

УДК 574.584(265.51)

А.А. Сомов\*

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

**СОСТАВ, СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НЕКТОНА  
ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ АЛЕУТСКОЙ И КОМАНДОРСКОЙ  
КОТЛОВИН ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ  
В ОСЕННИЙ ПЕРИОД 2002–2013 ГГ.**

По материалам комплексных исследований ТИНРО-центра, проводимых в верхней эпипелагиали (0–50 м) глубоководных котловин западной части Берингова моря в сентябре-октябре 2002–2013 гг., были рассмотрены особенности видовой структуры нектона, в том числе в межгодовом аспекте. Состав ядра нектонного сообщества в обоих районах в средне-многолетнем аспекте был сходным, наиболее массовыми видами были кета *Oncorhynchus keta* и северный кальмар *Boreoteuthis borealis*. Анализ динамики индекса доминирования Симпсона выявил синхронность этого показателя в обоих районах до 2009 г. с более высокими его значениями на акватории Алеутской котловины. После 2009 г. этот показатель выровнялся и в последующие годы перешел в асинхронную фазу в исследуемых районах. При анализе обилия видов в отдельные годы выявлено преобладание двух типов видовой структуры (в первом случае с доминированием северного кальмара, во втором — кеты), однако в отдельные годы видовая структура отличалась от таковой в остальные годы исследований. Отмечено преобладание видов низкобореального и низкобореально-субтропического комплексов фаун в акватории Командорской котловины, наибольшая их доля в 2006, 2008 и 2012 гг. Показано сходство межгодовой динамики обилия отдельных видов, но природа этих совпадений зачастую носила случайный характер. После климатического режимного сдвига в 2006–2007 гг. общая биомасса нектона сократилась в Алеутской котловине с 3241 до 1736 кг/км<sup>2</sup> (46 %), в Командорской котловине с 2459 до 1976 кг/км<sup>2</sup> (20 %).

**Ключевые слова:** западная часть Берингова моря, верхняя эпипелагиаль, нектон, видовая структура, доминирование, тихоокеанские лососи, климатический режимный сдвиг.

**Somov A.A.** Composition, structure, and dynamics of nekton in the upper epipelagic layer in the Aleutian and Commander Basins of the western Bering Sea in the fall periods of 2002–2013 // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 180. — P. 39–64.

Species composition and abundance of nekton and their interannual variation are considered for the upper epipelagic layer (0–50 m) in the Aleutian and Commander deep-water basins of the western Bering Sea on the data of surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in September-October of 2002–2013. Dominant species were similar for both areas: the most abundant ones were chum salmon *Oncorhynchus keta* and boreopacific gonate squid *Boreoteuthis borealis*. Simpson index of domination was higher in the Aleutian Basin and these indices in two areas changed synchronously until 2009 but later they became closer and changed asynchronously. Either chum salmon or the squid dominated usually with some years as exclusion. South-boreal and subtropical species were more abundant in the Commander Basin, in particular in 2006, 2008 and 2012. Year-to-year dynamics of certain species were

\* Сомов Алексей Александрович, инженер, e-mail: alekseysomoff@gmail.com.  
Somov Aleksey A., engineer, e-mail: alekseysomoff@gmail.com.

statistically similar, but its nature was unclear. The total biomass of nekton decreased after the climate regime shift in 2006–2007 from 3241 to 1736 kg/km<sup>2</sup> (in 46 %) in the Aleutian Basin and from 2459 to 1976 kg/km<sup>2</sup> (in 20 %) in the Commander Basin.

**Key words:** western Bering Sea, upper epipelagic layer, nekton community, species structure, dominant species, pacific salmon, climate regime shift.

## Введение

С начала 1980-х гг. ТИНРО-центр проводит комплексные исследования морских и пресноводных биоресурсов Дальневосточного региона. Объем материала, собранного в Беринговом море, весьма значителен, и уже издано большое количество публикаций и монографий, в которых рассматривается многолетняя динамика состава и структуры нектонных сообществ.

Некоторые работы по этой тематике были опубликованы еще в 1990-е гг. (Науменко, 1990; Шунтов и др., 1993; Радченко, 1994). Однако в начале 1990-х гг. произошли существенные климато-океанологические и экосистемные изменения во всех дальневосточных морях, что вызвало перестройки в составе и структуре нектонных сообществ (Шунтов и др., 2007; Шунтов, Темных, 2008а, б).

