

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 574.584(265.51)

А.А. Сомов*

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

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОБИЛИЯ И ВИДОВОГО
СОСТАВА НЕКТОНА ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ
ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

Западная часть Берингова моря — важный регион для нагула многих видов нектона. В сезонном аспекте этот район отличается высокой динамичностью состава и структуры нектонного сообщества. По материалам комплексных исследований ТИНРО-центра в глубоководных котловинах западной части Берингова моря, а также в наваринском районе с июня по октябрь в 2003–2015 гг. были рассмотрены особенности сезонных изменений общей биомассы, состава и видовой структуры нектона в верхней эпипелагиали (0–50 м). Общая биомасса нектона в период июнь–октябрь изменяется более чем на порядок: от 100 кг/км² в первой декаде июня, достигая максимума во второй декаде августа — 2700 кг/км² — и снижаясь до 200 кг/км² к третьей декаде октября. Основной вклад в биомассу нектона вносили тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus* spp.), прежде всего кета *O. keta*, северный кальмар *Boreoteuthis borealis*, камчатский гонатус *Gonatus kamtschaticus*, в пришельфовых районах также обильны минтай *Theragra chalcogramma*, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* и мойва *Mallotus villosus*. В динамике видовой структуры выделяются три периода: *раннелетний* (июнь — вторая декада июля) — доминирование преданадромной горбуши *O. gorbuscha* и кеты, видовое разнообразие, выраженное индексом полидоминантности, находится на среднем уровне (3,5–4,0); *летний* (третья декада июля — вторая декада сентября) — доминирование кеты (доля биомассы более 70 %), видовое разнообразие минимально (1,5–2,0); *осенний* (третья декада сентября — октябрь) — массовые виды, кета, нерка *O. nerka*, северный кальмар, представлены в примерно равных соотношениях, также велика доля сеголеток горбуши, видовое разнообразие максимально (4,5). В пространственном отношении *раннелетний* период характеризуется активным формированием нектонного сообщества в результате широкомасштабных миграций из центральной и восточной частей Берингова моря и со стороны Тихого океана. *Летний* — период максимальной концентрации нектона в западной части Берингова моря, в особенности в Алеутской котловине, миграционная активность снижается. В *осенний* период наблюдаются обратные миграционные процессы, основная биомасса нектона перераспределяется в юго-восточную часть Командорской котловины для дальнейшей откочевки в океан и центральную часть Берингова моря.

Ключевые слова: западная часть Берингова моря, верхняя эпипелагиаль, нектон, видовая структура, видовое разнообразие, доминирование, тихоокеанские лососи, кальмары, сезонная динамика.

Somov A.A. Seasonal dynamics in abundance and species composition of nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea // Izv. TINRO. — 2017. — Vol. 189. — P. 3–24.

* Сомов Алексей Александрович, научный сотрудник, e-mail: aleksey.somov@tinro-center.ru.
Somov Aleksey A., researcher, e-mail: aleksey.somov@tinro-center.ru.

The western Bering Sea is the feeding area for many nekton species with seasonally variable composition. Seasonal changes in abundance, composition and structure of the nekton community in the upper epipelagic layer (0–50 m) of this area are considered on the data collected in trawl surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in June–October of the 2003–2015, separately for the deep-water Aleutian and Commander Basins and shelf waters at Cape Navarin. The highest total abundance of nekton was observed in the middle August (2700 kg/km², on average) and decreased significantly earlier (100 kg/km² in early June) and later (200 kg/km² in late October). The dominant species were pacific salmon (*Oncorhynchus* spp., in particular *O. keta*), boreopacific gonate squid (*Boreoteuthis borealis*) and shortarm gonate squid (*Gonatus kamtschaticus*). Besides, walleye pollock (*Theragra chalcogramma*), pacific herring (*Clupea pallasii*) and capelin (*Mallotus villosus*) were abundant in the shelf waters. Three seasons are defined by the species structure: i) early summer from early June to middle July with dominance of pre-anadromous pink salmon *O. gorbuscha* and chum salmon (*O. keta*) and moderate species diversity (polydominance index 3.5–4.0); ii) summer from late July to middle September with absolute dominance of chum salmon (> 70 % of total nekton abundance) and low species diversity (1.5–2.0); and iii) autumn from late September to the end of October with dominance of chum salmon, sockeye salmon and boreopacific gonate squid in relatively equal proportion, mass appearance of pink salmon juveniles and high species diversity (4.5). Spatial patterns of the nekton distribution change between the seasons, too. They are formed in early summer by mass migrations of many species to the western Bering Sea from the east and south, reflect low intensity of the migrations in summer, and are determined by backward migrations toward the southeastern Commander Basin and further to the central Bering Sea and North Pacific in autumn.

Key words: western Bering Sea, upper epipelagic layer, nekton community, species structure, species diversity, dominant species, pacific salmon, squid, seasonal change.

Введение

Западная часть Берингова моря, в особенности ее глубоководные котловины и присваловые области, — очень важный район для нагула тихоокеанских лососей и других пелагических видов nekтона. Особенность данной акватории заключается в том, что здесь нагуливаются основные стада кеты *Oncorhynchus keta*, нерки *O. nerka*, чавычи *O. tshawytscha*, кижуча *O. kisutch* всего дальневосточного региона. В карагинско-олюторском районе сосредоточены массовые нерестилища горбуши *O. gorbuscha*. Здесь нагуливается многочисленная молодежь тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и северного кальмара *Boreoteuthis borealis*. При условии благоприятной океанологической обстановки даже низкобореально-субтропические виды могут достигать данной акватории в период нагула. Вследствие выраженной миграционной активности лососей и других видов эта акватория очень динамична в сезонном аспекте.

В последние 30–35 лет в Беринговом море ТИНРО-центром проведено большое количество комплексных траловых экосистемных съемок, особенно в верхней эпипелагиали (0–50 м). В 1990-е и начале 2000-х гг. съемки в Беринговом море приобрели регулярный характер. Этому во многом способствовало и проведение исследований в рамках совместной международной программы изучения тихоокеанских лососей BASIS (2003–2006, 2007–2012 гг.). После завершения этой программы ТИНРО-центр продолжает самостоятельно проводить регулярные исследования морского периода жизни тихоокеанских лососей и nekтонного окружения в пределах ИЭЗ РФ. За это время накоплен обширный материал по nekтону верхней эпипелагиали за летне-осенний период.

Количество работ по результатам этой программы весьма значительно. В частности, для российских вод Берингова моря рассмотрены различные аспекты распределения, миграции и межгодовой динамики лососей (Шунтов и др., 2006; Глебов, 2007а–в; Заволокина, Заволокин, 2007; Темных, Куренкова, 2007), популяционная дифференциация (Бугаев, 2007а, б; Бугаев и др., 2007), гидрологические условия и кормовая база (Басюк и др., 2007; Волков и др., 2007; Волков, 2012, 2014; Дулепова, 2014), состояние nekтонных сообществ в отдельные годы (Гаврилов, Глебов, 2002; Глебов и др., 2004;

Старовойтов и др., 2004; Глебов, 2007а), трофика лососей и трофодинамика нектона в целом (Найденко, 2007; Заволокин, 2011). Помимо этого, данные этих исследований стали частью крупных обобщений по всему Дальневосточному региону (Нектон..., 2006; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Макрофауна..., 2012; Шунтов, 2016; Сетной зоопланктон... (в печати)).

Тем не менее при всем многообразии рассмотренных вопросов аспекты сезонной динамики состава и структуры нектона в современный период (после экосистемных перестроек в 1990-е гг.) не были раскрыты в полной мере. В связи с этим целью данной работы является выявление особенностей в сезонных изменениях структуры нектона в верхней эпипелагиали глубоководных котловин и наваринского района с учетом данных последних лет.

Материалы и методы

Материалами для работы послужили данные, полученные в 17 комплексных экспедициях ТИНРО-центра в 2000-е гг. по программе исследований морского периода жизни тихоокеанских лососей и их нектонного окружения в западной части Берингова моря, а также по международной программе BASIS. Исследованиями охватывался период с июня по октябрь в 2003–2015 гг.

Сроки траловых съемок с указанием количества тралений по районам указаны в табл. 1. Рассмотренные и проанализированные в статье данные касаются глубоководной части Алеутской и Командорской котловин в пределах экономической зоны России, а также наваринского района (рис. 1). Названия и границы районов соответствуют принятым в практике морских исследований ТИНРО-центра районам осреднения биостатистической информации (Шунтов и др., 1988; Волвенко, 2003). Такой выбор полигонов связан прежде всего с тем, что они при каждой съемке полностью охватывались учетными тралениями и станциями. Это в свою очередь позволяет проводить достоверную статистическую обработку полученной информации.

В.Д. 160° 162° 164° 166° 168° 170° 172° 174° 176° 178° 180° 178° 176° 174° 172° 170° з.д.

