим и диапазон глубин 200–500 м.

Семейство ромбовые скаты Rajidae. Большинство видов ромбовых скатов дальневосточных вод имеют широкие батиметрические диапазоны обитания — от верхнего или нижнего отделов шельфа до 1500–2000 м. По осредненным данным их биомасса сравнительно равномерно распределяется между глубинами до 200 м, 200–500 и 500–2000 м. В Беринговом море и сопредельных с ним океанических водах Камчатки более высокими показателями выделяется шельф, а в остальных районах — диапазон 200–500 м (табл. 12). Но плотность концентраций во всех районах, кроме прикурильских вод, значительно выше именно в верхней части свала глубин (200–500 м). В целом по плотности концентраций три района (прикамчатские воды, Охотское и Берингово моря) имеют сходные более высокие показатели (0,18–0,22 т/км²). В прикурильских водах и Японском море они примерно в два раза ниже (табл. 13).

Семейство морские окуни Sebastidae. Морские окуни никогда не были очень массовой группой рыб в азиатских субарктических водах. Большая часть ресурсов этих

Таблица 12

Распределение среднемноголетней биомассы скатов в бентали по глубинам
в различных районах

Table 12

Mean annual biomass (10^3 t) of skates at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	36,4	9,9	3,8	3,2	53,3
	%	68,3	18,6	7,1	6,0	
Охотское море,	тыс. т	67,2	94,0	38,5	41,8	241,5
	%	27,8	39,0	15,9	17,3	
Японское море,	тыс. т	1,6	4,3	3,7	–	9,6
	%	16,7	44,8	38,5	–	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	4,3	3,1	1,1	–	8,5
	%	50,6	36,5	12,9	–	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	1,7	4,4	3,0	0,9	10,0
	%	17,0	44,0	30,0	9,0	
Все районы,	тыс. т	111,2	115,7	50,1	45,9	322,9
	%	34,5	35,8	15,5	14,2	

Таблица 13

Распределение среднемноголетней плотности концентраций скатов в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 13

Mean annual density of distribution (t/km²) for skates at the bottom,
by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,16	0,57	0,16	0,14	0,18
Охотское море	0,15	0,42	0,18	0,14	0,20
Японское море	0,02	0,24	0,14	–	0,09
Прикамчатские океанические воды	0,18	0,34	0,17	–	0,22
Прикурильские океанические воды	0,05	0,16	0,16	0,04	0,10

рыб всегда была сосредоточена в северо-восточной части Тихого океана и американской части Берингова моря (Новиков, 1974; Снытко, 2001).

Большинство видов семейства морских окуней в дальневосточных морях обитают на свале глубин, при этом виды рода *Sebastes* встречаются до глубины 400–1200 м, а рода *Sebastolobus* — до 1600 м. Но молодь всех видов наблюдается и в водах шельфа. Шельфом ограничивается и распространение нескольких мелководных видов в южнобореальных районах.

Большая часть биомассы окуней находится в диапазонах глубин 200–500 и 500–1000 м. На этих же глубинах наблюдаются наибольшие концентрации этих рыб. Примерно половина из общей биомассы приходится на прикурильские воды, где отмечена и наибольшая плотность концентраций (табл. 14 и 15). В Охотском море она самая низкая, хотя по биомассе окуней это море находится на втором месте после прикурильского района (результат обширной площади обитания).

Семейство бельдюговые *Zoarcidae*. Это семейство отличается не только большим видовым богатством, его представители широко распространены как на шельфе, так и на свале глубин (и глубже до абиссали), в пелагиали и бентали. В придонных слоях и на дне ловятся как тяготеющие в этом биотопам виды, так и пелагические. В Беринговом море они наиболее многочисленны на шельфе. В Охотском море на мелководье их также много, но значительная часть биомассы приурочена к свалу глубин, где выделяется диапазон 200–500 м. Однако много бельдюговых здесь и на больших глубинах (табл. 16).

Таблица 14

Распределение среднемноголетней биомассы окуней в бентали по глубинам
в различных районах

Table 14

Mean annual biomass (10^3 t) of rockfishes at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	0,5	3,4	3,8	1,9	9,6
	%	5,2	35,4	39,6	19,8	
Охотское море,	тыс. т	1,8	3,7	9,6	1,6	16,7
	%	10,8	22,1	57,5	9,6	
Японское море,	тыс. т	2,0	0,8	1,6	–	4,4
	%	45,5	18,2	36,3	–	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	0,4	1,8	2,2	+	4,4
	%	9,1	40,9	50,0	+	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	1,6	26,3	5,3	0,7	33,9
	%	4,7	77,6	15,6	2,1	
Все районы,	тыс. т	6,3	36,0	22,5	4,2	69,0
	%	9,1	52,2	32,6	6,1	

Таблица 15

Распределение среднемноголетней плотности концентраций окуней в бентали по глубинам
в различных районах, т/км²

Table 15

Mean annual density of distribution (t/km²) for rockfishes at the bottom,
by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,01	0,20	0,16	0,08	0,04
Охотское море	0,01	0,02	0,04	0,01	0,02
Японское море	0,02	0,04	0,09	–	0,04
Прикамчатские океанические воды	0,02	0,18	0,29	+	0,09
Прикурильские океанические воды	0,06	0,96	0,28	0,03	0,34

Таблица 16

Распределение среднемноголетней биомассы бельдюговых в бентали по глубинам
в различных районах

Table 16

Mean annual biomass (10^3 t) of eelpouts at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	31,6	1,8	1,7	1,4	36,5
	%	86,6	4,9	4,7	3,8	
Охотское море,	тыс. т	94,0	143,5	93,2	30,3	361,0
	%	26,0	39,8	25,8	8,4	
Японское море,	тыс. т	0,9	2,9	5,8	+	9,6
	%	9,4	30,2	60,4	+	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	0,3	0,2	0,1	+	0,6
	%	50,0	33,3	16,7	+	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	0,3	2,1	0,6	0,2	3,2
	%	9,4	65,5	18,8	6,3	
Все районы,	тыс. т	127,1	150,5	101,4	31,9	410,9
	%	30,9	36,6	24,7	7,8	

Суровое Охотское море является центром развития и современного обилия этой холодолюбивой группы рыб. В Японском море с его холодной мезопелагиалью и теплой эпипелагиалью абсолютно преобладающая часть биомассы бельдюговых приурочена к свалу глубин.

Плотность концентраций бельдюговых по глубинам в целом повторяет распределение их биомассы (табл. 16 и 17).

Таблица 17

Распределение среднемноголетней плотности концентраций бельдюговых в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 17
Mean annual density of distribution (t/km²) for eelpouts at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,13	0,10	0,07	0,06	0,12
Охотское море	0,16	0,63	0,43	0,10	0,27
Японское море	0,01	0,16	0,22	+	0,07
Прикамчатские океанические воды	0,02	0,02	0,02	+	0,01
Прикурильские океанические воды	0,01	0,08	0,03	0,01	0,03

Семейство липаровые Liparidae. Батиметрическое распределение данной весьма разнообразной группы рыб имеет много общего с распределением бельдюговых. Они обычны или многочисленны на шельфе и свале глубин (и глубже до ультраабиссальной зоны), обитают как на дне и в придонных слоях, так и в пелагиали.

В дальневосточных морях их наибольшие биомассы приурочены к шельфу, а в океанических водах — к свалу глубин. Плотность же концентраций везде, кроме Японского моря, выше на свале глубин (табл. 18 и 19).

Таблица 18

Распределение среднемноголетней биомассы липаровых в бентали по глубинам в различных районах

Table 18
Mean annual biomass (10³ t) of snailfishes at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	13,2	2,5	2,3	0,4	18,4
	%	71,7	13,6	12,5	2,2	
Охотское море,	тыс. т	71,8	35,7	11,7	2,5	121,7
	%	59,0	29,3	9,6	2,1	
Японское море,	тыс. т	1,6	1,4	1,3	–	4,3
	%	37,2	32,6	30,2	–	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	0,7	2,1	0,7	0,2	3,7
	%	18,9	56,8	18,9	5,4	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	0,5	3,7	5,5	0,5	10,2
	%	4,9	36,3	53,9	4,9	
Все районы,	тыс. т	87,8	45,4	21,5	3,6	158,3
	%	55,5	28,7	13,5	2,3	

Семейство терпуговых Hexagrammidae. Представленные количественные данные в табл. 20 и 21 относятся в основном к двум видам одноперых терпугов — северному *Pleurogrammus monopterygius* и южному *P. azonus*.