В 2000-е гг. опубликованные работы по нектону верхней эпипелагиали западной части Берингова моря (Гаврилов, Глебов, 2002; Глебов, 2004; Глебов и др., 2010) касались в основном ситуаций в отдельные годы, в них, как правило, приводились результаты рейсовых отчетов, т.е. без учёта межгодовых тенденций и их причин. Однако публиковались и крупные обобщения с прогнозом экосистемных перестроек, в которых на основе анализа динамики обилия нектона по периодам лет и его биотического окружения был сделан вывод о высоком биоресурсном потенциале дальневосточных морей и о нормальном функциональном состоянии биоты морских макроэкосистем (Шунтов, 2001; Шунтов, Темных, 2008а–в, 2011, 2013). Наряду с этим обобщения касались различных сторон структурной организации нектона и всей макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики (Волвенко, 2009; Иванов, 2009, 2013; Иванов, Суханов, 2012). К настоящему времени накопился дополнительный большой объем экспедиционных материалов, требующих продолжения анализа рядов наблюдений, в первую очередь по межгодовой динамике нектона эпипелагиали глубоководной части моря, через которую проходят сезонные миграции тихоокеанских лососей, достигших в 2000-е гг. исторического максимума численности.

Основная цель настоящего исследования — описание динамики и особенностей видового состава и структуры нектона верхней эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в осенний период 2002–2013 гг.

## Материалы и методы

Материалом для работы послужили данные стандартных комплексных траловых съемок, выполненных в 10 экспедициях ТИНРО-центра по программе комплексных исследований морского периода жизни тихоокеанских лососей и их нектонного окружения в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в сентябре–октябре 2002–2013 гг. Рассмотренные и проанализированные в статье данные касаются только Алеутской и Командорской котловин в пределах экономической зоны России (рис. 1). Такой выбор связан прежде всего с тем, что данные районы при каждой съемке охватываются достаточным количеством тралений, а также с тем, что они являются основными нагульными акваториями для тихоокеанских лососей в российских водах Берингова моря. Сравнимость данных обеспечивается выполнением съёмок в стандартные сроки и тралами одной конструкции. Учитывая, что совместно эти два района занимают всю глубоководную акваторию западной части Берингова моря, на основе собранной информации можно судить о составе, структуре и динамике нектонных сообществ верхней эпипелагиали глубоководных котловин в целом.

Траления выполнялись на однотипных НИС «ТИНРО» и НИС «Профессор Кагановский» разноглубинными тралами 80/376, 80/396 с мелкочейной вставкой в

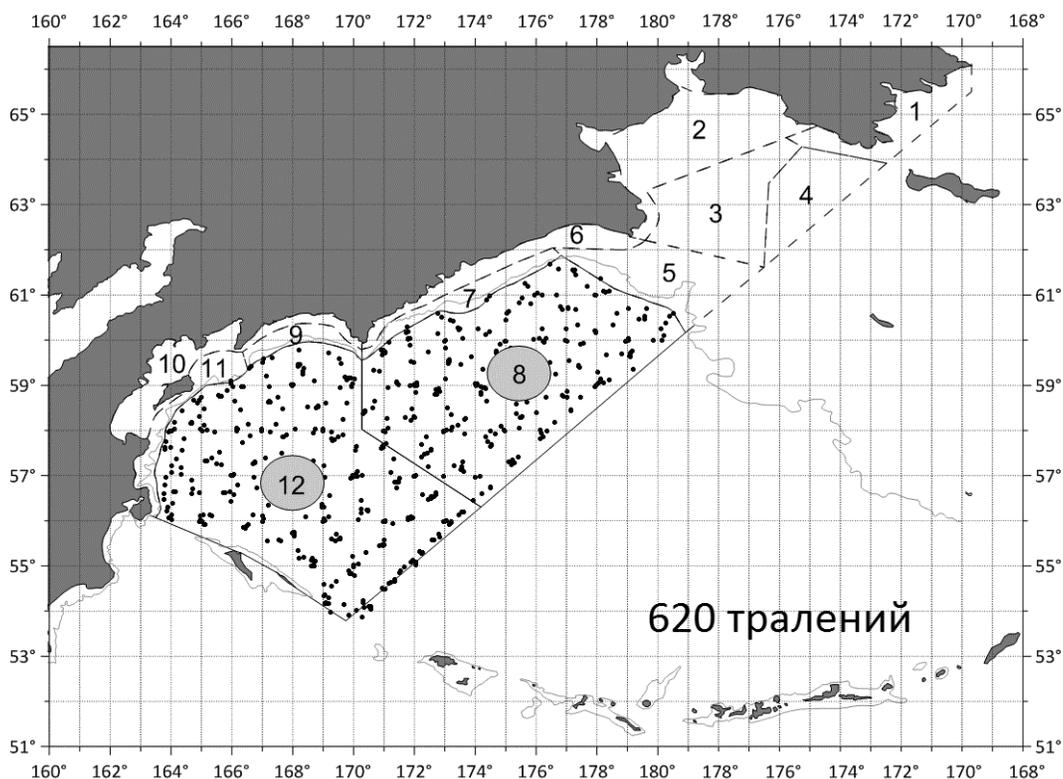


Рис. 1. Карта-схема траловых станций в осенний период 2002–2013 гг., цифрами обозначены номера биостатистических районов (Шунтов и др., 1988, 1993), район № 8 — Алеутская котловина, район № 12 — Командорская котловина

Fig. 1. Scheme of trawl surveys in fall of 2002–2013. Biostatistical areas (from: Шунтов и др., 1988, 1993) are enumerated: № 8 — Aleutian Basin, № 12 — Commander Basin

кутце. Скорость тралений в среднем составляла 4,6 уз при средней площади облова трала за 1 ч 0,333 км<sup>2</sup>. Выведение и удержание щитка на поверхности достигалось при длине вытравленных ваеров 241,0–448,0 м, в среднем 270,6 м. В качестве распорных средств использовались крыловидно-конические доски площадью 6 м<sup>2</sup> и массой 1300 кг каждая. Раскрытие трала определялось датчиком прибора SIMRAD FS 20/25. Вертикальное раскрытие трала в среднем составляло 33,7 м, горизонтальное — 39,0 м.