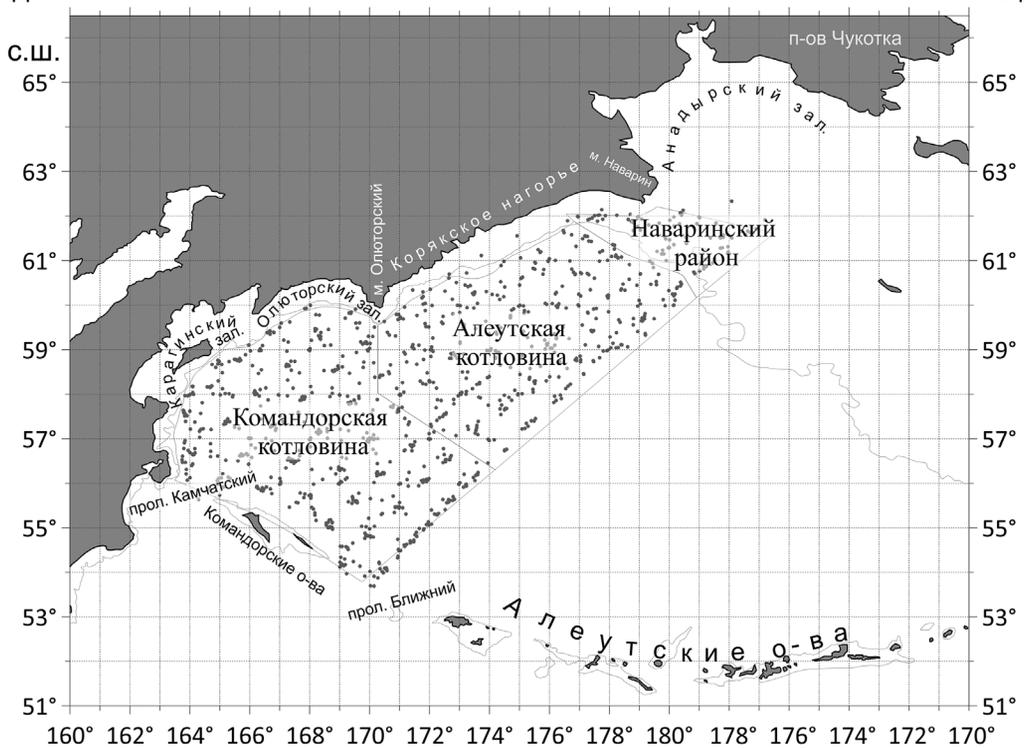


Рис. 1. Карта-схема траловых станций
Fig. 1. Scheme of trawl surveys

Сроки выполнения съемок и количество выполненных тралений судами ТИНРО-центра

Timing of trawl surveys and number of trawl stations

Научно-исследовательское судно	Год	Вся съемка	Район			Кол-во тралений*				Кол-во тралений за съемку				
			Командорская котловина	Алеутская котловина	Наваринский район	Командорская котловина	Алеутская котловина	Наваринский район	Дневные	Ночные	Суммарно			
ТИНРО	2003	17.07–16.08	17.07–06.08	02–15.08	12–16.08	19	6	12	5	5	0	36	11	47
ТИНРО	2003	23.09–18.10	23.09–06.10	05–17.10	15–18.10	14	12	11	8	6	0	31	20	51
ТИНРО	2004	26.09–22.10	26.09–11.10	05.10, 12–19.10	20–22.10	10	16	8	5	3	1	21	22	43
ТИНРО	2005	22.06–16.07	22.06–04.07	29.06–14.07	13–16.07	21	7	16	3	5	0	42	10	52
ТИНРО	2006	29.08–04.10	11.09–04.10	02–19.09	29.08–07.09	24	16	17	10	12	1	53	27	80
ТИНРО	2007	16.06–16.07	16.06–10.07	30.06–14.07	15–16.07	26	7	19	4	2	2	47	13	60
ТИНРО	2007	13.09–24.10	29.09–18.10	16.09–24.10	13–15.09	19	17	17	11	6	2	42	30	72
ТИНРО	2008	15.09–13.10	21.09–09.10	17.09–13.10	15–18.09	16	19	13	15	8	0	37	34	71
ТИНРО	2009	21.06–19.07	21.06–06.07	26.06–13.07	13–19.07	24	12	24	9	18	0	66	21	87
Профессор Кагановский	2009	14.09–11.10	20.09–11.10	15.09–04.10	14–17.09	18	19	18	16	5	1	41	36	77
Профессор Кагановский	2010	23.09–16.10	23.09–09.10, 14–16.10	27.09–13.10	–	18	22	13	17	0	0	31	39	70
Профессор Кагановский	2011	11.06–01.07	11–21.06	22.06–01.07	29.06	31	9	24	5	4	0	59	14	73
Профессор Кагановский	2012	07.09–01.10	07.09–01.10	09–25.09	12.09, 13.09, 22.09	14	23	13	18	4	1	31	42	73
Профессор Кагановский	2013	10.06–04.07	10–22.06, 02–04.07	22.06–01.07	26–30.06	21	29	19	8	4	0	44	37	81
ТИНРО	2013	10.09–10.10	16.09–10.10	10–27.09	11–12.09	21	28	18	17	4	0	43	45	88
ТИНРО	2014	03–16.10	03–16.10			14	13	0	0	0	0	14	13	27
Профессор Левандов	2015	13.06–03.07	13–22.06	16.06, 22–30.06	30.06–03.07	24	10	23	5	7	1	54	16	70
Всего тралений						334	265	265	156	93	9	692	430	1122

* Полуужирным шрифтом выделены ночные траления.

В настоящей работе проанализированы данные 1122 тралений, которые были выполнены на однотипных судах ТИПРО-центра стандартными орудиями лова. Подробное описание методики проведения учетных тралений и их первичной обработки представлены в обобщающих монографиях (Нектон..., 2006; Макрофауна..., 2012). Однако стоит отметить, что при расчете обилия гидробионтов, кроме того, используются коэффициенты уловистости. Для многих видов они представляются весьма правдоподобными (лососи, минтай *Theragra chalcogramma*, сельдь *C. pallasii*, кальмары и другие массовые промысловые виды), но для отдельных видов (например, трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*), учитывая их морфологические особенности, была проведена экспертная корректировка коэффициентов (табл. 2).

Таблица 2

Видовой состав и частота встречаемости рыб и головоногих в уловах в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в июне-октябре 2003–2015 гг.

Table 2

Species composition and occurrence of fish and cephalopod species in catches from the upper epipelagic layer in the western Bering Sea obtained in June-October of 2003–2015

Семейство	Вид	Ку		Встречаемость, %			
		Крупный	Молодь	КК	АК	НР	Вся акватория
Gonatidae	<i>Boreoteuthis borealis</i>	0,1	0,1	95,5	99,4	77,8	96,5
Salmonidae	<i>Oncorhynchus keta</i>	0,3	0,4	95,0	98,6	84,3	95,4
Salmonidae	<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,3	0,4	83,3	86,7	42,2	80,8
Salmonidae	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	0,3	0,4	77,0	61,8	38,2	67,7
Myctophidae	<i>Stenobrachius leucopsarus</i>	0,1	0,1	54,0	65,4	+	57,0
Salmonidae	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	0,3	0,4	55,1	58,7	32,4	54,4
Gonatidae	<i>Gonatus kamtschaticus</i>	0,1	0,1	53,4	44,7	18,6	47,0
Microstomatidae	<i>Leuroglossus schmidti</i>	0,1	0,1	46,8	48,7	11,1	46,7
Hexagrammidae	<i>Pleurogrammus monoptyerygius</i>	0,4	0,2	51,9	37,8	14,7	43,2
Notosudidae	<i>Scopelosaurus harrisi</i>	0,1		41,5	34,6	+	38,1
Salmonidae	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,3	0,4	35,7	25,7	2,9	29,0
Cyclopteridae	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,5	0,5	19,7	33,0	6,9	23,5
Gonatidae	<i>Gonatidae</i> gen. sp.	0,1	0,1	26,2	22,1	13,7	23,5
Gadidae	<i>Gadus chalcogrammus</i>	0,4	0,1	21,2	13,3	61,8	21,9
Cottidae	<i>Hemilepidotus</i> sp.		0,1	18,0	13,1	19,6	16,3
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,5		24,5	5,0	1,0	15,1
Clupeidae	<i>Clupea pallasii</i>	0,4	0,2	10,7	12,6	35,3	13,6
Zaproridae	<i>Zaprora silenus</i>	0,5	0,5	14,5	10,5	13,7	12,9
Gonatidae	<i>Gonatus madokai</i>	0,1	0,1	13,7	10,7	1,0	11,4
Petromyzonidae	<i>Entosphenus tridentatus</i>	0,1		6,2	12,6	29,4	10,7
Salmonidae	<i>Salvelinus malma</i>	0,3	0,4	6,0	16,2	4,9	9,7
Gonatidae	<i>Gonatus onyx</i>	0,1	0,1	9,7	11,4	+	9,4
Anoplopomatidae	<i>Anoplopoma fimbria</i>	0,5	0,2	12,7	5,0	4,9	9,1
Stichaeidae	<i>Stichaeidae</i> gen. sp.	0,1	0,1	9,7	9,0	3,9	8,9
Hemipteridae	<i>Blepsias bilobus</i>	0,5	0,5	14,4	1,7	+	8,3
Sebastidae	<i>Sebastes</i> sp.		0,2	5,7	10,7	8,8	7,8
Microstomatidae	<i>Lipolagus ochotensis</i>	0,1		10,9	2,6	+	7,7
Gonatidae	<i>Gonatopsis japonicus</i>	0,1	0,1	4,8	5,9	+	4,8
Bathymasteridae	<i>Bathymaster</i> sp.	0,3	0,3	4,7	1,2	+	2,9
Osmeridae	<i>Mallotus villosus</i>	0,1	0,05	1,2	0,7	20,6	2,8
Scomberesocidae	<i>Cololabis saira</i>	0,1		4,0	1,2	+	2,6
Bolitaenidae	<i>Japetella diaphana</i>	0,1	0,05	3,5	1,9	+	2,6
Bramidae	<i>Brama japonica</i>	0,5		4,5	+	+	2,4
Squalidae	<i>Squalus suckleyi</i>	0,5		3,8	1,0	+	2,4
Ammodytidae	<i>Ammodytes hexapterus</i>	0,1	0,1	1,5	1,4	9,8	2,2
Myctophidae	<i>Diaphus theta</i>	0,1		3,0	0,6	+	2,1
Anopteroptidae	<i>Anopteroptus nikparini</i>	0,3		2,0	2,1	+	1,9