Из суммарной биомассы терпугов (571,6 тыс. т) большая часть — 490,9 тыс. т — пришлась на зону шельфа. Основные ресурсы терпугов находятся в прикурильских водах и в Охотском море (табл. 20). Наиболее высокая плотность их концентраций наблюдается на шельфе в прикурильском районе. В других районах различия между шельфом и верхней частью свала глубин (200–500 м) в целом менее значительны (табл. 21).

Таблица 19
 Распределение среднегогодовой плотности концентраций липаровых в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 19

Mean annual density of distribution (t/km²) for sanailfishes at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,05	0,14	0,09	0,02	0,06
Охотское море	0,12	0,16	0,05	0,01	0,34
Японское море	0,12	0,08	0,06	–	0,04
Прикамчатские океанические воды	0,03	0,20	0,11	0,02	0,07
Прикурильские океанические воды	0,02	0,14	0,30	0,02	0,10

Таблица 20

Распределение среднегогодовой биомассы терпугов в бентали по глубинам в различных районах

Table 20

Mean annual biomass (10³ t) of greenlings at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин	
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000		
Берингово море,	тыс. т	2,5	0,7	+	–	3,2
	%	78,1	21,9	+	–	
Охотское море,	тыс. т	152,6	9,7	+	+	162,3
	%	94,0	6,0	+	+	
Японское море,	тыс. т	43,5	12,7	2,2	+	58,4
	%	74,5	21,7	3,8	+	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	10,9	4,2	+	+	15,1
	%	72,2	27,8	+	+	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	281,4	46,1	5,1	+	332,6
	%	84,6	13,9	1,5	+	
Все районы,	тыс. т	490,9	73,4	7,3	+	571,6
	%	85,9	12,8	1,3	+	

Таблица 21

Распределение среднегогодовой плотности концентраций терпугов в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 21

Mean annual density of distribution (t/km²) for greenlings at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,1	0,04	+	–	0,01
Охотское море	0,7	0,26	+	+	0,05
Японское море	0,5	0,70	0,12	+	0,51
Прикамчатские океанические воды	0,5	0,40	+	+	0,30
Прикурильские океанические воды	9,0	1,70	0,40	+	3,60

Из-за ограниченности места ниже не приводим таблицы количественного распределения еще по трем семействам — стихеевых Stichaeidae, круглонерных Cyclopteridae и лисичек Agonidae. Только отметим некоторые особенности их распределения.

Биомасса стихеевых во всех районах в основном приурочена к водам шельфа (50,2 из 77,1 тыс. т). Почти во всех районах плотность концентраций также выше на шельфе, а в Беринговом море — на свале глубин.

Биомасса круглонерных также в целом выше на шельфе (33 из 46 тыс. т). Но это соотношение определяется вкладом Берингова и Охотского морей. В остальных рай-

онах биомасса выше в водах свала глубин. Во многом это связано с распределением многочисленного межзонального вида — рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus*.

Основная часть биомассы лисичек сосредоточена на шельфе (48,3 из 59,3 тыс. т). В целом так же распределяется и плотность их концентраций. Но относительно обычны они местами и на свале глубин (200–1000 м).

*Биомасса и плотность концентраций на разных глубинах
некоторых беспозвоночных гидробионтов*

Как уже отмечалось в наших публикациях (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016), распределение суммарной плотности концентраций беспозвоночных в дальневосточных водах по глубинам мало отличается от распределения всей макрофауны. Наиболее заметным является шельф и верхняя часть (200–500 м) свала глубин. Но в Беринговом, Японском морях и прикурильских водах выделяются также глубины 500–1000 м (табл. 22).

Таблица 22

Распределение среднемноголетней плотности концентраций беспозвоночных гидробионтов в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 22

Mean annual density of distribution (t/km²) for all benthic invertebrates,
by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	12,6	13,0	10,2	3,0	11,7
Охотское море	12,0	4,7	1,7	0,6	6,6
Японское море	4,0	5,6	9,1	?	5,1
Прикамчатские океанические воды	9,7	4,7	1,9	0,4	4,4
Прикурильские океанические воды	9,8	19,6	7,2	2,0	10,0

Кроме того, было показано, что у некоторых групп, например у крабов и крабоидов, морских ежей и брюхоногих моллюсков, наиболее высокая концентрация наблюдается на шельфе. У других групп (креветки и шримсы, двустворчатые моллюски, голотурии, головоногие и некоторые другие) выделяются также диапазоны 200–500 и 500–1000 м.

В настоящем сообщении дополним опубликованные данные еще по некоторым группам. Из иглокожих заслуживают упоминания морские звезды *Asteroidea* и офиуры *Orhiuigoidea*. Как и у многих других групп, наиболее обширное распространение они имеют в Охотском и Беринговом морях (рис. 3 и 4).

Большая часть общей биомассы морских звезд (около 0,36 из 0,42 млн т) сосредоточена на шельфе, из них 0,33 млн т в Охотском и Беринговом морях. Аналогичная картина наблюдается и в распределении офиур: на шельфе — около 4,6 из 5,3 млн т и в том числе около 4,5 млн т в Охотском и Беринговом морях. В этом просматривается зависимость общего количества звезд от площади дна рассматриваемых районов*. Но если у морских звезд наибольшая плотность концентраций наблюдается на шельфе (табл. 23), то у офиур это характерно только для Охотского моря и прикурильских океанических вод. В Беринговом море сопоставима с шельфом плотность и на глубинах 200–1000 м, а в Японском море и в прикамчатских водах выделяются соответственно глубины 200–500 и 500–1000 м (табл. 24).

Из учтенной биомассы губок *Porifera* около 1242 тыс. т (1167 тыс. т — Охотское море) 1043 тыс. т пришлось на воды шельфа. Но по плотности концентраций такого контраста не наблюдается. В Беринговом море на глубинах 200–1000 м она оказалась даже выше, а в Охотском море на глубинах 200–500 м была только в 2 раза ниже, чем на шельфе. Для губок большое значение имеет наличие субстрата для прикрепления и

* Общая площадь поверхности дна в российских водах до глубины 2000 м составляет 2047,5 тыс. км²: до 200 м — 1008,7; 200–500 м — 304,5; 500–1000 м — 299,6; 1000–2000 м — 434,7 тыс. км². Принятая для расчетов общая площадь районов составила: Охотское море — 1374,8; Берингово море — 337,6; Японское море — 166,2; тихоокеанские воды Камчатки — 67,7; тихоокеанские воды Курильских островов — 101,2 тыс. км² (Макрофауна..., 2014а–д).

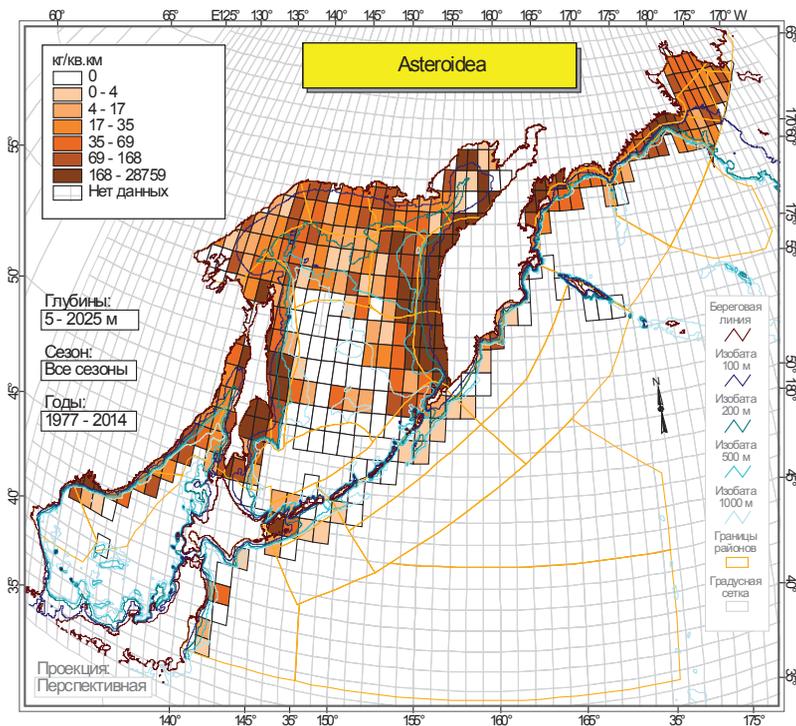


Рис. 3. Среднегодовое распределение плотности концентраций морских звезд в бентали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по данным 21460 донных тралений