Съёмки выполнялись в сентябре–октябре, однако от года к году сроки начала и конца съёмок, в силу организационных, погодных и других условий, несколько смещались в ту или иную сторону (табл. 1). В среднем за съёмку выполнялось 62 траления (26 тралений в 8-м районе, 36 тралений в 12-м районе). Доля ночных тралений в среднем в 8-м районе составила 42 %, в 12-м — 45 %. Общее количество выполненных траловых станций в 2002–2013 гг. — 620, из них в 8-м районе — 264, в 12-м — 356. Расчёт обилия гидробионтов проводился площадным методом (Аксютина, 1968), с введением поправочных коэффициентов. Подробная методика представлена в обобщающей монографии сотрудников ТИНРО-центра (Нектон ..., 2006).

Все таблицы, графики и рисунки, использованные в работе, были построены по материалам базы данных ТИНРО-центра «Траловая макрофауна пелагиали северной Пацифики 1979–2009» с добавлением данных за 2010–2013 гг. Видовой список нектона с указанием коэффициентов уловистости приведен в табл. 2. Биомассы всех мезопелагических видов, совершающих вертикальные миграции в ночное время суток (в частности все миктофиды и некоторые кальмары), были рассчитаны только по ночным тралениям. Ночными считались те траления, постановка на стопора которых совершалась между 19.00 и 6.00 час включительно.

Берингово море — самое северное крайнее море Тихого океана, иногда оно отождествляется с большим заливом Тихого океана (Гидрометеорология ..., 1999). По

Сроки выполнения съемок и количество выполненных тралений в осенний период 2002–2013 гг.  
 Таблица 1  
 Table 1

Dates of trawl surveys and number of trawls in the falls of 2002–2013

Начало съемок	Конец съемок	Кол-во тралений	Кол-во тралений, 8-й р-н	Кол-во тралений, 12-й р-н	Кол-во ночн. тралений, 8-й р-н	Кол-во ночн. тралений, 12-й р-н
02.09.2002	30.09.2002	49	19	30	6	14
23.09.2003	17.10.2003	52	19	33	8	11
26.09.2004	19.10.2004	39	13	26	5	12
02.09.2006	04.10.2006	67	27	40	14	12
16.09.2007	24.10.2007	64	28	36	10	15
17.09.2008	13.10.2008	63	28	35	15	18
15.09.2009	11.10.2009	71	34	37	12	14
23.09.2010	16.10.2010	70	30	40	14	20
07.09.2012	01.10.2012	61	31	30	12	20
10.09.2013	10.10.2013	84	35	49	14	26

Осредненные данные о видовом составе рыб и головоногих в уловах в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в сентябре-октябре 2002–2013 гг.  
 Таблица 2  
 Table 2

Averaged species composition of fishes and cephalopods in the catches obtained from the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in September-October of 2002–2013

Семейство	Вид	K <sub>y</sub>	Биомасса, кг/км <sup>2</sup>	
			Район 8	Район 12
Agonidae	<i>Podothecus veterus</i>	0,3	–	+
Alepisauridae	<i>Alepisaurus ferox</i>	0,3	–	0,16
Ammodytidae	<i>Ammodytes hexapterus</i>	0,1	0,16	0,06
Anarhichadidae	<i>Anarhichthys ocellatus</i>	0,5	+	–
Anoplopomatidae	<i>Anoplopoma fimbria</i>	0,5	0,46	0,47
Anotopteridae	<i>Anotopterus nikparini</i>	0,3	–	0,18
Bathymasteridae	<i>Bathymaster</i> sp.	0,3	–	0,02
Bolitaenidae	<i>Japetella diaphana</i>	0,1	+	0,05
Bramidae	<i>Brama japonica</i>	0,5	–	19,22
Chiroteuthidae	<i>Chiroteuthis calyx</i>	0,1	–	0,20
Clupeidae	<i>Clupea pallasii</i>	0,4	18,93	13,69
Cottidae	<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0,5	–	0,05
Cottidae	<i>Hemilepidotus jordani</i>	0,4	–	0,03
Cottidae	<i>Hemilepidotus papilio</i>	0,4	–	0,01
Cranchiidae	<i>Belonella borealis</i>	0,5	–	0,02
Cranchiidae	<i>Galiteuthis phyllura</i>	0,3	+	–
Cyclopteridae	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,5	0,50	0,09
Cyclopteridae	<i>Eumicrotremus asperrimus</i>	0,2	–	0,01
Cyclopteridae	<i>Eumicrotremus orbis</i>	0,2	–	0,01
Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	0,1	–	+
Gadidae	<i>Eleginus gracilis</i>	0,4	–	+
Gadidae	<i>Gadus macrocephalus</i>	0,4	+	+
Gadidae	<i>Theragra chalcogramma</i>	0,4	0,88	4,50
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,05	21,51	343,81
Gonatidae	<i>Berryteuthis magister</i>	0,1	0,24	0,09
Gonatidae	<b><i>Boreoteuthis borealis</i></b>	0,1	569,78	425,70
Gonatidae	<i>Gonatopsis japonicus</i>	0,1	0,16	0,19
Gonatidae	<i>Gonatus berryi</i>	0,1	–	+
Gonatidae	<i>Gonatus kamtschaticus</i>	0,1	13,21	26,20
Gonatidae	<i>Gonatus madokai</i>	0,1	0,93	1,21
Gonatidae	<i>Gonatus onyx</i>	0,1	0,51	0,62
Gonatidae	<i>Gonatus pyros</i>	0,1	0,04	0,18