Продолжение табл. 2
Table 2 continued

Семейство	Вид	Ку		Встречаемость, %			
		Круп- ный	Мо- лодь	КК	АК	НР	Вся акватория
Gadidae	<i>Gadus macrocephalus</i>	0,4	0,1	0,8	1,2	9,8	1,8
Paralepididae	<i>Leptidiops ringens</i>	0,2		3,3	+	+	1,8
Pleuronectidae	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0,5	0,2	+	1,2	13,7	1,7
Gonatidae	<i>Gonatus pyros</i>	0,1	0,1	1,8	1,4	+	1,5
Gonatidae	<i>Berryteuthis magister</i>	0,1	0,1	1,2	1,7	2,0	1,4
Pleuronectidae	<i>Pleuronectidae</i> gen. sp.		0,2	0,5	1,2	7,8	1,4
Gonatidae	<i>Eogonatus tinro</i>	0,1		1,7	0,7	1,0	1,2
Gonatidae	<i>Gonatus</i> sp.	0,1	0,1	1,5	0,7	+	1,1
Myctophidae	<i>Tarletonbeania crenularis</i>	0,1		1,5	+	+	0,9
Anarhichadidae	<i>Anarhichthys ocellatus</i>	0,5		0,3	0,7	2,9	0,7
Stichaeidae	<i>Leptoclinus maculatus</i>		0,05	+	0,2	6,9	0,7
Cyclopteridae	<i>Eumicrotremus orbis</i>	0,2		0,5	+	2,9	0,5
Cottidae	<i>Hemilepidotus papilio</i>	0,4		0,2	+	4,9	0,5
Icosteidae	<i>Icosteus aenigmaticus</i>	0,5		0,3	1,0	+	0,5
Cyclopteridae	<i>Eumicrotremus asperrimus</i>	0,2		0,7	+	1,0	0,4
Hexagrammidae	<i>Hexagrammidae</i> gen. sp.	0,4		0,2	0,7	1,0	0,4
Gonatidae	<i>Okutania anonycha</i>	0,1	0,1	0,3	0,7	+	0,4
Lamnidae	<i>Lamna ditropis</i>	0,5		0,2	0,2	2,0	0,4
Onychoteuthidae	<i>Onykia robusta</i>	0,5		0,5	+	+	0,3
Anarhichadidae	<i>Anarhichas orientalis</i>		0,3	0,3	+	1,0	0,3
Chiroteuthidae	<i>Chiroteuthis calyx</i>	0,1	0,1	0,5	+	+	0,3
Cranchiidae	<i>Galiteuthis phyllura</i>	0,3		0,2	0,5	+	0,3
Pleuronectidae	<i>Glyptocephalus zachirus</i>		0,2	0,5	+	+	0,3
Gonatidae	<i>Gonatus berryi</i>	0,1	0,1	0,5	+	+	0,3
Petromyzonidae	<i>Lethenteron camtschaticum</i>	0,1		0,3	+	1,0	0,3
Somniosidae	<i>Somniosus pacificus</i>	0,4		0,2	0,5	+	0,3
Trichodontidae	<i>Trichodon trichodon</i>	0,5		0,2	0,2	1,0	0,3
Zoarcidae	<i>Zoarcidae</i> gen. sp.		0,2	+	0,5	1,0	0,3
Myctophidae	<i>Symbolophorus californiensis</i>	0,1		0,4	+	+	0,2
Agonidae	<i>Aspidophoroides monopterygius</i>		0,1	+	+	2,0	0,2
Cottidae	<i>Cottidae</i> gen. sp.	0,3	0,3	+	+	2,0	0,2
Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	0,1		0,3	+	+	0,2
Gonatidae	<i>Gonatopsis octopedatus</i>	0,1	0,1	0,2	0,2	+	0,2
Gonatidae	<i>Gonatopsis</i> sp.	0,1		+	0,5	+	0,2
Cottidae	<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0,5		0,2	0,2	+	0,2
Cottidae	<i>Hemitripteris villosus</i>	0,5		0,2	+	1,0	0,2
Pleuronectidae	<i>Hippoglossoides robustus</i>	0,5	0,2	+	0,2	1,0	0,2
Pleuronectidae	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0,5		+	+	2,0	0,2
Ommastrephidae	<i>Todarodes pacificus</i>	0,1		0,3	+	+	0,2
Alepisauridae	<i>Alepisaurus ferax</i>	0,3		0,2	+	+	0,1
Pleuronectidae	<i>Atheresthes evermanni</i>		0,2	+	+	1,0	0,1
Pleuronectidae	<i>Atheresthes stomias</i>	0,4		+	0,2	+	0,1
Cranchiidae	<i>Belonella borealis</i>	0,5		0,2	+	+	0,1
Gadidae	<i>Boreogadus saida</i>	0,3		+	+	1,0	0,1
Gadidae	<i>Eleginus gracilis</i>		0,1	+	+	1,0	0,1
Cyclopteridae	<i>Eumicrotremus</i> sp.	0,2		+	+	1,0	0,1
Gadidae	<i>Gadidae</i> gen. sp.		0,4	0,2	+	+	0,1
Gonatidae	<i>Gonatopsis makko</i>	0,1		0,2	+	+	0,1
Cottidae	<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0,4		+	+	1,0	0,1
Cottidae	<i>Hemilepidotus jordani</i>	0,4		0,2	+	+	0,1
Psychrolutidae	<i>Malacocottus zonurus</i>	0,5		+	0,2	+	0,1
Cottidae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	0,5		+	+	1,0	0,1

Семейство	Вид	Ку		Встречаемость, %			
		Круп- ный	Мо- лодь	КК	АК	НР	Вся акватория
Microstomatidae	<i>Nansenia candida</i>	0,1		0,2	+	+	0,1
Onychoteuthidae	<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	0,1		0,2	+	+	0,1
Pleuronectidae	<i>Platichthys stellatus</i>	0,5		0,2	+	+	0,1
Hexagrammidae	<i>Pleurogrammus azonus</i>	0,4		0,2	+	+	0,1
Agonidae	<i>Podothecus</i> sp.		0,3	+	+	1,0	0,1
Agonidae	<i>Podothecus veternis</i>	0,3		0,2	+	+	0,1
Ptilichthyidae	<i>Ptilichthys goodei</i>	0,5		0,2	+	+	0,1
Sebastidae	<i>Sebastes glaucus</i>	0,5		0,2	+	+	0,1

Примечание. Полужирным шрифтом выделены ночные виды, для них частота встречаемости учитывалась по ночным тралениям. КК — Командорская котловина, АК — Алеутская котловина, НР — наваринский район. Ку — коэффициент уловистости трала для данного вида, «+» — встречаемость менее 0,1 %.

Для анализа сезонной динамики нектона данные были разделены подекадно (табл. 3). Тралениями был охвачен период от первой декады июня до третьей декады октября, однако их распределение по месяцам неравномерно. Наибольшее количество тралений сделано со второй декады июня по вторую декаду июля (425 тралений) и со второй декады сентября по вторую декаду октября (600 тралений). В эти периоды на декаду приходилось от 54 до 195 тралений.

Таблица 3

Распределение выполненных тралений по декадам

Table 3

Trawl stations number, by 10-days intervals

Район	Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
КК	1+2 3	68+36 104	49+21 70	29+15 44	4+1 5	9+4 13	6+1 7	0+0 0	0+0 0	2+4 6	18+20 38	66+63 129	67+72 139	15+26 41	0+0 0
АК	0+0 0	1+0 1	69+16 85	37+14 51	18+4 22	0+0 0	7+4 11	5+1 6	0+0 0	12+8 20	33+31 64	32+33 65	26+20 46	19+20 39	6+5 11
НР	0+0 0	0+0 0	8+1 9	7+0 7	25+2 27	0+0 0	0+0 0	5+0 5	8+1 9	4+0 4	27+3 30	0+1 1	0+0 0	8+0 8	1+1 2
Всего	1+2 3	69+36 105	126+38 164	73+29 102	47+7 54	9+4 13	13+5 18	10+1 11	8+1 9	18+12 30	78+54 132	98+97 195	93+92 185	42+46 88	7+6 13

Примечание. В левой части ячейки указано количество дневных тралений, справа полужирным шрифтом — количество ночных тралений, в нижней части ячейки — общее количество тралений. КК — Командорская котловина, АК — Алеутская котловина, НР — наваринский район.

Несмотря на солидное количество тралений, в их временном распределении имеются слабые места (табл. 3) в связи с тем, что сроки съемок прежде всего были ориентированы на периоды преданадромных и посткатадромных миграций тихоокеанских лососей, в частности горбуши. В некоторые декады в отдельных районах тралений либо не было вообще, либо они выполнялись единично. Наименее охваченными тралениями оказались I декада июня и август. В августе была проведена всего 1 съемка в 2003 г. (см. табл. 1), вследствие чего статистические ошибки за эти периоды больше, чем в другие периоды наблюдений. Несмотря на это, оценки обилия и распределения биомассы между видами за эти декады в целом соотносятся с общей динамикой и со смежными декадами. Архивные данные о составе и соотношении видов за предыдущие периоды лет по этим декадам соответствуют приведенным значениям.

Для расчета средних значений обилия гидробионтов данные были подвергнуты логарифмическому преобразованию. Это необходимо для корректного осреднения, так как распределение величин обилия практически для всех видов имеет логнормальный

вид (Иванов, Суханов, 2002; Суханов, Иванов, 2009). Однако из-за того, что многие виды встречаются нерегулярно (см. табл. 2), в распределении величин их обилия имеется большое количество нулей. Вывести логарифм из нуля невозможно. Если нулевые значения игнорировать, средние величины будут сильно завышены, при этом чем реже встречается вид, тем более завышенными будут значения. Замена нуля на очень маленькие величины также не решает проблему, так как ряд распределения будет также искажен (рис. 2). На рис. 2 представлен пример преобразования данных по биомассе для нерки *O. nerka*. При логарифмировании величин получаем массив нормально распределенных значений и «особняком» стоящий столбец с преобразованными нулевыми биомассами (величина была заменена на очень низкое значение, например 0,0001 кг/км²). В таком случае целесообразным представляется расчет средней проводить без нулей по логарифмированным величинам, но с учетом поправки на встречаемость вида, которая, по сути, является вероятностью встречи вида в улове.

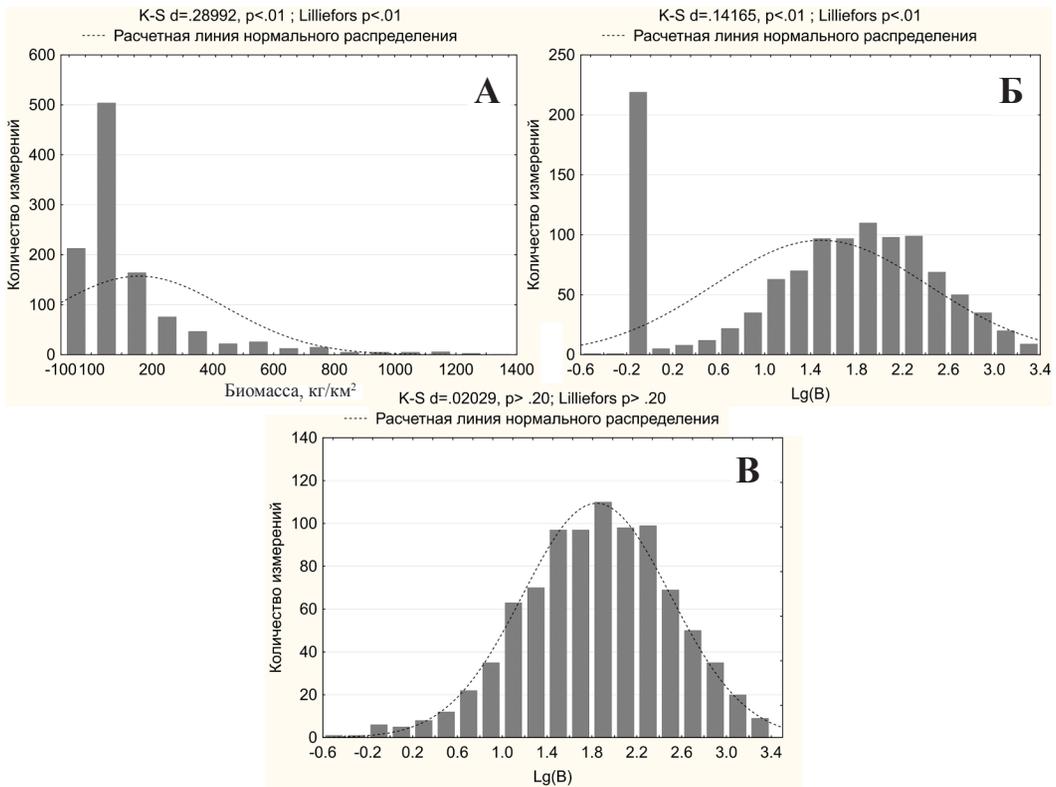


Рис. 2. Распределение данных расчетной биомассы нерки по тралениям: **А** — распределение биомассы (кг/км²); **Б** — десятичного логарифма биомассы (нулевые траления заменены значением 0,0001); **В** — десятичного логарифма биомассы без учета нулевых тралений

Fig. 2. Spatial distribution of sockeye salmon in trawl catches: **A** — accounted biomass, kg/km²; **Б** — decimal logarithms of biomass (zero data are replaced by 0.0001); **В** — decimal logarithms of biomass without zero data

На рис. 3 представлен абстрактный пример расчета средней величины обилия вида. Из 100 гипотетических тралений результативными оказались 50. Каждое траление охватывает одинаковую площадь (1/100), поэтому можно утверждать, что вид облавливался на половине площади акватории. Таким образом, средняя величина обилия для всей акватории может быть представлена как среднее прологарифмированных величин с учетом поправки на встречаемость. Площади результативных и нулевых тралений равны, т.е. вероятность встречи вида в данной акватории равна 0,5. Среднее арифметическое значение без логарифмического преобразования — **8,75 кг/км²** — по всей площади, только по результативным тралениям — 17,50 кг/км². Первичные данные, по аналогии с натурными наблюдениями, распределены логнормально (рис. 3, Б), проло-

гарифмировав их, получаем нормальное распределение (рис. 3, В) и можем корректно высчитывать среднее значение. Среднее значение логарифмированного ряда — 1,12, извлекаем логарифм — **13,18 кг/км²**, с учетом поправки на встречаемость — **6,59 кг/км²**.