Fig. 3. Mean annual density of distribution (kg/km²) for starfishes (on the data of 21460 bottom trawls)

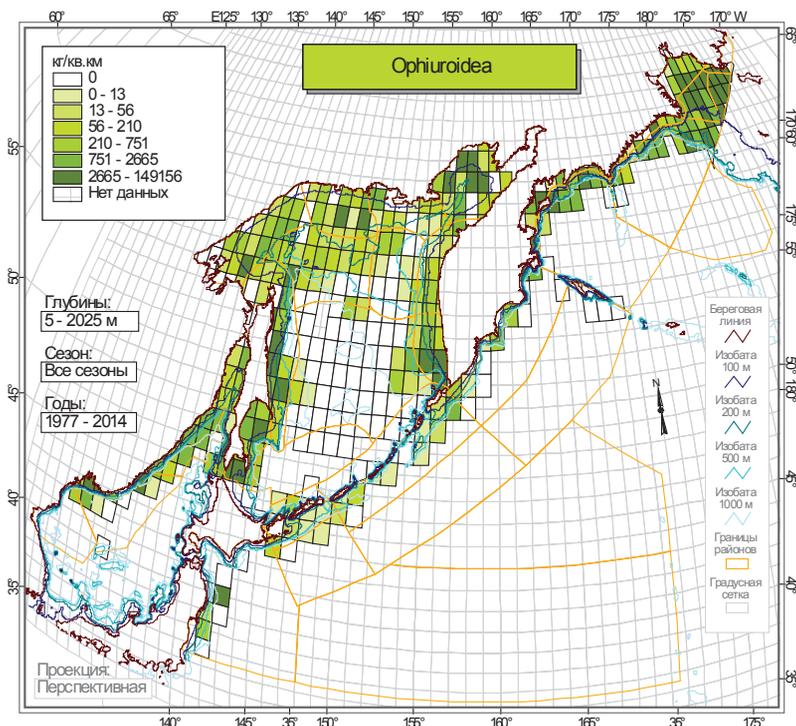


Рис. 4. Среднегодовое распределение плотности концентраций офиур в бентали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по данным 21460 донных тралений

Fig. 4. Mean annual density of distribution (kg/km²) for brittle stars (on the data of 21460 bottom trawls)

Таблица 23
 Распределение среднегогодовой плотности концентраций звезд в бентали по глубинам
 в различных районах, т/км²

Table 23

Mean annual density of distribution (t/km²) for starfishes, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,86	0,13	0,11	0,36	0,73
Охотское море	0,20	0,11	0,08	0,02	0,13
Японское море	0,34	0,02	0,01	?	0,26
Прикамчатские океанические воды	0,03	0,02	0,02	+	0,02
Прикурильские океанические воды	0,09	+	+	+	0,03

Таблица 24

Распределение среднегогодовой плотности концентраций офиур в бентали по глубинам
 в различных районах, т/км²

Table 24

Mean annual density of distribution (t/km²) for brittle stars, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	7,9	6,9	10,8	1,6	7,6
Охотское море	4,6	1,0	0,4	0,1	2,4
Японское море	0,7	2,7	+	?	0,9
Прикамчатские океанические воды	0,2	1,5	4,2	–	0,6
Прикурильские океанические воды	0,2	+	+	+	0,1

притока органической взвеси и различных одноклеточных организмов. Но для их количественного развития немаловажными являются и размеры площади того или иного района, о чем свидетельствуют приведенные выше цифры биомасс. Как и у других групп гидробионтов, центром количественного развития губок оказывается Охотское море (рис. 5). В большинстве районов более высокая плотность концентраций губок, как и биомассы, наблюдается в водах шельфа. Однако в районах со сложным шельфом дна, особенно на крутых свалах глубин с твердыми обнажениями (а также повышенной динамикой вод) губки при траловых съемках, несомненно, недоучитываются.

Раки-отшельники Paguroidea в траловых уловах встречались во всем диапазоне обследованных глубин, но абсолютно преобладающая часть среднегогодовой биомассы пришлась на шельф (18 из 20 тыс. т)*. Плотность их концентраций в диапазоне 200–500 м только в три раза ниже, чем на глубинах до 200 м.

До 85 % общей биомассы отшельников сосредоточено в Охотском море. Показанное на рис. 6 распределение их плотности почти повторяет аналогичную схему для гастропод (см. Шунтов, Волвенко, 2015: рис. 8). Раки-отшельники, как и другие гидробионты, зависят от различных биотических и абиотических факторов среды. Но особое значение для них имеют ресурсы пустых раковин гастропод, из-за которых существует напряженная конкуренция. Обилие доступных раковин является для отшельников наиболее устойчивым и существенным лимитирующим фактором. Они определяют не только темп роста, размеры, плодовитость и структуру популяций, но и продолжительность жизни и численность этих ракообразных (Волвенко, 1995).

В дальневосточных российских водах известно обитание 12 видов осьминогов (Кагугин и др., 2010). Биология большинства из них мало изучена. В донных биотопах встречаются не только сугубо донные виды осьминогов, но и пелагические. В то же время донные виды также поднимаются в пелагиаль, а их молодь в начале жизни в основном обитает в толще воды. Поэтому пелагическая область распространения осьминогов гораздо шире, чем донная и придонная, хотя это в первую очередь характерно для СЗТО и Берингова моря (рис. 7 и 8).

* Применяемые оттер-тралы, особенно для этой группы животных, являются крайне недостаточно эффективным орудием лова.

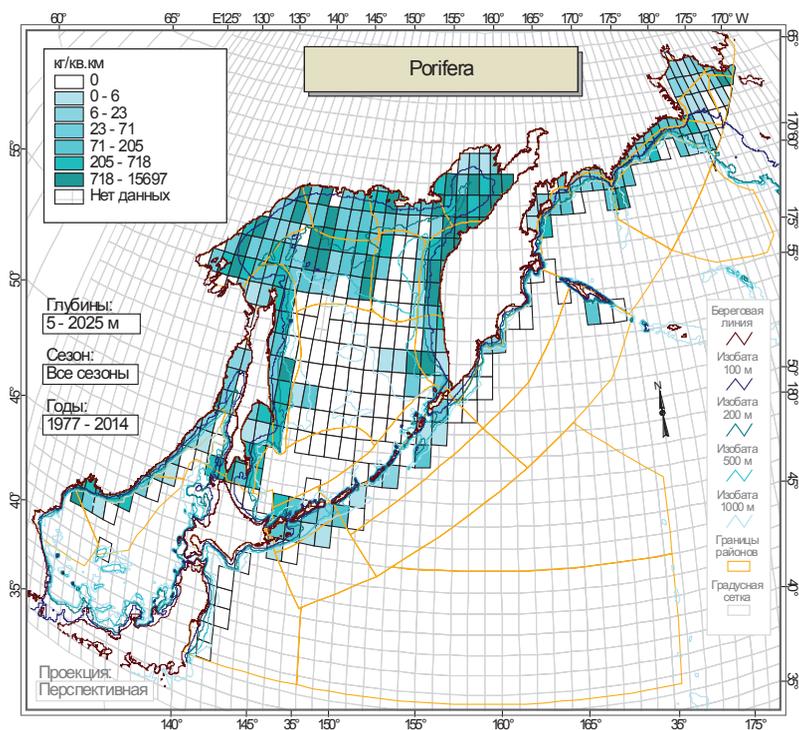


Рис. 5. Среднегодовое распределение плотности концентраций губок в бентали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по данным 21460 донных тралений
 Fig. 5. Mean annual density of distribution (kg/km²) for sponges (on the data of 21460 bottom trawls)