Окончание табл. 2  
Table 2 finished

Семейство	Вид	K <sub>y</sub>	Биомасса, кг/км <sup>2</sup>	
			Район 8	Район 12
Gonatidae	<i>Okutania anonycha</i>	0,1	–	0,08
Hemipteridae	<i>Blepsias bilobus</i>	0,5	0,01	0,25
Hexagrammidae	<i>Hexagrammidae</i> gen. sp.	0,4	0,01	–
Hexagrammidae	<i>Pleurogrammus azonus</i>	0,4	–	0,03
Hexagrammidae	<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0,4	100,52	107,73
Icosteidae	<i>Icosteus aenigmaticus</i>	0,5	0,12	0,03
Microstomatidae	<i>Leuroglossus schmidti</i>	0,1	54,14	49,99
Microstomatidae	<i>Lipolagus ochotensis</i>	0,1	0,22	0,41
Myctophidae	<i>Diaphus theta</i>	0,1	+	2,73
Myctophidae	<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	0,1	356,79	58,25
Myctophidae	<i>Tarletonbeania taylori</i>	0,1	–	0,01
Notosudidae	<i>Scopelosaurus harryi</i>	0,1	4,74	14,90
Ommastrephidae	<i>Todarodes pacificus</i>	0,1	–	0,07
Osmeridae	<i>Mallotus villosus</i>	0,1	0,12	29,96
Paralepididae	<i>Lestidiops ringens</i>	0,2	–	0,33
Petromyzonidae	<i>Entosphenus tridentatus</i>	0,1	2,08	0,50
Pleuronectidae	<i>Atheresthes stomias</i>	0,4	0,10	–
Pleuronectidae	<i>Glyptocephalus zachirus</i>	0,5	–	+
Ptilichthyidae	<i>Ptilichthys goodei</i>	0,5	–	+
Salmonidae	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	0,3	44,72	209,99
Salmonidae	<i>Oncorhynchus keta</i>	0,3	713,80	473,06
Salmonidae	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,3	8,26	10,39
Salmonidae	<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,3	340,05	226,81
Salmonidae	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	0,3	29,82	19,75
Scomberesocidae	<i>Cololabis saira</i>	0,1	52,55	117,11
Sebastidae	<i>Sebastes</i> sp.	0,5	0,05	4,79
Squalidae	<i>Somniosus pacificus</i>	0,4	–	0,24
Squalidae	<i>Squalus suckleyi</i>	0,5	0,22	0,95
Stichaeidae	<i>Stichaeidae</i> gen. sp.	0,1	+	–
Trichodontidae	<i>Trichodon trichodon</i>	0,5	–	+
Zaproridae	<i>Zaprora silenus</i>	0,5	0,26	0,46

*Примечание.* Не приведены представители nekтона, определенные как *Pleuronectidae* gen. sp., *Gonatus* sp., *Gonatidae* gen. sp., *Hemilepidotus* sp., так как, с большой долей вероятности, они принадлежат к уже представленным в таблице видам. Выделены виды, пересчитанные только по ночным уловам. K<sub>y</sub> — коэффициент уловистости (Атлас ..., 2006), «+» — менее 0,01 кг/км<sup>2</sup>, «-» — не был встречен в данном районе.

характеру рельефа дна Берингово море подразделяется на материковую отмель (северо-восточная часть) и глубоководное ложе (юго-западная часть), при этом площади этих зон практически равны (Зенкевич, 1963), однако в российской части на долю шельфа приходится не более 32 % площади (Волвенко, 2003).

Циркуляция вод в глубоководной части Берингова моря определяется общим циклоническим движением вод (поступающих из Тихого океана), на которое накладываются отпечаток рельефа дна, а также синоптическая ситуация, определяемая положением и взаимодействием с другими центрами действия атмосферы Алеутского минимума, что, в свою очередь, определяет режим ветров над акваторией моря (Хен, Заочный, 2009).