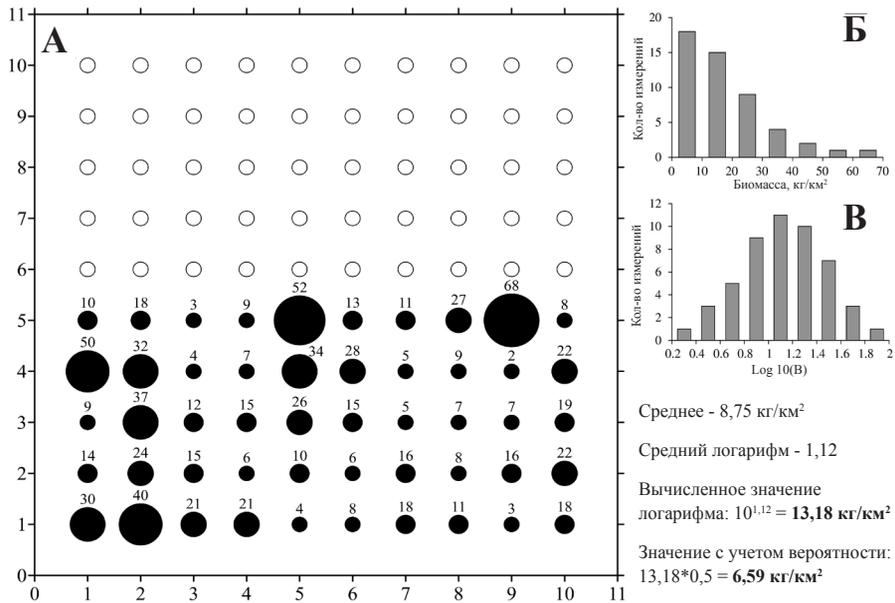


Рис. 3. Абстрактный пример расчета средней величины биомассы для условной акватории: **А** — схема гипотетических тралений (всего 100 шт., результативных — 50 шт.); **Б** — распределение значений обилия по результативным тралениям (кг/км²); **В** — распределение десятичного логарифма обилия

Fig. 3. Figural example of mean biomass calculating for a nominal area: **A** — scheme of hypothetical survey (100 trawl stations, 50 trawls with non-zero catch); **B** — species abundance distribution on the data of non-zero catches (kg/km²); **V** — decimal logarithms of the abundance

Такой подход к осреднению величин обилия особенно актуален для видов, которые встречаются в верхней эпипелагиали открытых вод нерегулярно. Их уловы могут быть как сверхвысокими, так и низкими. К таким видам можно отнести сельдь, минтая, северного одноперого терпуга. Например, во второй декаде июня в пришельфовых областях Командорской котловины в уловах встречается сельдь, ее уловы варьируют от 4 до 5000 кг/км², при простом усреднении без логарифмического преобразования ее обилие составляет 900 кг/км², в этом случае она является доминирующим видом. При вычислении средней из логарифмированного ряда с учетом поправки на встречаемость обилие составляет величину 330 кг/км², и сельдь уже не является доминантом, но находится среди наиболее обильных видов.

Подобная проблема оценки траловых уловов различными способами была затронута в публикации И.В. Волвенко (1998). Таким образом, представленный подход к осреднению величин обилия позволяет избежать значительных искажений в оценке соотношения видов.

Для оценки видового разнообразия был рассчитан индекс полидоминантности Вильямса, который по своей сути представляет величину, обратно пропорциональную индексу Симпсона (Шитиков, Розенберг, 2005):

$$D^{-1} = \frac{1}{D} = \sum_{i=1} 1/p_i^2,$$

где D — индекс полидоминантности; p_i — доля особей i -го вида.

Данный индекс чувствителен к количеству обильных видов и его экологический смысл заключается в оценке количества видов, которые доминируют в данном сообществе (Мэгарран, 1992). Чем больше величина индекса, тем более сообщество полидоминантно и его видовая структура выравнена.

Результаты и их обсуждение

Среднегодовалая структура нектона

Чтобы дать общее представление о составе и структуре нектона в западной части Берингова моря, была построена диаграмма соотношения биомасс основных видов в среднегодовом аспекте (рис. 4). Общая биомасса нектона на всей исследованной акватории составляет 834,6 кг/км², в Алеутской котловине — 1153,2, в Командорской котловине — 614,2, в наваринском районе — 889,9 кг/км². Во всех трех районах доминирует по биомассе кета *O. keta*, на ее долю приходится 63,8 % всей биомассы нектона. Значительная часть биомассы приходится на северного кальмара *B. borealis* — 9,5 %, нерку *O. nerka* — 9,3, горбушу *O. gorbuscha* — 5,4, чавычу *O. tshawytscha* — 3,0 %. Также заметны минтай *T. chalcogramma* — 1,5 %, камчатский гонатус *Gonatus kamtschaticus* — 1,4, тихоокеанская сельдь *C. pallasii* — 1,0 %. Эти виды составляют «ядро» нектонного сообщества. Под этим термином в данном случае понимается соотношение «ключевых видов» по биомассе, в совокупности составляющих 90 % и более суммарной биомассы рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали. «Ключевые» — это те виды, на долю которых приходится не менее 1 % биомассы.

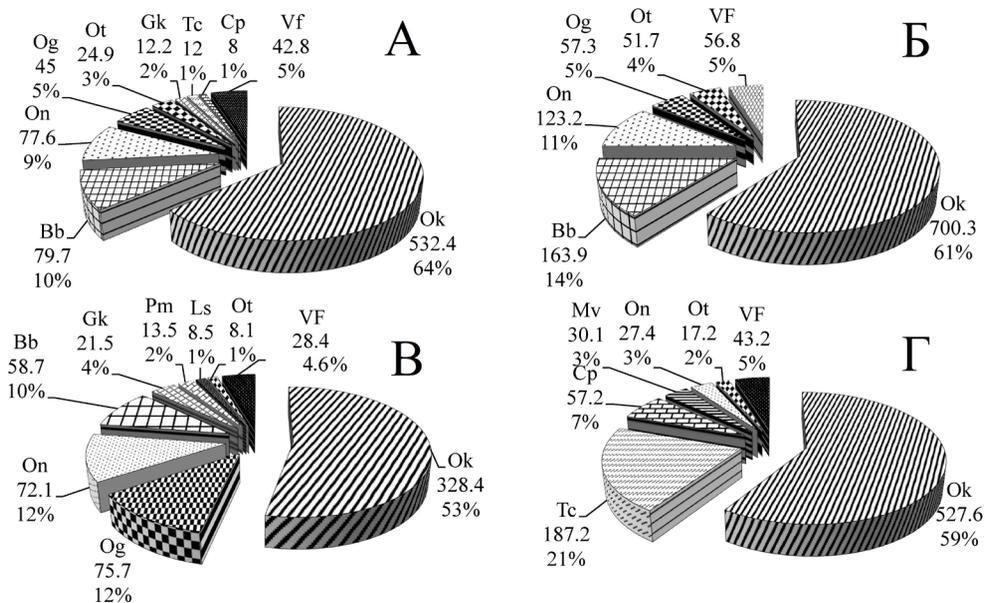


Рис. 4. Среднегодовая видовая структура нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря: А — вся акватория; Б — Алеутская котловина; В — Командорская котловина; Г — наваринский район; Ok — *O. keta*, Bb — *B. borealis*, On — *O. nerka*, Og — *O. gorbuscha*, Ot — *O. tshawytscha*, Ls — *L. schmidti*, Gk — *G. kamtschaticus*, Pm — *P. monopterygius*, Cp — *C. pallasii*, Tc — *T. chalcogramma*, VF — остальные виды

Fig. 4. Mean ranks of nekton species in the western Bering Sea by their biomass in the upper epipelagic layer: А — entire area; Б — Aleutian Basin; В — Commander Basin; Г — shelf area at Cape Navarin; Ok — *O. keta*, Bb — *B. borealis*, On — *O. nerka*, Og — *O. gorbuscha*, Ot — *O. tshawytscha*, Ls — *L. schmidti*, Gk — *G. kamtschaticus*, Pm — *P. monopterygius*, Cp — *C. pallasii*, Tc — *T. chalcogramma*, VF — other species

Отдельно по районам по осредненным данным выделяются региональные особенности структуры ядра сообщества. В Командорской котловине в большей степени, чем в других районах, представлена горбуша, на ее долю приходится 12,3 % биомассы. Это связано с тем, что через этот район в процессе анадромных и катадромных миграций проходит большая часть восточнокамчатских стад горбуши (Темных, Куренкова, 2007; Шунтов, Темных, 2011; Бугаев, 2015), а также с меньшей концентрацией здесь кеты по сравнению с Алеутской котловиной и наваринским районом (Заволокина, Заволокин, 2007; Хен, Заволокин, 2015). Помимо горбуши, в данном районе больше, чем в других

районах, заметны камчатский гонатус, северный одноперый терпуг и серебрянка *Leuroglossus schmidti*, их доли составляют соответственно 3,5, 2,2, 1,4 %, в других районах они не входят в состав ядра сообщества.

В Алеутской котловине видовая структура в целом сходна с таковой для всей акватории прежде всего в силу того, что в этом районе обилие нектона максимально. Из особенностей можно выделить большую долю в нектоне северного кальмара (14,2 %) и чавычи (4,5 %). Концентрации горбуши незначительно уступают концентрации в Командорской котловине, однако ее доля составляет всего 5 %.

В наваринском районе, где глубины не превышают 200 м, помимо доминирующей кеты (59,3 %), в верхней эпипелагиали в значительных концентрациях встречаются представители донной и надшельфовой фауны: минтай (21,0 %), тихоокеанская сельдь (6,4 %) и мойва *Mallotus villosus* (3,4 %). Вследствие этого ядро сообщества здесь значительно отличается от ядер сообществ глубоководных котловин.

Таким образом, осредненная межгодовая величина обилия нектона в верхней эпипелагиали максимальна в Алеутской котловине. Она практически в два раза превышает концентрацию нектона в сопредельной глубоководной Командорской котловине. Биомасса кеты здесь выше в 2,0 раза, северного кальмара — в 3,0, нерки — в 1,8, чавычи — в 6,0 раза, при этом биомасса горбуши ниже примерно в 1,5 раза. В наваринском районе концентрация нектона также выше, чем в Командорской котловине. Состав ядра нектона наиболее разнообразен в Командорской котловине — 8 видов, в наваринском районе — 6 видов, в Алеутской котловине — 5 видов, т.е. находится в обратной зависимости от концентрации нектона.