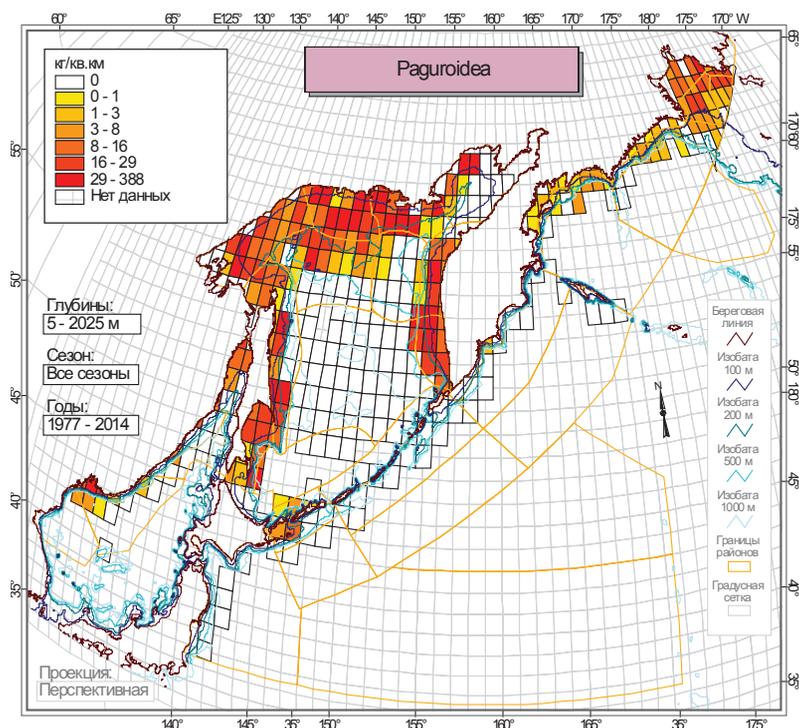


Рис. 6. Среднегодовое распределение плотности концентраций раков-отшельников в бентали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по данным 21460 донных тралений
 Fig. 6. Mean annual density of distribution (kg/km²) for hermit crabs (on the data of 21460 bottom trawls)

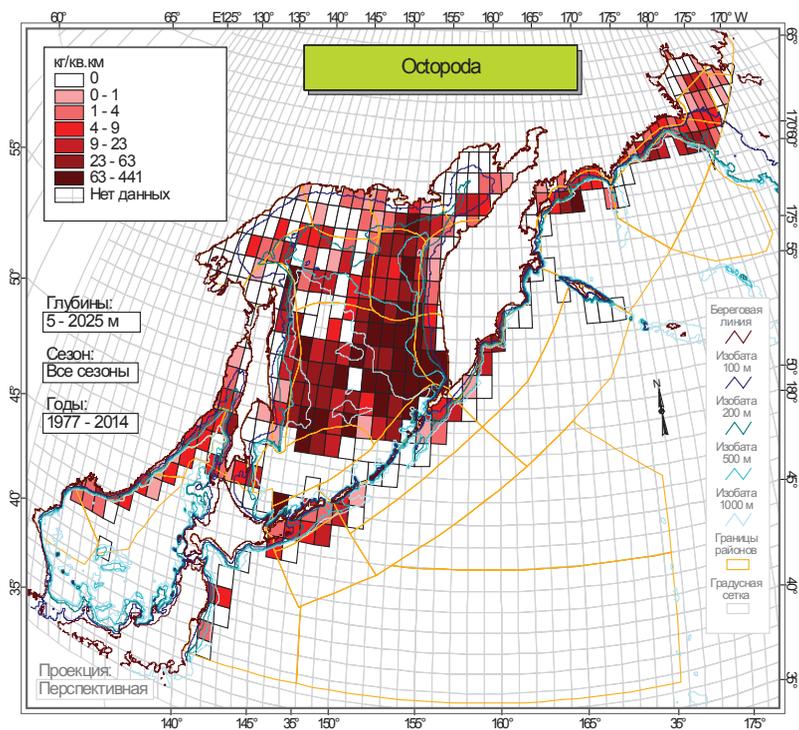


Рис. 7. Среднегодовое распределение плотности концентраций осьминогов в бентали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по данным 21460 донных тралений
 Fig. 7. Mean annual density of distribution (kg/km²) for octopuses at the bottom (on the data of 21460 bottom trawls)

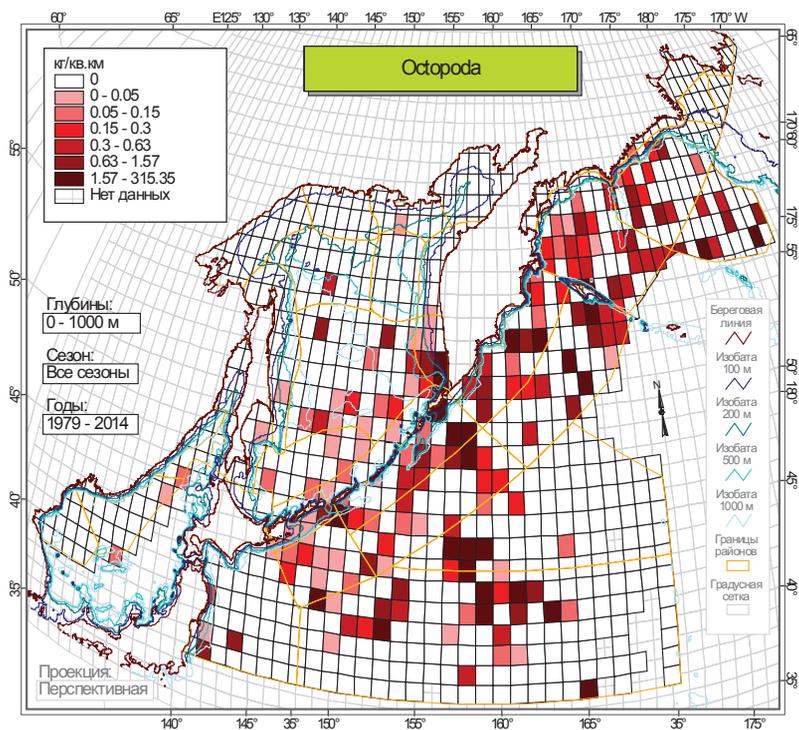


Рис. 8. Среднегодовое распределение плотности концентраций осьминогов в пелагиали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана по данным 26547 пелагических тралений
 Fig. 8. Mean annual density of distribution (kg/km²) for octopuses in the pelagic layers (on the data of 26547 pelagic trawls)

Из учтенных в бентали 42,0 тыс. т осьминогов 32,0 тыс. т пришлось на Охотское море и 8,0 тыс. т на Берингово (табл. 25). Любопытно, что в Беринговом море больше всего осьминогов было учтено на глубинах более 1000 м. В Охотском море на всех диапазонах свала глубин биомасса была выше, чем на шельфе, а основная часть тяготела к глубинам 500–2000 м (табл. 25).

Таблица 25

Распределение среднегодовой биомассы осьминогов в бентали по глубинам в различных районах

Table 25

Mean annual biomass (10^3 t) of octopuses at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	0,9	0,9	0,5	5,7	8,0
	%	11,3	11,3	6,2	71,2	
Охотское море,	тыс. т	1,5	4,5	11,0	15,0	32,0
	%	4,7	14,1	34,4	46,8	
Японское море,	тыс. т	0,6	0,1	0,1	?	0,8
	%	75,0	12,5	12,5	?	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	0,4	0,4	+	?	0,8
	%	50,0	50,0	+	?	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4
	%	25,0	25,0	25,0	25,0	
Все районы,	тыс. т	3,5	6,0	11,7	20,8	42,0
	%	8,3	14,3	27,9	49,5	

Оценки биомассы и плотности концентраций головоногих в бентали дальневосточных морей нами уже были опубликованы ранее (Шунтов, Волвенко, 2015). Среднегодовая биомасса в целом составила 1,664 млн т, а плотность концентраций в различных районах от 0,2 до 9,0 т/км². Большая часть из этих оценок пришлась на кальмаров, в основном на командорского *Beryteuthis magister* — около 1,487 млн т (табл. 26). В целом, а также в Охотском, Беринговом морях и в прикурильских водах большая часть биомассы этого кальмара приурочена к диапазону глубин 200–500 м.