По современным представлениям (рис. 2), циркуляция водных масс в глубоководной части моря складывается рядом течений, которые в совокупности образуют циклонический круговорот. Основные звенья этого круговорота: течение Атту, Центрально-Берингоморское (Поперечное), Камчатское и Олюторское течения. При их взаимодействии в различных частях акватории образуются квазистационарные ветви и локальные круговороты. Их положения не стационарны и могут существенно меняться со временем (Басюк и др., 2007). К подобным гидрологическим явлениям относят на-

варинский антициклон и командорский циклон. Эти образования играют важную роль в формировании продуктивности акватории западной части Берингова моря (Хен, 1988) и оказывают влияние на состояние сообществ nekтона (Радченко, 1994).

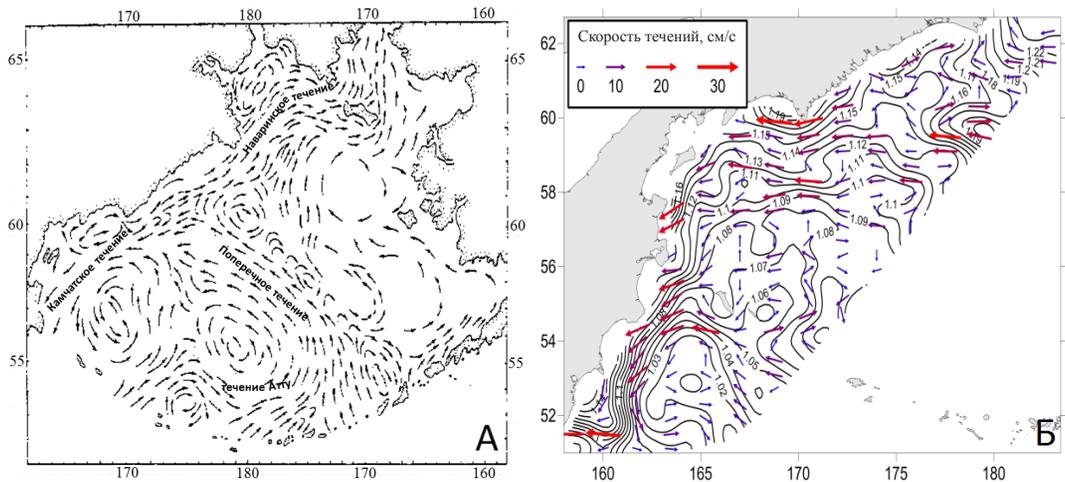


Рис. 2. Общая схема циркуляции в Беринговом море (А) (Гидрометеорология ..., 1999) и усредненная за 2002–2013 гг. схема осенней геострофической циркуляции в западной части (Б) (данные любезно предоставлены Е.О. Басюком)

Fig. 2. General patterns of water circulation in the Bering Sea (A, from: Гидрометеорология ..., 1999) and scheme of geostrophic water circulation at the sea surface in the western Bering Sea averaged for the falls of 2002–2013 (Б, personal communication of E. Basyuk, TINRO)

Основной водообмен Берингова моря (более 95 % всего водообмена) с Тихим океаном (Шунтов, 2001) осуществляется через проливы Алеутской гряды, в частности через прол. Ближний, который является основным местом вхождения тихоокеанских вод. Через Камчатский пролив осуществляется практически весь сброс низкосолёных берингоморских вод (Хен, Заочный, 2009). По данной схеме водообмен происходит на всех горизонтах глубин.

Циркуляция поверхностных водных масс в рассматриваемый период (2002–2013 гг.) соответствовала общей усредненной картине циркуляции (рис. 2). Но в связи с нестационарным положением четко не выделялись командорский циклон и наваринский антициклон, тем не менее общие очертания все же просматривались. В целом за рассматриваемый период картина геострофической циркуляции вод в западной части Берингова моря не испытывала радикальных изменений, однако находилась в динамике, которая подразумевает усиление или ослабление водообмена, а также смещения основных элементов циркуляции.

В период исследования распределение поверхностной температуры (рис. 3) было сходным с конфигурацией изобат, т.е. преимущественно параллельно береговой линии, что свидетельствует о более позднем выхолаживании вод в этот период, потому что при начавшемся процессе перестройки к зимнему типу изотермы распределяются перпендикулярно береговой линии, т.е. зонально (Басюк и др., 2007). Температура повышалась при удалении от берега (7–8 °C) к глубоководным областям (> 10 °C). Средняя температура поверхности вод 8-го биостатистического района составила 8,96 °C, 12-го — 9,35 °C, таким образом, разница температур составила всего 0,39 °C, что свидетельствует о сходных термических условиях в обоих районах.