Сезонная динамика обилия нектона

Анализ сезонных изменений охватывает период от первой декады июня до третьей декады октября. Таким образом, тралениями был охвачен лишь летне-осенний период, но он характеризуется наибольшей активизацией в распределении нектона в западной части Берингова моря. Известно, что лето и осень являются периодами максимальной концентрации нектона в рассматриваемом районе в результате транзитных, нагульных, анадромных, катадромных и пассивных миграций (вследствие биологических особенностей годовых и онтогенетических циклов, а также сезонных изменений гидродинамического режима) различных видов нектона (Радченко, 1994). На долю этих видов приходится подавляющая часть биомассы всего нектона. Биомасса голоэпипелагических видов (постоянно обитающих в эпипелагиали) незначительна (Ильинский, Радченко, 1992; Глебов и др., 2010а, б). В целом начало сезонных перестроек в сообществе начинается в апреле, а заканчивается в ноябре-декабре. Основная часть ихтиомассы зимой сконцентрирована вблизи материкового склона и на внешнем шельфе. Плотность распределения рыб вплоть до мая — начала июня в открытых водах составляет менее 0,3 т/км² (Радченко, 1994). Таким образом, охваченный исследованиями период отражает основные тенденции сезонных изменений в составе и структуре нектона.

Полученные нами данные похожи на описанные выше. На рис. 5 представлены диаграммы сезонного изменения общей биомассы нектона и основных доминирующих видов. По ним как для всего нектона, так и для отдельных массовых видов четко прослеживаются периоды увеличения концентрации до середины лета с последующим снижением. Общая биомасса нектона изменяется от минимальных значений в первой декаде июня, составляя около 100 кг/км², до максимума ко второй декаде августа — около 2900 кг/км². В дальнейшем обилие снижается и концу третьей декады октября составляет около 180 кг/км².

Такая динамика преимущественно обусловлена сезонным изменением обилия анадромных видов, а именно тихоокеанских лососей. У трех видов (кета, нерка, чавыча) динамика биомассы имеет схожие черты с общей динамикой нектона — минимумы в начале и конце исследуемого периода и максимум биомассы во второй декаде августа. Биомасса этих видов по периодам начало июня — вторая декада августа — конец ок-

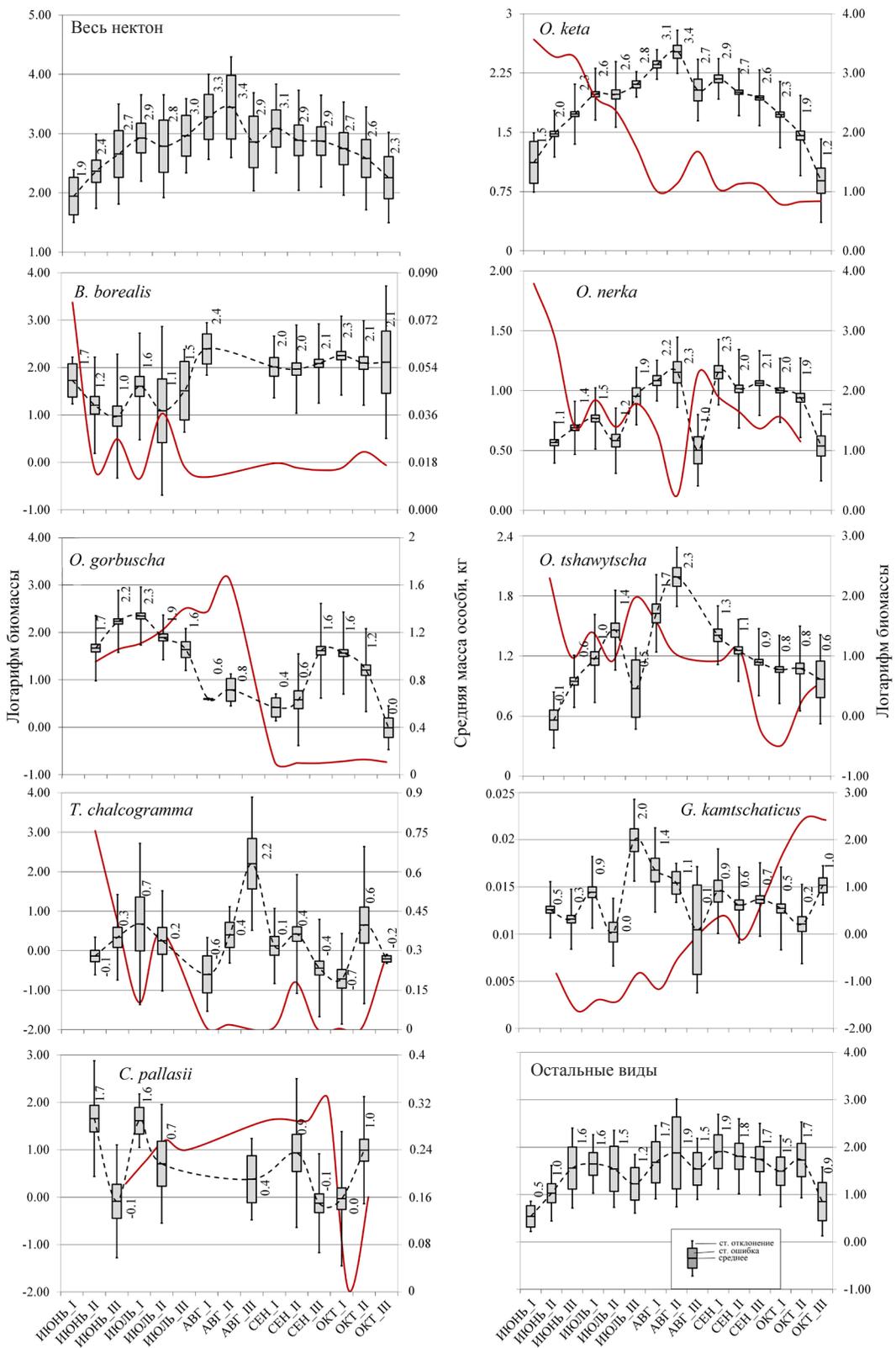


Рис. 5. Сезонная динамика общей биомассы нектона и отдельных доминирующих видов в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Линия — средняя масса особи
 Fig. 5. Seasonal dynamics in total nekton biomass and biomass of the main species in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea. Line indicates mean individual weights

тября изменяется следующим образом: кета — 30–2300–15 кг/км², нерка — 3–203–12, чавыча — 1–207–4 кг/км². У этих трёх видов за летне-осенний период средняя масса особи изменяется в сторону уменьшения. Это объясняется постепенной и эшелонированной по возрастам сменой половозрелых особей, уходящих на нерест, нагульной молодью младших возрастов и сеголетками, это особенно видно по кете. С приведенными периодами пиковых биомасс в общем согласуются данные А.В. Бугаева (2015) по дрейфтерным уловам указанных видов в Командорской котловине. Пиковые значения уловов кеты и нерки приходятся на III декаду июля и I декаду августа, по чавыче пиковые значения отсутствуют, так как уловы данного вида сравнительно невелики и не имеют выраженной сезонной динамики.

Другой массовый вид — горбуша — в отличие от остальных тихоокеанских лососей имеет два пика обилия. Первый, больший, наблюдается в первой декаде июля во время анадромных миграций, биомасса достигает 220 кг/км². Второй пик биомассы горбуши — около 40 кг/км² — наблюдается на протяжении III декады сентября — I декады октября. Этот период сопровождается массовым распределением сеголеток и дальнейшей их откочевкой в океан. В отношении численности наблюдается обратная картина: в I декаде июля наблюдается малый пик — 190 экз./км², в III декаде сентября — большой пик, 400–450 экз./км².

У других видов, входящих в доминирующую группу, сезонная динамика биомассы фиксируется не так четко, как у лососей. Это, скорее всего, связано с тем, что эти виды не имеют жесткой приуроченности к биотопу верхней эпипелагиали глубоководных участков моря. Концентрации северного и камчатского кальмаров (а также всех других кальмаров и мезопелагических видов рыб) наблюдаются и в нижней эпипелагиали, и в мезопелагиали, т.е. в слое 0–50 м присутствует только часть всей совокупности мигрирующих видов и только в темное время суток (Несис, 1985; Watanabe et al., 1999).

Наиболее массовый вид среди головоногих — северный кальмар. Его обилие флюктуирует в течение раннелетнего периода (вероятно, в силу меньшего количества ночных тралений). Несмотря на это, заметно различие биомассы в раннелетний (I декада июня — III декада июля) и летне-осенний периоды (начало августа — конец октября). В раннелетний период биомасса северного кальмара устанавливается на уровне 25 кг/км², в летне-осенний она возрастает до 125 кг/км². Как уже отмечено выше, данный вид является активным вертикальным мигрантом (Watanabe et al., 2006), поэтому при тралениях в верхнем 50-метровом слое учитывается лишь часть всего обилия этого вида. В начале лета продолжительность тёмного времени значительно меньше, чем осенью, и низкие биомассы в летний период отчасти связаны со слабым проникновением этого вида в верхние слои воды. Судя по показателям средней массы особей, в летний период встречаются как взрослые особи, так и молодь, а если судить по колебаниям этого показателя, в летне-осенний период, когда биомасса северного кальмара находится примерно на одном уровне, встречается в основном молодь со средней массой около 18 г.

Динамика биомассы камчатского кальмара также испытывает колебания. В раннелетний период (июнь — II декада июля) биомасса этого вида находится на уровне 2–3 кг/км², ее слагает, судя по средней массе особи, полупассивно переносимая молодь. К III декаде июля биомасса камчатского кальмара испытывает скачок до 100 кг/км² за счет появления в уловах более крупных особей. В дальнейшем, как видно на графике (рис. 5), биомасса постепенно снижается до уровня 5 кг/км² на фоне увеличивающейся средней массы тела. В отличие от северного кальмара камчатский не совершает активных вертикальных миграций, а даже наоборот: его дневные концентрации в эпипелагиали выше, чем ночные (Nesis, Nikitina, 1995; Nesis, 1997). Средняя масса тела от раннелетнего периода к концу осени возрастает от 5 до 23 г, что, вероятно, связано с ростом молоди. Таким образом, в раннелетний период молодь камчатского кальмара выносятся с нерестилищ в глубоководные котловины, достигая максимума биомассы в конце июля. В дальнейшем наблюдается снижение биомассы в верхних слоях за счет активного потребления хищниками (Радченко, 1992), а также онтогенетических миграций подросшей молоди в более глубокие слои (Roper, Young, 1975; Bower, Takagi, 2004; Katugin, Zuev, 2007).