Таблица 26

Распределение среднегодовой (1977–2014 гг.) биомассы командорского кальмара по глубинам в различных районах

Table 26

Mean annual biomass (10^3 t) of schoolmaster gonate squid at the bottom, by regions and bathymetric ranges (on the data of 1977–2014)

Район		Глубина, м				Весь диапазон глубин
		< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море,	тыс. т	2,5	36,8	11,8	3,5	54,6
	%	4,6	67,4	21,6	6,4	
Охотское море,	тыс. т	20,0	63,8	19,9	88,5	192,2
	%	10,4	33,2	10,4	46,0	
Японское море,	тыс. т	0,4	5,5	182,5	?	188,4
	%	0,2	2,9	96,9	?	
Прикамчатские океанические воды,	тыс. т	116,0	23,7	6,9	+	146,6
	%	79,1	16,2	4,7	+	
Прикурильские океанические воды,	тыс. т	250,8	480,7	129,1	44,4	905,0
	%	27,7	53,1	14,3	4,9	
Все районы,	тыс. т	389,7	610,5	350,2	136,4	1486,8
	%	26,2	41,1	23,5	9,2	

В прикамчатских водах по его количеству выделяется шельф (его нижняя часть), а в Японском море — глубины 500–1000 м. Около двух третей биомассы находится в прикурильских и прикамчатских водах (табл. 26). По плотности концентраций во всех районах более высокими показателями отличаются те же диапазоны (табл. 27).

Таблица 27
Распределение среднегогодовой плотности концентраций командорского кальмара по глубинам в различных районах, т/км²

Table 27

Mean annual density of distribution (t/km²) for schoolmaster gonate squid at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	0,02	2,10	0,50	0,15	0,26
Охотское море	0,17	0,30	0,10	0,34	0,24
Японское море	0,01	0,38	8,37	?	2,83
Прикамчатские океанические воды	6,20	2,30	0,90	+	2,91
Прикурильские океанические воды	11,85	17,54	7,00	1,75	9,81

В пелагиали область распространения командорского кальмара значительно шире, чем в бентали (рис. 9 и 10), но это в основном молодь.

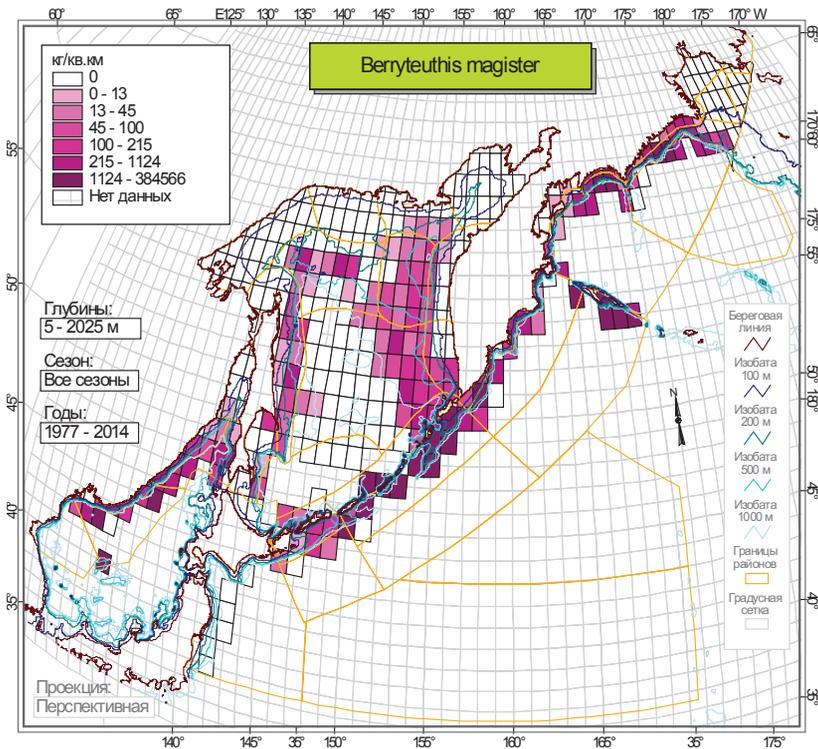


Рис. 9. Среднегогодовое распределение плотности концентраций командорского кальмара в бентали дальневосточных морей по данным 21460 донных тралений

Fig. 9. Mean annual density of distribution (kg/km²) for schoolmaster gonate squid at the bottom (on the data of 21460 bottom trawls)

Другие массовые кальмары являются в основном пелагическими животными, и плотность их донных концентраций несопоставима с плотностью пелагических. Многократно более обширные у них и области распространения. В качестве примера на рис. 11 и 12 приводится распределение в пелагиали и у дна одного из самых многочисленных субарктических видов кальмаров — северного *Boreoteuthis borealis*.

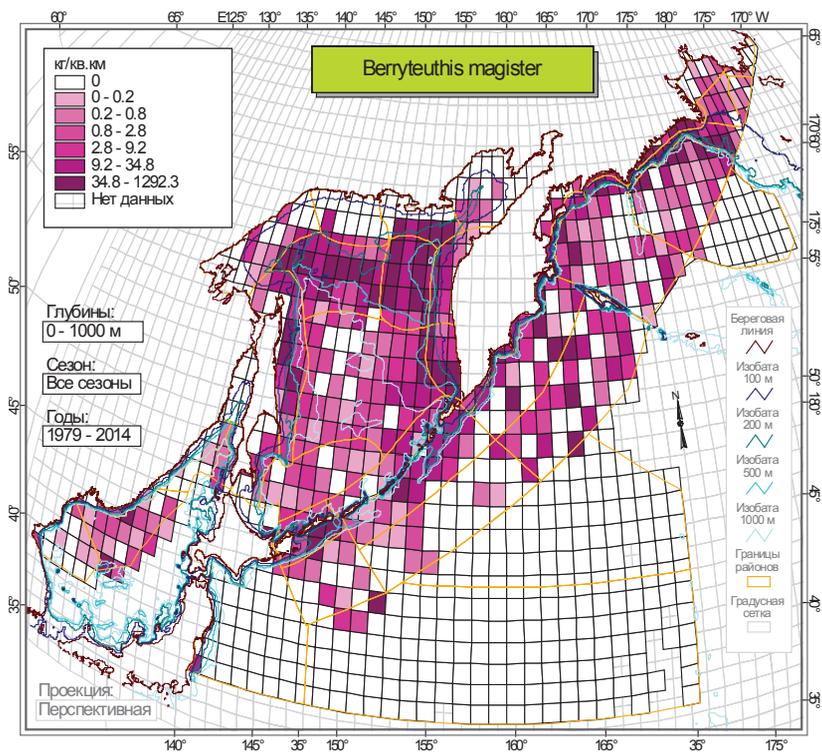


Рис. 10. Среднегодовое распределение плотности концентраций командорского кальмара в пелагиали дальневосточных морей по данным 26547 пелагических тралений

Fig. 10. Mean annual density of distribution (kg/km²) for schoolmaster gonate squid in the pelagic layers (on the data of 26547 pelagic trawls)

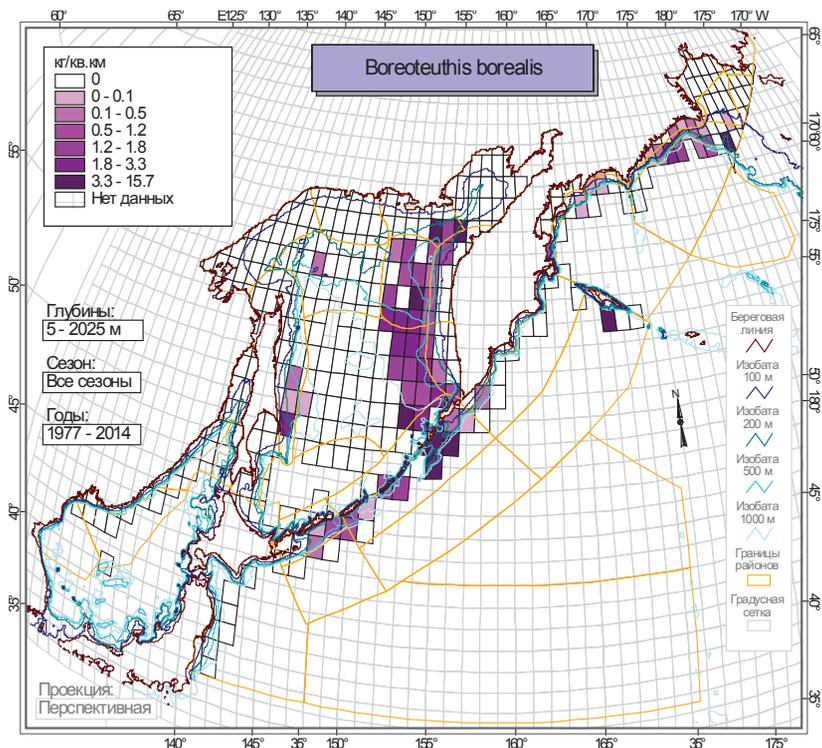


Рис. 11. Среднегодовое распределение плотности концентраций северного кальмара в бентали дальневосточных морей по данным 21460 донных тралений