На период лет, рассматриваемый в данной работе, пришелся один климатический режимный сдвиг с тёплого типа на холодный. Такой вывод основывается на данных по годовому индексу PDO (Тихоокеанская декадная осцилляция), индексу ледовитости в зимний период и аномалиям поверхностной температуры в весенний период (рис. 4). Индекс ледовитости и аномалии температуры специально приведены для зимне-весеннего периода, когда определяется годовой гидрологический фон, который влияет на целый ряд биологических характеристик, таких как развитие фитопланктона, выживаемость мальковых и личиночных стадий многих видов nekтона.

Рис. 3. Распределение осенней поверхностной температуры в западной части Берингова моря, усредненное за 2002–2013 гг. (данные любезно предоставлены Е.О. Басюком)

Fig. 3. Sea surface temperature in the western Bering Sea averaged for the falls of 2002–2013 (personal communication of E. Basyuk, TINRO)

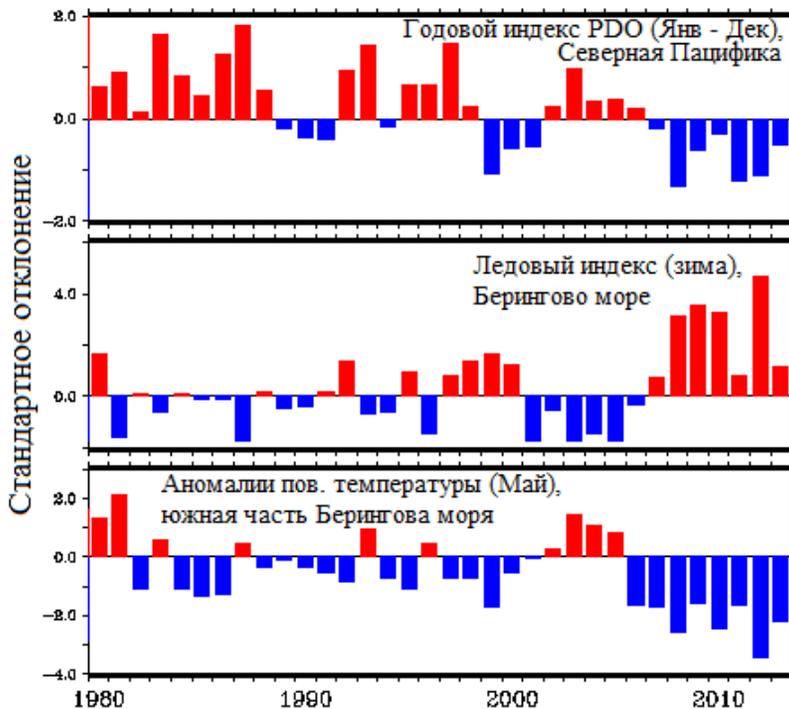
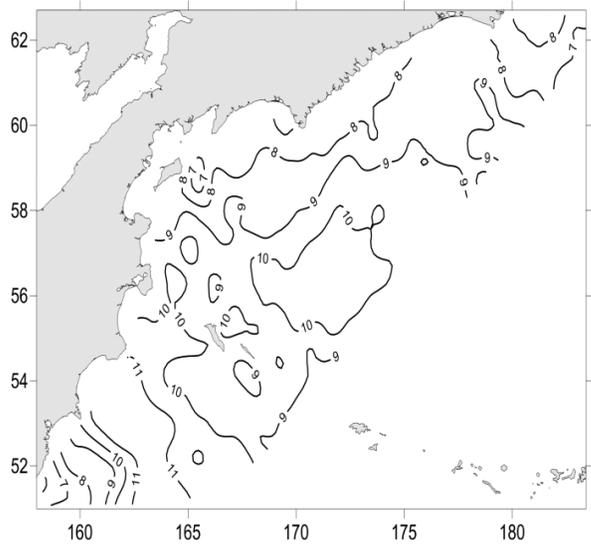


Рис. 4. Динамика климатических и гидрологических показателей в Беринговом море в период 1980–2013 гг. (<http://www.beringclimate.noaa.gov/>)

Fig. 4. Dynamics of climatic and oceanographic indices in the Bering Sea region for 1980–2013 (<http://www.beringclimate.noaa.gov/>)

Так, согласно годовому индексу PDO, сдвиг пришелся на 2006–2007 гг. и отразился в его изменении с положительных на отрицательные значения, индекс ледовитости также сменил значения с отрицательных на положительные в 2006–2007 гг. Весенние аномалии температуры приняли отрицательные значения на год раньше — в 2005–2006 гг. Таким образом, в настоящей работе режимный сдвиг зафиксирован на период 2006–2007 гг., данный вывод о переходе в холодную фазу приводится и в работах других исследователей (Шунтов, Темных, 2011; Волков, 2012; Litzow, Mueter, 2014). Изменение условий среды прямо и опосредованно повлияло и на сообщество эпипелагиали открытых вод западной части Берингова моря.

## Результаты и их обсуждение

### Таксономический состав

В период осенних исследований с 2002 по 2013 г. в траловых уловах были отмечены 59 видов и 4 не определенных до вида нектеров из 42 семейств, из них в 8-м районе 36 видов и 3 не определенных до вида рыб и головоногих из 26 семейств, в 12-м районе 56 видов и 2 не определенных до вида представителя нектона из 35 семейств. Количество общих для двух районов видов рыб и головоногих — 34 вида и один не определенный до вида таксон (*Sebastes* sp.).