В сезонной динамике минтая и сельди в верхней эпипелагиали нельзя проследить отчетливых тенденций, вследствие того что эти виды встречаются в уловах эпизодически. Минтай в сверхвысоких концентрациях облавливался в эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в 1980-е гг. (Шунтов и др., 1993), в 1990-е гг. он перестал массово выходить в глубоководные районы и значительной роли в настоящее время в этих районах не играет. Тем не менее в наваринском районе запасы минтая значительны (100–500 тыс. т): здесь и на юге Анадырского залива сосредоточен его основной российский промысел (Борец и др., 2002; Степаненко, Грицай, 2016), но в верхний слой вод он поднимается эпизодически. В летний и осенний периоды в глубоководных районах минтай встречался как единичными крупными особями, так и скоплениями сеголеток. Сельдь в летний период иногда встречалась в значительных концентрациях вблизи свала глубин в глубоководных котловинах и в наваринском районе. В пересчете на всю площадь акватории плотность сельди летом достигает 40–50 кг/км², а в осенний период ее концентрация снижается до 5–10 кг/км².

Остальные, не столь массовые виды в совокупности повторяют динамику всего nekтона: низкие значения обилия в начале и конце рассматриваемого периода — около 8–10 кг/км², максимальные значения во II декаде августа — до 120 кг/км².

Сезонные изменения видовой структуры и разнообразия nekтона

Рассматривая динамику видовой структуры (рис. 6), можно увидеть, что на протяжении практически всего периода наблюдений кета вносит основной вклад в биомассу nekтона во всех трех рассматриваемых районах. Пик ее доминирования приходится на август, когда нагуливающаяся и преднерестовая кета практически полностью осваивает акваторию западной части Берингова моря (Шунтов, Темных, 2011), достигая в глубоководных котловинах 75 % общей биомассы, а в наваринском районе — 85 %.

Период с середины июня по середину июля характеризуется высокой долей горбуши в nekтоне. В Алеутской котловине и наваринском районе она занимает второе место по обилию, составляя до 30 % биомассы. В Командорской котловине её доля еще выше, а в разгар преданадромной миграции (третья декада июня) она доминирует по биомассе.

На протяжении рассматриваемого периода некоторые виды встречаются «вспышками», что может быть как случайным событием в период съемки, так и закономерным. Так, в Командорской котловине во II декаде июня сравнительно обильно бывает представлена сельдь: она облавливается в районе свала глубин карагинско-олюторского района в I декаде июля.

С сентября по конец октября в nekтоне происходят постепенные изменения в сторону уменьшения доли кеты и увеличения других видов. Отчетливо это проявляется на примере глубоководных районов. В Командорской котловине доли нерки и северного кальмара поступательно увеличиваются, находясь при этом в почти равных соотношениях. В первой декаде сентября на их доли приходится по 5–8 % биомассы, ко второй декаде октября — по 30 %. Также в этом районе значительна (около 10 %) доля сеголеток горбуши, которые активно осваивают эту часть моря с III декады сентября по II декаду октября, а затем мигрируют в океан (Шунтов, Темных, 2008). В Алеутской котловине доля нерки достигает своего максимума в 20–25 % и остается на нем в течение сентября — II декады октября. Северный кальмар в Алеутской котловине с I декады октября доминирует по биомассе, составляя около 90 % вследствие того, что лососи к этому времени уходят из этого района.

В наваринском районе из-за малого количества данных четкая динамика не прослеживается, однако аналогично с другими районами доля кеты бывает максимальной в середине августа, затем она снижается, а во второй декаде октября лососи практически отсутствуют в верхней эпипелагиали. Учитывая, что данный район — внешний шельф с глубинами не более 200 м, в ядре сообщества значительна доля видов, массово встречающихся в толще воды и у дна, — минтай, сельдь, мойва.

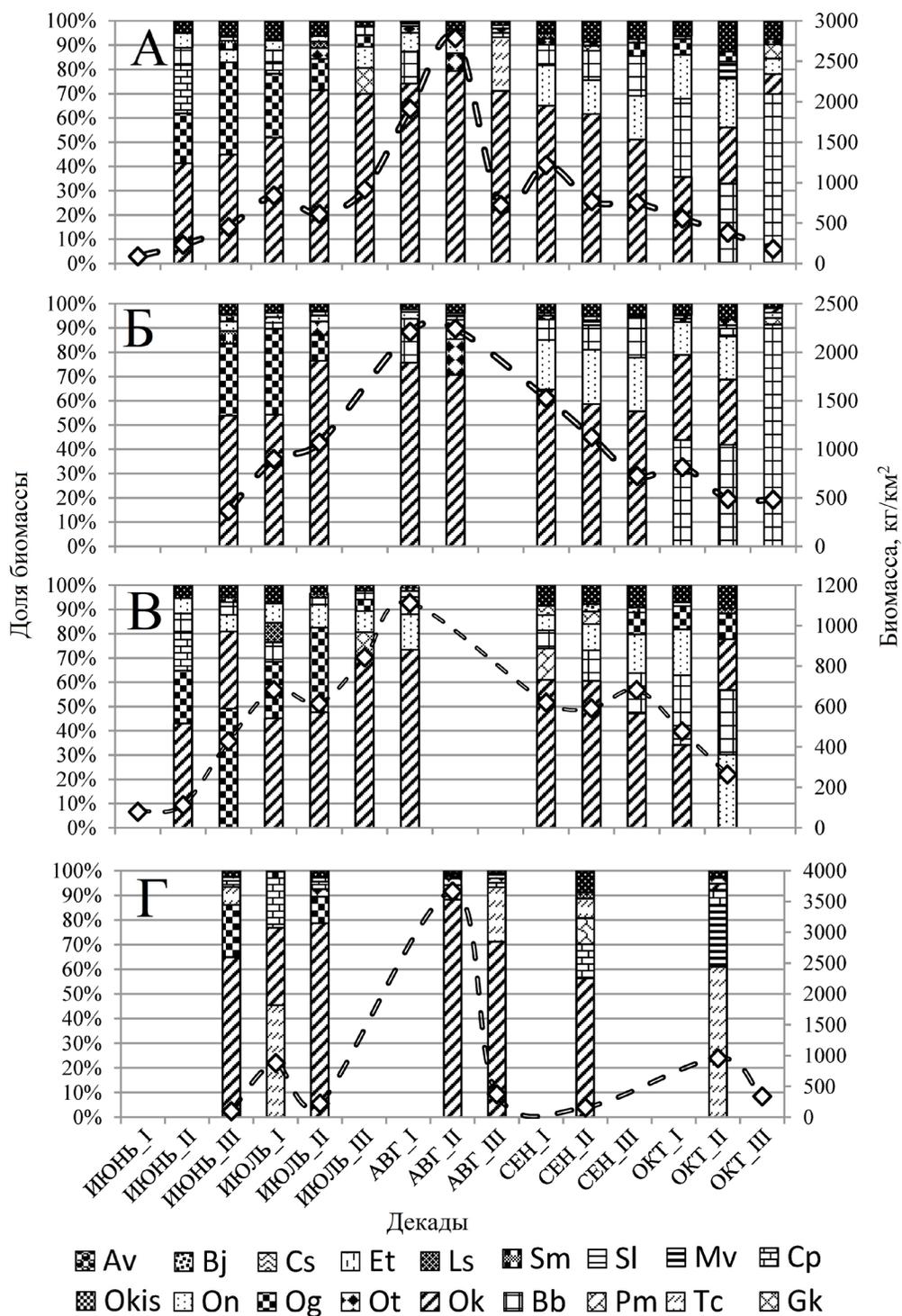


Рис. 6. Сезонная динамика видовой структуры nektona: **А** — вся акватория; **Б** — Алеутская котловина; **В** — Командорская котловина; **Г** — наваринский район. Пунктирной линией показана тотальная биомасса nektona: *Okis* — *O. kisutch*, *Sm* — *S. malma*, *Av* — *A. ventricosus*, *Sl* — *S. leucopsarus*, *Pm* — *P. monopterygius*, *Cs* — *C. saira*, *Bj* — *B. japonica*, *Mv* — *M. villosus*, *Et* — *E. tridentatus*, другие — как на рис. 4

Fig. 6. Seasonal dynamics in species structure of nekton by biomass: **A** — entire western Bering Sea; **Б** — Aleutian Basin; **В** — Commander Basin; **Г** — shelf area at Cape Navarin. The dashed curve shows variations in the total nekton biomass. *Okis* — *O. kisutch*, *Sm* — *S. malma*, *Av* — *A. ventricosus*, *Sl* — *S. leucopsarus*, *Pm* — *P. monopterygius*, *Cs* — *C. saira*, *Bj* — *B. japonica*, *Mv* — *M. villosus*, *Et* — *E. tridentatus*, other species as for Fig. 4

Видовое разнообразие хорошо отображает сезонное изменение индекса полидоминантности (рис. 7). Этот параметр как в целом по всей акватории, так и отдельно по районам имеет выраженную динамику. На графиках выделяются два пика в раннелетний (июнь — середина июля) и осенний (конец сентября — середина октября) периоды. Летом значения индекса достигают 3,5–4,0. В середине лета (август — середина сентября) график «просаживается» до значений 1,5–2,0. С I декады сентября и по II декаду октября значения индекса поступательно увеличиваются и достигают пика во II декаде октября — 4,6. Эти изменения индекса напрямую согласуются с изменением видовой структуры. Отдельно по районам динамика индекса схожа, однако в целом степень видowego разнообразия в Командорской котловине ($3,03 \pm 0,85$) выше, чем в Алеутской котловине ($2,40 \pm 0,67$) и наваринском районе ($2,35 \pm 0,68$).

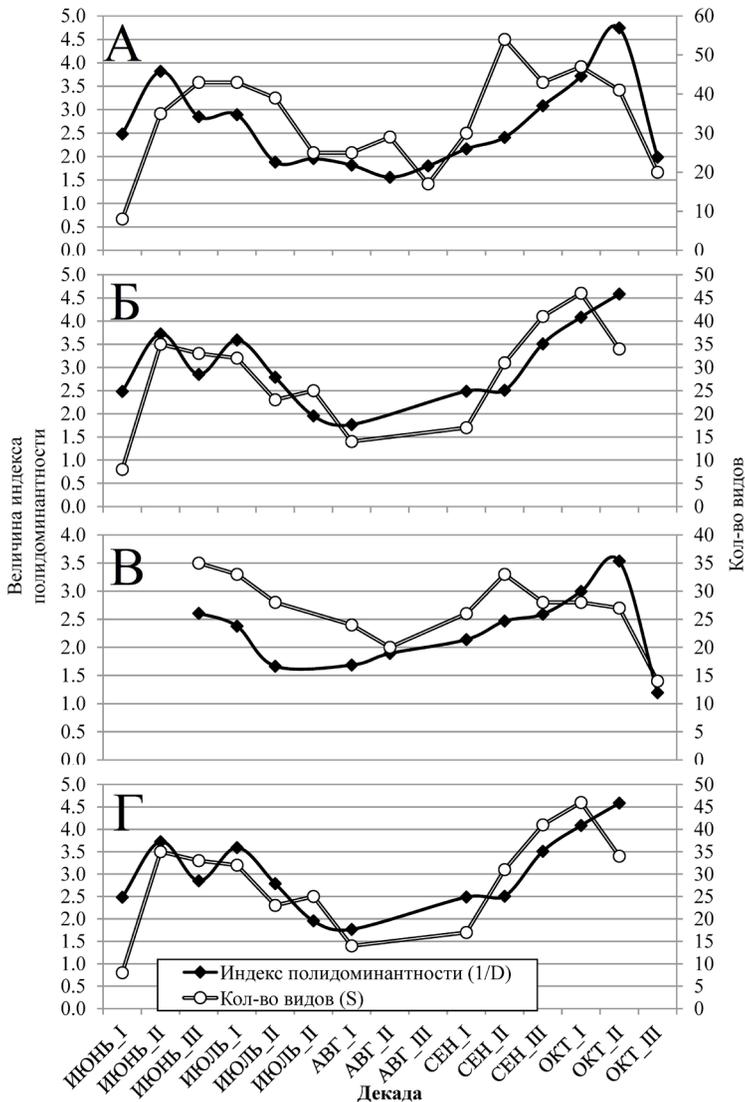


Рис. 7. Сезонная динамика видового разнообразия нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря: А — вся акватория; Б — Командорская котловина; В — Алеутская котловина; Г — наваринский район

Fig. 7. Seasonal dynamics of species diversity for nekton in the upper epipelagic layer: А — entire western Bering Sea; Б — Commander Basin; В — Aleutian Basin; Г — shelf area at Cape Navarin

Таким образом, в динамике видовой структуры, которая в свою очередь определяет видовое разнообразие и степень доминирования, можно выделить три периода. Эти периоды различаются значениями общей биомассы нектона и характером состава и

соотношения доминирующей группы видов, несмотря на доминирование кеты почти на протяжении всего летне-осеннего периода.