Fig. 11. Mean annual density of distribution (kg/km²) for boreopacific gonate squid at the bottom (on the data of 21460 bottom trawls)

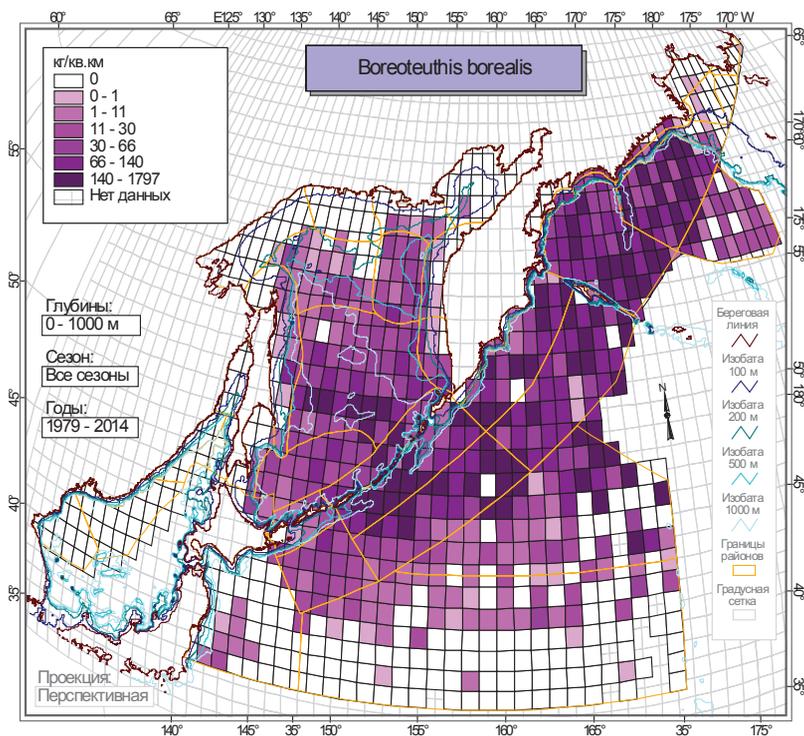


Рис. 12. Среднегодовое распределение плотности концентраций северного кальмара в пелагиали дальневосточных морей по данным 26547 пелагических тралений

Fig. 12. Mean annual density of distribution (kg/km²) for boreopacific gonate squid in the pelagic layers (on the data of 26547 pelagic trawls)

Заклучение

Из рассмотренных выше таксономических группировок рыб значительная часть среднегодовой биомассы сосредоточена на шельфе у камбаловых, тресковых, рогатковых, липаровых, стихеевых, лисичковых, терпуговых и круглоперовых. Хотя у некоторых из них (камбаловые, тресковые, терпуговые, липаровые, круглоперовые) выделяется и верхняя часть свала глубин (200–500 м), особенно в связи с миграциями сюда с шельфа в холодное время года.

Большая часть биомассы ромбовых скатов, морских окуней и бельдюговых пришла на глубины 200–500 м, хотя скаты и бельдюговые многочисленны также в нижней части шельфа, а окуни и часть бельдюговых и в диапазоне 500–1000 м. На глубинах 500–1000 м сосредоточена основная биомасса палтусов, они также многочисленны на глубинах 200–500 м. На глубинах более 1000 м находятся основные запасы макрурусов. Заметны они и на глубинах 500–1000 м.

Из рассмотренных групп беспозвоночных большая часть морских звезд, офиур, раков-отшельников и губок сосредоточена на шельфе, а донных и придонных видов кальмаров и осьминогов — на свале глубин. Значительная часть биомассы самого многочисленного из кальмаров в этой группе — командорского — находится на глубинах 200–500 м, но его много также на глубинах 500–1000 м, а местами и в нижней части шельфа.

Во многом другая картина наблюдается в распределении по глубинам плотности концентраций рыб. Более высокая плотность на шельфе характерна для камбаловых, тресковых, рогатковых и терпугов. Но у всех этих групп почти аналогичная плотность концентраций характерна и для верхней части свала глубин (200–500 м), что является следствием концентрации здесь этих рыб в холодное время года, а также меньшей площади дна в данном диапазоне (200–500 м) глубин в сравнении с шельфом (соответственно 304,5 и 1008,7 тыс. км²).

Кроме перечисленных четырех групп, повышенные концентрации на глубинах 200–500 м имеют палтусы, окуни, скаты, бельдюговые и липаровые. При этом и на глубинах 500–1000 м плотность концентраций лишь незначительно ниже, чем в верхней части свала, у палтусов, скатов, бельдюговых и липаровых. Макрурусы являются единственной группой рыб в бентали, у которых на глубинах более 1000 м отмечена наиболее высокая плотность концентраций. Меньшими (хотя и ненамного) показателями плотности отличается диапазон глубин 500–1000 м.

Средняя плотность концентраций всех беспозвоночных в бентали разных районов составила на глубинах менее 200 м — 4,0–12,6 т/км², 200–500 м — 4,7–19,6, 500–1000 м — 1,7–10,2, более 1000 м — 0,6–3,0 т/км² (Шунтов, Волвенко, 2015). Из рассмотренных в настоящей статье групп беспозвоночных наибольшие показатели плотности на шельфе имеют морские звезды, губки, раки-отшельники, а на свале глубин — офиуры (несколько меньше на шельфе), осьминоги и кальмары (в основном командорский).

Из приведенных выше, а также в наших публикациях (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016, наст. том) количественных показателей биомасс и особенно плотности концентраций различных животных можно сделать следующие заключения:

- биомассы групп и видов в первую очередь зависят от обширности площади районов их обитания, но при этом не отрицается значение биопродуктивности вод, а также гидрологических и геоморфологических характеристик биотопов и ландшафтных зон;
- плотность концентраций в большей степени зависит от геоморфологических особенностей дна и связанной с ними биопродуктивности вод, которая выше в районах с узкими шельфами и сложным крутым свалом глубин;
- полученные данные о плотности концентраций животных на глубинах более 500 и даже 1000 м свидетельствуют о том, что они заселены более богатой в количественном отношении фауной, чем это представлялось в прошлом столетии.

По всем перечисленным пунктам имеется возможность сделать дополнительные пояснения и уточнения.

Выводы о более значительной заселенности свала глубин макрофауной (в том числе промысловыми гидробионтами) перекликаются с переоценками в начале текущего столетия ресурсов донной фауны Мирового океана в целом, в том числе соотношений в количественном развитии жизни в различных батиметрических диапазонах. По данным до 1960 г. средняя биомасса зообентоса в Мировом океане оценивалась в 18,5 г/м² и 6660 млн т: соответственно на глубинах 0–200 м — 200 г/м² и 5500 млн т, 200–3000 м — 20 и 1104, более 3000 м — 0,2 г/м² и 56 млн т. С учетом данных до 2000 г. эти оценки составили в Мировом океане 18,2 г/м² и 6602 млн т, т.е. остались прежними. Но в разных вертикальных зонах они изменились весьма значительно: 0–200 м — 139,0 г/м² и 3840,8 млн т, 200–3000 м — 32,2 и 2118,4, более 3000 м — 2,36 г/м² и 642,8 млн т. Таким образом, в диапазоне глубин 0–200 м оценка общей биомассы уменьшилась в 1,5 раза, но на свале глубин (200–3000 м) — увеличилась почти в 2,0 раза. Особенно значительно увеличились оценки на глубинах более 3000 м — концентрация на порядок, а общая биомасса в 11 раз (Зенкевич и др., 1971; Лукьянова, 2003, 2004).

Аналогичные данные получены и по Тихому океану, современная биомасса зообентоса оценена в 13,8 г/м² и 2054,7 млн т (0–200 м — 140,04 г/м² и 1357,78 млн т, 200–3000 м — 30,16 и 507,84, более 3000 м — 2,78 г/м² и 189,08 млн т). Заметные уточнения связаны с увеличением количества исходных данных. Для больших глубин особое значение при этом имело включение в расчеты данных по так называемым «черным курильщикам» и подводным горам Гайотам, которые в бедном биотическом окружении выделяются как оазисы (Лукьянова, 2004).