На долю головоногих за период исследований пришлось: в 8-м районе — 8 видов кальмаров, в 12-м районе — 10 видов кальмаров, также в двух районах был встречен один вид осьминогов (*Japetella diaphana*). В целом в фауне головоногих по всей акватории исследований доминировали представители семейства Gonatidae, как по количеству видов, так и по их обилию.

Видовой состав двух районов исследований был в основном сходным, особенно в отношении наиболее массовых представителей нектона. Коэффициент сходства видовых списков Сьеренсена-Чекановского составил 0,7. Если, кроме того, учесть, что встречаемость некоторых представителей нектона, которые были отмечены только в одном из двух районов исследования (*Lestidiops ringens*, *Gonatus berryi*, *Galiteuthis phyllura* и др.), крайне низка, то с большой долей уверенности можно считать, что таксономическое сходство данных районов в действительности еще выше.

Тем не менее в видовых списках двух районов имеются и некоторые различия. Так, в 12-м районе была хорошо представлена молодежь донной ихтиофауны: за период исследований было встречено 11 видов, в то время как в 8-м районе — всего 3 вида. Вероятно, большее количество видов донной ихтиофауны в 12-м районе объясняется особенностями гидродинамических условий в этой части акватории, которые способствуют выносу молоди демерсальных рыб в мористую часть, что значительно повышает вероятность их встречи в пелагических уловах.

Также для 12-го района временами были характерны представители субтропического и низкбореального фаунистических комплексов (сайра *Cololabis saira*, японский морской лещ *Brama japonica*, японский анчоус *Engraulis japonicus*, тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus*), для которых акватория Берингова моря не является постоянным местом обитания, поскольку в этой области проходит северная граница ареалов. В 8-м районе они встречаются значительно реже, что обусловлено более северным его положением.

В 8-м районе наибольшая доля видов, как и их обилие, была представлена семействами Salmonidae (5 видов, 49 % биомассы) и Gonatidae (7 видов, 25 % биомассы), а также Mucrophidae (2 вида, 15 % биомассы). На долю остальных семейств пришлось не более 1–2 видов и в совокупности 10 % биомассы всех видов. В 12-м районе по количеству видов и их обилию также доминировали семейства Salmonidae (5 видов, 43 % биомассы) и Gonatidae (9 видов, 21 % биомассы). Остальные семейства включали не более 1–3 видов, их доля по биомассе составила 36 % (рис. 5).

### Видовая структура по среднемноголетним данным

Видовая структура нектона верхней эпипелагиали для Алеутской и Командорской котловин по данным траловых съемок за весь период исследований представлена на рис. 6. В данном случае под видовой структурой понимается видовая структура «ядра сообщества», в которое попадают виды, составляющие 1 % и более от биомассы всего сообщества. В обоих районах доминировали 2 вида — кета *Oncorhynchus keta* и северный кальмар *Boreoteuthis borealis*, на долю которых приходилось 56 % в 8-м и 44 % в 12-м районах.

Состав ядра нектонного сообщества был практически идентичен, за исключением одной пары видов: чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (8-й район) и мойвы *Mallotus villosus* (12-й район), однако ранговые позиции некоторых видов в разных районах значительно различались. Например, трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* в 8-м

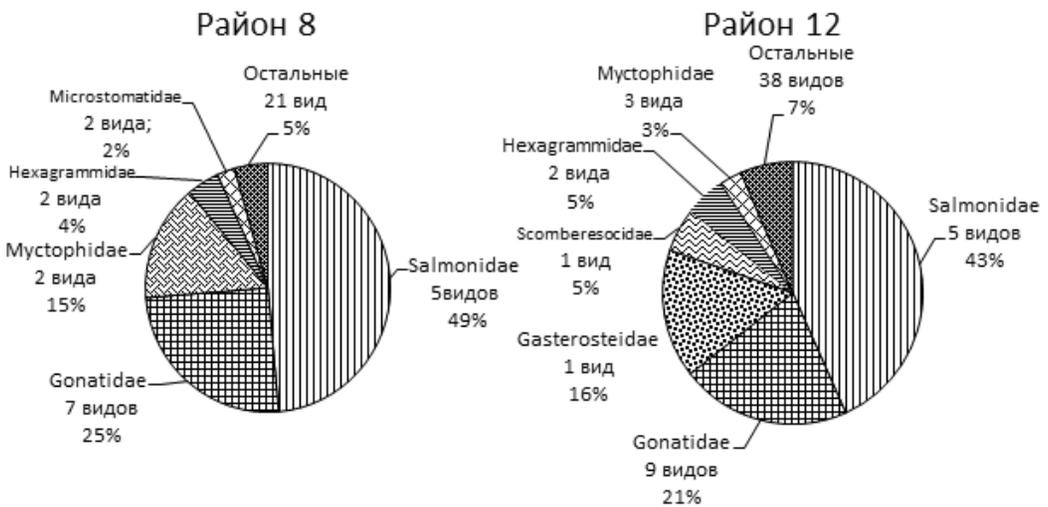


Рис. 5. Долевой вклад в общую биомассу основных семейств нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в сентябре-октябре 2002–2013 гг.