Первый период охватывает промежуток времени с I декады июня по II декаду июля, его можно обозначить как *раннелетний*. В это время нектонное сообщество характеризуется высокой долей горбуши, в Командорской котловине в период пика миграции она даже доминирует по биомассе. Ядро сообщества в сравнительно небольших долях составляют также нерка, северный кальмар, сельдь, мальма, серебрянка.

Второй период — *летний* — с III декады июля по II декаду сентября. В этот период биомасса нектона достигает пиковых значений. Основной вклад в это увеличение вносит биомасса кеты, которая в это время характеризуется максимальной степенью доминирования ($> 70\%$). Также в этот период увеличивается доля нерки — до 10% биомассы. Видовое разнообразие в это время минимально (рис. 7).

Третий период — III декада сентября — октябрь — *осенний*. В начале периода доля кеты снижается до $50\text{--}60\%$ на фоне роста обилия нерки и северного кальмара, видовое разнообразие увеличивается. В дальнейшем между кетой, неркой и северным кальмаром доли распределяются примерно поровну, видовая структура наиболее выравнена. К концу октября на фоне начала зимовальных миграций лососей в океан доминирующие позиции занимает северный кальмар (Старовойтов, 2003; Глебов, 2007а–в).

На базе выделенных периодов были построены карты пространственного распределения общей биомассы нектона (рис. 8). Каждый район подразделен на несколько зон, для которых рассчитаны диаграммы видовой структуры в данный период.

В *раннелетний* период наблюдается активная миграция тихоокеанских лососей и других нектонов в акваторию западной части Берингова моря, что выражено градиентом биомассы в сторону увеличения от берега к мористой части. Максимальные концентрации (более 1000 кг/км^2) наблюдаются в юго-восточных частях Командорской и Алеутской котловин. Эти очаги указывают на то, что миграция проходит как из восточной части моря, так и со стороны Тихого океана, при этом довольно широким фронтом.

В видовой структуре практически повсеместно доминирует кета, при этом ее доля в нектоне увеличивается при продвижении на северо-восток. Исключение составила акватория центральной части Командорской и южной части Алеутской котловин, где горбуша являлась самым массовым видом или равным по обилию кете. В районе мыса Олюторского в этот период в верхней эпипелагиали облавливается сельдь, которая частично из шельфовых областей выходит в присваловые районы. Среди других видов можно выделить северного кальмара, повышенные концентрации которого встречаются вдоль мористых границ районов, нерку в центральной и южной частях Командорской котловины, чавычу и мальму в северо-восточной части Алеутской котловины, а также минтая в восточной части наваринского района.

Далее, в *летний* период, общая биомасса нектона достигает максимальных значений, особенно они велики в Алеутской котловине ($2,0\text{--}2,5\text{ т/км}^2$). К этому периоду преданадромные миграции горбуши уже завершаются, а в районе Карагинского и Олюторского заливов начинают массово встречаться сеголетки горбуши, но это характерно для второй половины представленного периода (сентябрь). Миграция нагульной кеты и нерки находится в самом разгаре, когда в акваторию западной части Берингова моря заходят особи всех возрастов (Заволокина, Заволокин, 2007; Шунтов, Темных, 2011). В Командорской котловине и наваринском районе концентрация нектона также возрастает. Для глубоководной части наблюдается градиент биомассы в сторону ее роста в северо-восточном направлении. В этот период, вероятно, основная миграция нектонов в рассматриваемый район проходит северным путем, т.е. не напрямую из Тихого океана через прол. Ближний, а из восточной части моря.

Несмотря на то что кета продолжает оставаться доминирующим видом в нектоне (она даже увеличивает свою долю до $60\text{--}70\%$), в целом видовая структура нектона в разных частях рассматриваемой акватории различна. Помимо кеты, свою долю увеличивает и нерка, в Алеутской котловине и северной части Командорской котловины она является вторым по биомассе видом ($20\text{--}40\%$).

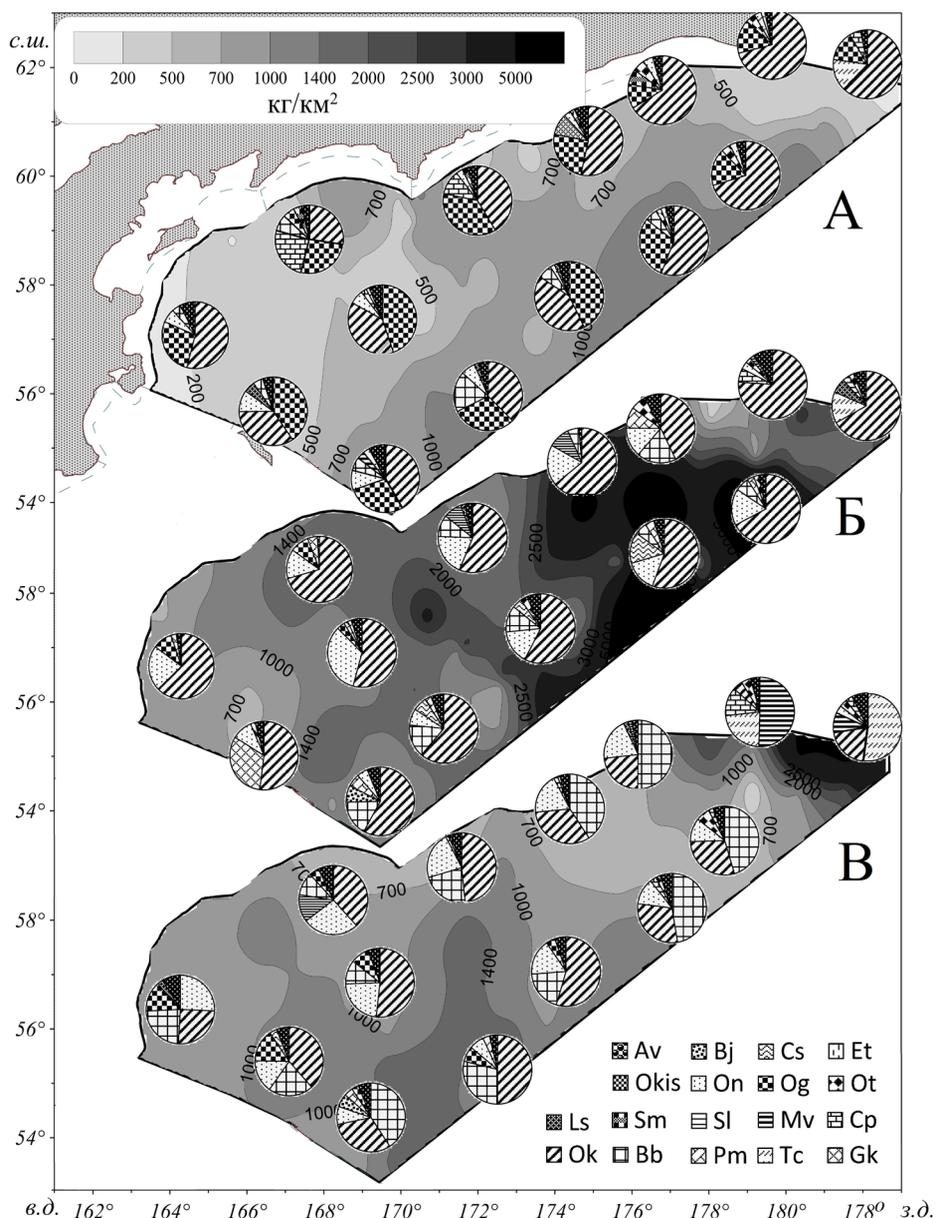


Рис. 8. Пространственное распределение биомассы нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря: А — раннелетний период; Б — летний период; В — осенний период. Круговыми диаграммами показаны соотношения биомасс видов, составляющих ядро нектонного сообщества в данной части акватории. Условные обозначения как на рис. 4 и 5

Fig. 8. Spatial distribution of nekton total biomass in the upper epipelagic layer in the western Bering Sea, by seasons: А — early summer; Б — summer; В — autumn. Pie charts show the rank structure of key species, by areas. Legend is the same as for Figs. 4 and 5

Здесь же, в юго-восточной части Командорской котловины, а также в Алеутской котловине до 15 % биомассы приходится на долю северного кальмара. В присваловых областях корякского шельфа отмечаются повышенные уловы светлоперого стенобраха (*Stenobrachius leucopsarus*) и северного одноперого терпуга, а в наваринском районе — серебрянки. Увеличение доли северного кальмара и других мезопелагических видов связано, вероятно, с увеличением количества ночных часов. Тем не менее, почему концентрации стенобраха локализуются вдоль свала глубин у корякского шельфа, не ясно, возможно, это связано с мощными апвеллингами в районе свала корякского

шельфа. Серебрянка, встречающаяся в наваринском районе, скорее всего, выносится в этот район с меандрами Центрально-Беринговоморского течения.

По мористым перифериям глубоководных районов при благоприятных океанологических условиях отмечаются заходы южных мигрантов: морской лещ *Brama japonica*, сайра *Cololabis saira*, колючая акула *Squalus suckley*, японский анчоус *Engraulis japonicus*, тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* и крючконосный кальмар *Onychoteuthis borealijaponica* (Глебов и др., 2010а, б). Среди указанных видов существенную долю составляют только сайра и морской лещ. Согласно литературным данным, их миграции проходят как из восточной части моря, так и через прол. Ближний. Основные концентрации субтропических мигрантов наблюдаются с тихоокеанской стороны к югу от Командорских и Алеутских островов. Миграции сайры и морского леща предположительно проходят с Алеутским течением из северо-восточной части Тихого океана, куда они перемещаются с переносом Западного Субарктического круговорота, а также с прямым подтоком вод с юга в район прол. Ближнего (Савиных, 1994; Байталюк, Давыдова, 2002; Глебов и др., 2010а, б).