Признавая бесспорность выводов о намного более значительном развитии биоты за пределами шельфа, т.е. в мезо-, батипелагиали и абиссали, попутно заметим, что упомянутые современные количественные оценки донной фауны по-прежнему весьма значительно занижены. Так, для дальневосточных морей и сопредельных вод СЗТО (около 5 млн км²) биомасса зообентоса оценена в 0,5 млрд т (Шунтов, 2001; Дулепова,

2002). В цитируемых же выше публикациях Т.С. Лукьяновой (2003, 2004) для всего Тихого океана, имеющего площадь около 180 млн км², называется биомасса всего 2,054 млрд т. Причины столь заниженных результатов очевидны. Во-первых, это несовершенство орудий лова, которые значительно недолавливают бентос на скалистых грунтах и в грунте. Во-вторых, недостаточное количество станций сбора данных, учитывая обширность Мирового океана. В-третьих, по использованной в расчетах методике при отсутствии в тех или иных участках конкретных данных по биомассе бентоса его теоретические значения вычислялись «как функции биомассы зоопланктона» (Лукьянова, 2003, 2004). Сомнительность этого приема во многом связана с тем, что в связи с несовершенством орудий лова планктона (различные модификации сетей) его биомассы (особенно макропланктона) также всегда занижались в несколько раз. В экспедициях ТИПРО-центра этот недолов в определенной степени компенсируется применением коэффициентов уловистости. Но такой подход пока не пользуется широким признанием.

Более высокий уровень развития жизни на больших глубинах в морях и океанах (и в пелагиали, и на дне) относительно прежних представлений вполне соотносится с выводами о том, что в течение многих лет вообще сильно занижалась продукционная мощь Мирового океана. В первую очередь это относится к масштабам первичного продуцирования в эпипелагиали. Из этого следует, что недооценивались масштабы передачи на глубину энергии и вещества путем лестницы вертикальных миграций, поступления органической взвеси, а также так называемого «дождя трупов».

Что касается количественного распределения макрофауны бентали по рассмотренным в статье вертикальным зонам, нами (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016) подчеркивались в среднем более высокие показатели для шельфа и верхней части свала глубин (200–500 м). Шельф с его высокими биомассами планктона и бентоса, разнообразием грунтов и сложной системой течений, как известно, в целом является наиболее благоприятной зоной для развития нектона и нектобентоса. В районах с суровыми гидрологическими условиями подвижные представители нектобентоса (донные рыбы, крабы, крабиды и др.) в холодный период года при необходимости имеют здесь возможность перераспределяться на свал глубин.

На свале глубин сезонные гидрологические контрасты выражены меньше, а благодаря высокой и специфичной динамике вод здесь формируются повышенные концентрации зоопланктона. Однако плотность и запасы бентоса (а следовательно и кормовой базы для бентофагов) здесь ниже. Поэтому еще в начале рыбохозяйственных исследований на свале глубин дальневосточных морей в прошлом столетии был сделан вывод о том, что основные пищевые связи в трофических сетях в этой зоне моря замыкаются на зоопланктон. Питающиеся ими пелагические рыбы и кальмары в свою очередь потребляются донными и придонными хищниками (Шунтов, 1971; Новиков, 1974).

В последние годы объем данных по питанию донных и придонных рыб и крупных беспозвоночных дальневосточных морей значительно увеличился (Долганов, 1998; Орлов, 1998; Полтев, 1999; Снытко, 2001; Горбатенко и др., 2003; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Токранов, 2009; и мн. др.). Прежние выводы о трофическом статусе большинства видов были подтверждены, при этом были детализированы с учетом региональных, биотопических и размерно-возрастных различий. С использованием данных в упомянутых выше (и других) публикациях кратко остановимся на особенностях пищевой ориентации многочисленных представителей нектобентоса и частично нектона.

Преимущественно планктоноядной является молодь макрurusов. С увеличением размеров в питании возрастает, а затем становится основной доля в рационе нектона и нектобентоса (мелкие мезопелагические рыбы, кальмары, креветки, лемонема, минтай и др.). Также в основном планктоном (эвфаузииды, копеподы и др.) питается молодь лемонемы. В питании ее взрослых особей значение макропланктона тоже заметно, но значительно возрастает роль мелких рыб и кальмаров.

Одноперые терпуги в основном планктоноядные рыбы, хотя у крупных особей в рационе присутствует мелкий нектон (рыба, кальмары).

Многочисленный в верхней части материкового склона мелкий и среднеразмерный минтай питается главным образом макропланктоном. У крупных рыб возрастает роль нектона — мелких рыб, в том числе собственной молоди, а также кальмаров.

Очень разнообразно питание трески, при этом его состав, как и у других рыб, изменяется с увеличением размеров. До длины 20–30 см она потребляет мизид и амфипод и им подобных беспозвоночных, с увеличением размеров переключается на креветок, крабов, кальмаров и рыб. У наиболее крупных особей в питании преобладают рыбы — минтай, сельдь, терпуги, рогатковые, камбалы, песчанка и др.

Часть морских окуней, в том числе наиболее многочисленные (*Sebastes alutus*, *S. polyspinis*, *S. owstoni*), в основном питаются макропланктоном. Менее многочисленные — *Sebastes aleutianus* и *S. borealis* — в основном хищники, потребляющие рыб, головоногих, креветок и мелких крабов. К этой же группе могут быть отнесены шипошеки *Sebastolobus* spp.

Среди бельдюговых часть видов (в основном ликоды) потребляют различных пелагических и донных беспозвоночных (амфиподы, изоподы, мизиды, желетелье, полихеты), но большое значение у крупных особей имеют также креветки, головоногие и рыбы. Смешанное питание характерно и для слизеголовых, ликограмм и аллолеписов (рыбы, кальмары, креветки, эвфаузииды, амфиподы, изоподы). По сравнению с ликодами в их питании больше пелагических объектов.

В рационе наиболее многочисленного из кальмаров в бентали, командорского, преобладает макропланктон у мелкого, у крупного, кроме того, мелкая рыба и кальмары, в том числе собственная молодь.

Из постоянно обитающих на свале глубин донных рыб наиболее многочисленны палтусы и ромбовые скаты. Все палтусы хищники, питающиеся рыбой, креветками, головоногими и мелкими крабами. Ранняя их молодь, в питании которой большое значение имеют бентические животные, живет на шельфе.

Скаты в основном хищники, в частности и самый массовый из них щитоносный. В их питании чаще всего преобладает рыба. Часть скатов являются бентоихтиофагами, но рыба в их рационе также играет важную роль, хотя чаще несколько уступает беспозвоночным (декаподы, головоногие, амфиподы, полихеты). Вообще же соотношение в рационе рыбы и различных беспозвоночных у скатов (хищников и бентоихтиофагов) различается в зависимости от размеров: у молоди преобладают беспозвоночные, в том числе мелкие (гаммариды, полихеты), у среднеразмерных — декаподы, головоногие, а преобладающая доля рыб бывает у крупных особей.

Биомасса и плотность концентраций типично бентосоядных рыб (подобных шельфовым камбалам) на свале глубин ограничены. Сравнительно многочисленны здесь большеротые камбалы (палтусовидные *Hippoglossoides* spp., включая *Acanthopsetta nadeshnyi*), которые имеют широкие спектры питания, включающие кроме бентоса нектон, нектобентос и даже макропланктон. Среди бентосной пищи у палтусовидных камбал весьма заметны офиуры, особенно массовая *Ophiura sarsi*, потребляющая кроме животной пищи донный детрит. Особенно важна роль этого вида в питании самой глубоководной камбалы бородавчатой *Clidoderma asperrimum*.

Вертикальное распределение биомасс и плотности концентраций большей части групп беспозвоночных донной макрофауны рассмотрено нами ранее (Шунтов, Волвенко, 2015). В настоящем сообщении кратко представлены только звезды, офиуры, раки-отшельники, губки и головоногие. Среди последних упомянут трофический статус командорского кальмара (ориентация на планктон и нектон) и осьминогов, питающихся различными донными и пелагическими животными. Плотность концентраций большинства групп беспозвоночных более высокая на шельфе. Однако у крабов, крабоидов, креветок, брюхоногих и двустворчатых моллюсков и голотурий на свале глубин в диапазонах 200–500 и 500–1000 м концентрации могут достигать величин, ненамного уступающих шельфовым. Узкоспециализированных в трофическом отношении среди большинства групп в бентали нет. Состав рационов, как правило, довольно широкий и включает весьма разные объекты. У крабов и крабоидов это десятки видов различных

бентосных и нектобентосных животных (не только живых). Не менее разнообразны рационы креветок: кроме различных мелких пелагических и придонных видов планктона, бентоса, нектона и нектобентоса они питаются водорослями и детритом.

Двустворчатые моллюски в основном сестонофаги (пелагический детрит, фитопланктон и простейшие), а брюхоногие питаются различными животными, в том числе мертвыми*.

Морские ежи питаются в основном макрофитами, но потребляют также различных донных и придонных беспозвоночных, детрит и даже могут усваивать растворенное органическое вещество**.

Основу питания губок составляет сестон и микроорганизмы, а офиур — донный детрит.

В данном случае мы ограничились только кратким экскурсом в трофологию основных групп рыб и беспозвоночных бентали. Очевидно, что питание рыб изучено гораздо лучше, чем большинства беспозвоночных. Имеющиеся представления по последним, конечно, позволяют определить их место в трофологических цепях, но для адекватных количественных расчетов биологического баланса в сообществах еще недостаточно. Тем не менее накопленный объем новой информации в целом подтвердил прежние выводы о том, что с опусканием с шельфа на материковые и островные склоны в трофических сетях возрастает роль пелагических цепей. В них встраиваются и массовые хищники. В то же время на свале глубин не происходит тотального обеднения животных с пищевой ориентацией на донную пищу. Во многом это связано с более значительным развитием здесь бентоса за счет поступления детрита из пелагиали. Его дополняет и так называемый «дождь трупов», подпитывающий кормовую базу на больших глубинах.

В заключение еще раз подчеркнем особое положение переходной зоны между шельфом и свалом глубин (200–500 м) по количественным оценкам биомассы и плотности концентраций макрофауны. Именно в этом диапазоне глубин в бентали наблюдается наиболее высокая среднемноголетняя плотность концентраций всей макрофауны в Беринговом (32,3 т/км²), Японском (15,2 т/км²) морях и в прикурильских океанических водах (41,4 т/км²). В Охотском море (13,2 т/км²) и тихоокеанских водах Камчатки (31,5 т/км²) глубины 200–500 м по плотности концентраций всей макрофауны несколько уступают только шельфу (Шунтов, Волвенко, 2015). В описанный расклад большой вклад вносят не только донные и придонные виды, но и пелагические, особенно массовый в основном планктоноядный минтай (табл. 28 и 29).

Таблица 28

Распределение среднемноголетней плотности концентраций тресковых (с минтаем) в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 28

Mean annual density of distribution (t/km²) of gadids (including walleye pollock) at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	11,58	13,32	1,02	0,49	9,74
Охотское море	9,62	5,36	0,19	+	7,26
Японское море	3,10	4,21	1,09	+	2,85
Прикамчатские океанические воды	23,59	23,26	8,98	1,31	16,30
Прикурильские океанические воды	7,66	18,34	2,18	0,20	8,41

* Для некоторых групп брюхоногих указывается также питание донным детритом и растениями (Цихон-Луканина, 1987).

** Недавно было установлено, что зеленый еж *Strongylocentrotus droebachiensis* может питаться собственной молодью, что может быть важной причиной ее смертности (LeGault, Hunt, 2016).

Таблица 29

Распределение среднемноголетней плотности концентраций тресковых (без минтая) в бентали по глубинам в различных районах, т/км²

Table 29

Mean annual density of distribution (t/km²) of gadids (except walleye pollock) at the bottom, by regions and bathymetric ranges

Район	Глубина, м				Весь диапазон глубин
	< 200	200–500	500–1000	1000–2000	
Берингово море	2,44	2,61	0,37	0,29	2,32
Охотское море	1,09	0,43	0,01	+	1,21
Японское море	0,45	0,56	0,23	+	0,43
Прикамчатские океанические воды	2,04	1,32	0,17	0,33	1,27
Прикурильские океанические воды	2,91	0,31	0,01	–	1,40

Таким образом, количественное распределение наиболее многочисленных групп животных в бентали вписывается в представления о формировании в зоне внешнего шельфа и свала глубин (особенно крутого и сложного) повышенных и стабильных концентраций планктона. Это предопределяется высокой динамикой вод, обеспечивающей поступление биогенов с глубины и накопление планктона в различных циркуляционных образованиях и вторичных фронтах.

Региональные и батиметрические особенности распределения биомассы и плотности концентраций зоопланктона будут рассмотрены в наших следующих публикациях.

Список литературы

Антоненко Д.В. Многолетняя динамика видового состава и обилия камбал в водах Приморья (Японское море) // *Вопр. ихтиол.* — 2007. — Т. 47, № 2. — С. 188–195.

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

Волвенко И.В. Механизмы регуляции динамики численности и продукционная биология раков-отшельников : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 284 с.

Волвенко И.В. Новая база данных донных траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1977–2010 гг. // *Изв. ТИНРО.* — 2014. — Т. 177. — С. 3–24.

Горбатенко К.М., Шевцов Г.А., Чучукало В.И. Особенности питания командорского кальмара (*Beryteuthis magister*) и его пищевые отношения с минтаем над свалом глубин о-вов Симушир и Парамушир в весенний период // *Изв. ТИНРО.* — 2003. — Т. 135. — С. 221–230.

Долганов В.Н. Питание скатов семейства Rajidae и их роль в экосистемах дальневосточных морей России // *Изв. ТИНРО.* — 1998. — Т. 124. — С. 417–424.

Дулупова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.

Дьяков Ю.П. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 428 с.

Зенкевич Л.А., Филатова З.А., Беляев Г.М. и др. Количественное распределение зообентоса в Мировом океане // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* — 1971. — № 3. — С. 27–73.

Калчугин П.В., Бойко М.И., Соломатов С.Ф., Черниенко Э.П. Современное состояние ресурсов донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // *Изв. ТИНРО.* — 2016. — Т. 184. — С. 54–69.

Катугин О.Н., Явнов С.В., Шевцов Г.А. Атлас головоногих моллюсков дальневосточных морей России. — Владивосток : Русский Остров, 2010. — 136 с.

Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 236 с.

Лукьянова Т.С. Донная жизнь на картах Мирового океана // *Природа.* — 2004. — № 12. — С. 31–39.

Лукьянова Т.С. Закономерности географического распределения ресурсов донной фауны по океану : автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. — М., 2003. — 45 с.

Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 307 с.

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

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

Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 554 с.

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

Новиков Н.П. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 308 с.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья : моногр. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. — 552 с.

Орлов А.М. Материалы по питанию массовых видов глубоководных скатов (*Bathyraja* spp., Rajidae) из тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 659–668.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. — М. : Товарищество научных знаний КМК, 2014. — 733 с.

Полтев Ю.Н. Некоторые особенности биологии тихоокеанского ключача *Sebastes alutus* в районе северных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 2. — С. 210–218.

Снытко В.А. Морские окуни северной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 468 с.

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — 432 с.

Токранов А.М. Видовой состав ихтиофауны западной части Берингова моря // Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. — Ростов н/Д : ЮНЦ РАН, 2010. — С. 119–148.

Токранов А.М. Особенности биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах : дис. в виде науч. докл. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ИБМ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, 2009. — 67 с.

Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. — Владивосток : Русский Остров, 2014. — 336 с.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — 204 с.

Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков : моногр. — М. : Наука, 1987. — 176 с.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Шейко Б.А., Федоров В.В. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2000. — С. 7–69.

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

Шунтов В.П. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 75. — С. 3–36.

Шунтов В.П., Волвенко И.В. Генерализованные оценки состава, количественного распределения и биомассы макрофауны бентали на шельфе и свале глубин северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 3–22.

Шунтов В.П., Волвенко И.В. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. Сообщение 1. Региональные особенности распределения биомассы рыб // Наст. том.

Шунтов В.П., Волвенко И.В. Сравнительный анализ обилия макрофауны пелагиали и бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 2. — С. 133–147.

LeGault K.N., Hunt H.L. Cannibalism among green sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* in the laboratory and field // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2016. — Vol. 542. — P. 1–12.

Поступила в редакцию 20.06.16 г.