В осенний период нектон перераспределяется в юго-восточном направлении. Основные концентрации биомассы расположены в южной части Командорской котловины. В акватории Алеутской котловины концентрации нектона становятся разреженными, уровень обилия — примерно равным таковому в раннелетний период в Командорской котловине. В наваринском районе, тем не менее, обилие нектона остается на высоком уровне из-за проникновения в верхнюю эпипелагиаль минтая, мойвы и сельди, которые в предыдущие периоды встречались в меньших количествах.

Видовая структура в осенний период наиболее выравнена и, соответственно, видовое разнообразие максимально (см. рис. 7). В Алеутской котловине доминирующие позиции занимает северный кальмар (40–50 %), доля лососей, в частности кеты и нерки, еще значительна, но такая ситуация свидетельствует о начале откочевки лососей в южные акватории Берингова моря. В тех областях, где биомасса нектона максимальна (1000 кг/км² и более), доминирующее значение в биомассе нектона сохраняет кета.

В этот период происходит активная миграция в океан тихоокеанских лососей, в том числе сеголеток. Горбуша на всей акватории представлена только сеголетками. Среди кеты, нерки и чавычи доля сеголеток по биомассе невелика. Максимальные концентрации сеголеток наблюдаются в западной части Командорской котловины, а именно в районе свала карагинско-оллюторского района. По биомассе доля сеголеток кеты достигает 8 %, по численности — 50 %, у нерки эти показатели соответственно 4 и 25 %. К востоку от Командорских островов доля сеголеток кеты составляет 1,0 % по биомассе, 10,0 % по численности, нерки — 0,5 % по биомассе, 4,0 % по численности. В остальных районах доля сеголеток обоих видов не превышает 0,5 % по биомассе и 5,0 % по численности.

Сеголетки тихоокеанских лососей мигрируют позже особей всех остальных размерно-возрастных групп. Вследствие этого сеголетки в конце сентября — середине октября в основной массе еще локализованы в районе свала глубин карагинско-оллюторского района, но при этом миграционные потоки уже просматриваются. Судя по пространственному распределению средних размеров в эти периоды (Шунтов, Темных, 2008), они мигрируют сначала в центральную часть Берингова моря, а затем в Тихий океан. Неполовозрелые особи старших возрастов к этому времени уже активно уходят в океаническую часть (Шунтов и др., 2007; Шунтов, Темных, 2011).

Заключение

Биотоп верхней эпипелагиали западной части Берингова моря — это важный транзитный регион для нагула многих массовых видов нектона. Нагульные миграции, особенно в пиковые периоды, у многих видов и даже отдельных размерно-возрастных групп одного вида проходят несинхронно, из-за этого в видовой структуре наблюдается четко выраженная сезонность.

Общая биомасса нектона имеет выраженную динамику, максимальные концентрации ($> 2700 \text{ кг/км}^2$) за рассматриваемый период наблюдались в первой-второй декадах августа, а в начале июня и конце октября они минимальны ($100\text{--}200 \text{ кг/км}^2$). Основной вклад в такой характер изменения общей биомассы вносили несколько наиболее массовых видов (кета, горбуша, северный кальмар, нерка, чавыча, камчатский кальмар, а также минтай, тихоокеанская сельдь и мойва — в пришельфовых районах). При этом динамика суммарной биомассы низкообильных видов повторяет динамику всего нектона в целом.

В динамике видовой структуры выделяются три периода — раннелетний, летний и осенний. Каждый из этих периодов характеризуется особенностями видовой структуры. В раннелетний период видовой структура в основном имеет бидоминантный характер (доминирование кеты и горбуши), в летний период, особенно в августе, видовая структура преимущественно монодоминантная, в осенний период нектон приобретает полидоминантную структуру.

В пространственном отношении в раннелетний период западная часть Берингова моря активно осваивается различными видами нектона, миграция проходит широким фронтом как с восточной и центральной частей моря, так и со стороны Тихого океана. К середине лета — началу осени акватория максимально осваивается нектоном, наибольшие концентрации характерны для Алеутской котловины. В осенний период наблюдается обратная миграция нектона в юго-восточном направлении через Командорскую котловину, в которой в этот период биомасса нектона выше, чем в Алеутской. Наваринский район отличается от глубоководных котловин, так как здесь заметную роль играют представители донной и надшельфовой фауны.

Список литературы

- Байталюк А.А., Давыдова С.В.** Распределение и пассивные миграции сайры северной части Тихого океана // Вопр. рыб-ва. — 2002. — Т. 3, № 11. — С. 402–420.
- Басюк Е.О., Хен Г.В., Ванин Н.С.** Изменчивость океанологических условий Берингова моря в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 290–311.
- Борец Л.А., Степаненко М.А., Николаев А.В., Грицай Е.В.** Состояние запасов минтая в наваринском районе Берингова моря и причины, определяющие эффективность его промысла // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С.1001–1014.
- Бугаев А.В.** Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Часть 2 — нерка *Oncorhynchus nerka* // Изв. ТИНРО. — 2007а. — Т. 151. — С. 153–187.
- Бугаев А.В.** Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Часть 3 — чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* // Изв. ТИНРО. — 2007б. — Т. 151. — С. 188–205.
- Бугаев А.В.** Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2015. — 416 с.
- Бугаев А.В., Заволокина Е.А., Заварина Л.О. и др.** Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Часть 1 — кета *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 115–152.
- Волвенко И.В.** Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.
- Волвенко И.В.** Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «НРАФС» (экспедиция BASIS). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 151–171.
- Волков А.Ф.** Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам работ международных экспедиций BASIS-1 и 2) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 250–271.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А.** Характеристика планктонного сообщества Берингова моря и некоторых районов северной части Тихого океана в период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 338–364.
- Гаврилов Г.М., Глебов И.И.** Состав и структура нектонного сообщества и макропланктона в западной части Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1015–1026.

Глебов И.И. Распределение и миграции нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007а. — Т. 151. — С. 61–74.

Глебов И.И. Распределение и миграции кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007б. — Т. 151. — С. 75–82.

Глебов И.И. Распределение и миграции чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007в. — Т. 151. — С. 83–95.

Глебов И.И., Савиных В.Ф., Байталюк А.А. Субтропические мигранты в юго-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2010а. — Т. 50, № 4. — С. 480–494.

Глебов И.И., Хоружий А.А., Матвеев В.И. Особенности состава нектонного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в раннелетний период // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 162. — С. 61–76.

Глебов И.И., Свиридов В.В., Очеретянный М.А. и др. Характеристика нектонных и планктонных сообществ в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря и океанических вод Камчатки летом 2003 г. // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 43–60.

Дулупова Е.П. Динамика продукционных показателей зоопланктона как основы кормовой базы нектона в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 236–249.

Заволокин А.В. Сравнительная характеристика пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) в Беринговом море в 2002–2006 гг. // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 2. — С. 218–230.

Заволокина Е.А., Заволокин А.В. Распределение, динамика обилия, возрастной и размерный состав кеты в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 35–60.

Иванов О.А., Суханов В.В. Структура нектонных сообществ прикурильских вод : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 154 с.

Ильинский Е.Н., Радченко В.И. Распределение и миграции рыбы-лягушки в Беринговом море // Биол. моря. — 1992. — № 3–4. — С. 19–25.

Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009 / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 479 с.

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

Найденко С.В. Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 214–239.

Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.

Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция : моногр. — М. : Наука, 1985. — 286 с.

Радченко В.И. Роль кальмаров в экосистеме пелагиали Берингова моря // Океанол. — 1992. — Т. 32, вып. 6. — С. 1093–1101.

Радченко В.И. Состав, структура и динамика нектонных сообществ эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1994. — 24 с.

Савиных В.Ф. Миграции японского морского леща // Биол. моря. — 1994. — № 4. — С. 271–277.

Сетной зоопланктон западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2013 / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр (в печати).

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях — биологическая характеристика вида. 1. Сезонное распределение и миграции кеты в дальневосточных морях и открытых водах северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 43–81.

Старовойтов А.Н., Свиридов В.В., Глебов И.И. Современный статус нектонных сообществ эпипелагиали западной части Берингова моря // Вопр. рыб-ва. — 2004. — Т. 5, № 1(17). — С. 6–27.

Степаненко М.А., Грицай Е.В. Состояние ресурсов, пространственная дифференциация и воспроизводство минтая в северной и восточной частях Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 16–30.

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

Темных О.С., Куренкова Е.В. Особенности посткатадромных и преданадромных миграций горбуши в западной части Берингова моря в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 96–114.

Хен Г.В., Заволокин А.В. Перемена в циркуляции вод и ее значение в распределении и обилии лососей в западной части Берингова моря в начале 21-го столетия // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 181. — С. 95–115.

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

Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). — Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. — С. 91–129.

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

Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. Некоторые общие закономерности расселения и распределения посткатадромной молоди азиатских тихоокеанских лососей в открытых водах в первый летне-осенний морской сезон // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 42–55.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообществ рыб пелагиали западной части Берингова моря // Биол. моря. — 1988. — № 2. — С. 56–65.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

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

Шунтов В.П., Темных О.С., Глебов И.И. Некоторые аспекты российского вклада в реализацию международной программы BASIS (2002–2006 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 3–34.

Bower J.R., Takagi S. Summer vertical distribution of paralarval gonatid squids in the northeast Pacific // J. Plank. Res. — 2004. — Vol. 26, № 8. — P. 851–857.

Katugin O.N., Zuev N.N. Distribution of cephalopods in the upper epipelagic northwestern Bering Sea in autumn // Rev. in Fish Biology and Fisheries. — 2007. — Vol. 17(2). — P. 283–294.

Nesis K.N. Gonatid Squids in the Subarctic North Pacific: Ecology, Biogeography, Niche Diversity and Role in the Ecosystem // Adv. Mar. Biol. — 1997. — Vol. 32. — P. 243–324.

Nesis K.N., Nikitina I.V. Vertical distribution of squids in the southern Okhotsk Sea and northwestern Pacific off Kurile Islands (summer 1992) // Rus. J. Aquat. Ecol. — 1995. — Vol. 4, № 1. — P. 9–24.

Roper C.F.E., Young R.E. Vertical distribution of pelagic cephalopods // Smithson. Contrib. Zool. — 1975. — № 209. — P. 1–51.

Watanabe H., Kubodera T., Moku M., Kawaguchi K. Diel vertical migration of squid in the warm core ring and cold water masses in the transition region of the western North Pacific // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2006. — Vol. 315. — P. 187–197.

Watanabe H., Moku M., Kawaguchi K. et al. Diel vertical migration of myctophid fishes (family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific // Fish. Oceanogr. — 1999. — Vol. 8(2). — P. 115–127.

Поступила в редакцию 1.03.17 г.

Принята в печать 7.04.17 г.