Fig. 5. Weight percentage of the main nekton families in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in September-October of 2002–2013

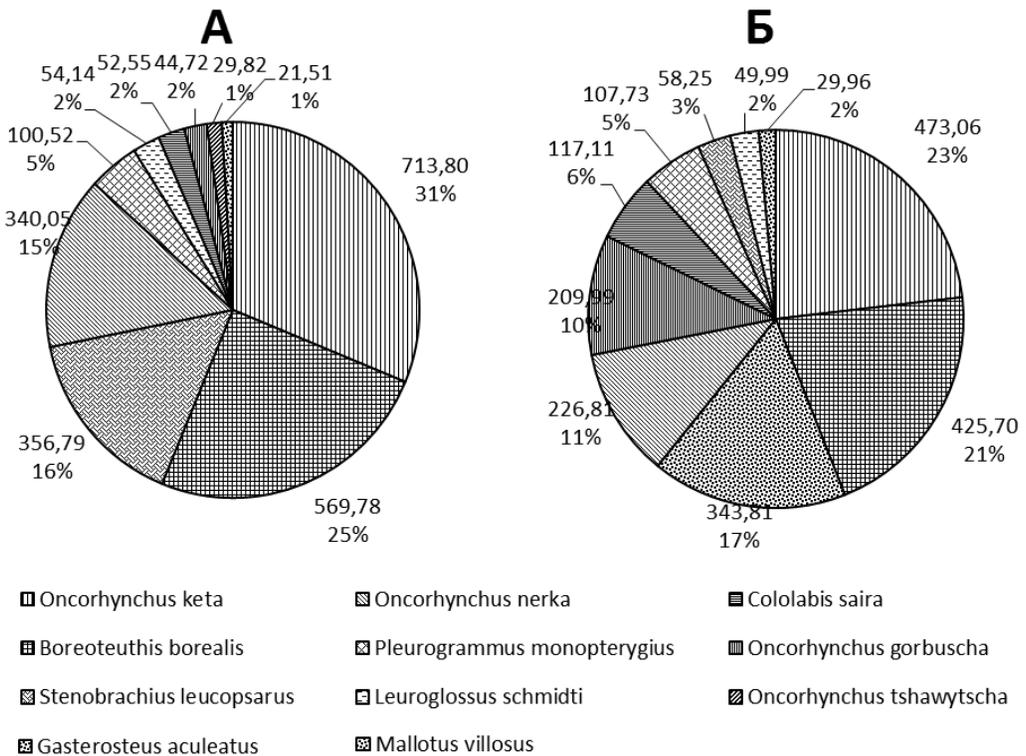


Рис. 6. Видовая структура ядра нектонного сообщества верхней эпипелагиали Алеутской (А) и Командорской котловин (Б) Берингова моря в осенний период 2002–2013 гг., цифровые обозначения — биомасса, кг/км², и доля, %

Fig. 6. Weight percentage and biomass (kg/km²) of the dominant nekton species in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in September-October of 2002–2013: А — Aleutian Basin, Б — Commander Basin

районе занимала последнюю ранговую позицию в доминирующей группировке, около 1 %, в то время как в 12-м районе на долю этого вида приходилось более 17 % биомассы нектона, она входила в тройку наиболее массовых видов. Также неравномерное присутствие было характерно и для горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* — до 10 % в

12-м районе и всего около 2 % в 8-м районе. Другой вид — светлопёрый стенобрак *Stenobranchius leucopsarus* — отличался противоположным характером присутствия: всего около 3 % в 12-м районе и до 16 % в 8-м, что делает его одним из наиболее массовых видов нектона в верхней эпипелагиали Алеутской котловины.

Остальные виды по вкладу в общую биомассу нектона занимали сходные ранговые положения в двух районах. Так, еще один вид лососевых — нерка *Oncorhynchus nerka* — занимал одно и то же ранговое положение в 8-м и в 12-м районах, составляя при этом по биомассе соответственно 15 и 11 %. То же характерно и для видов, замыкающих доминирующую группировку в обоих районах: северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius*, серебрянки *Leuroglossus schmidti* и сайры.

Изменение ранговых позиций вышеперечисленных видов в данных районах, вероятно, объясняется различием гидрологических условий, а именно различием преобладающих типов водных масс, условий горизонтальной циркуляции и вертикальной стратификации вод, что, в свою очередь, определяет термохалинные характеристики приповерхностного слоя. В большей степени это касается южнобореальных и субтропических видов — сайры, морского леща, тихоокеанского кальмара и японского анчоуса, которые мигрируют в Берингово море на нагул при благоприятных гидрологических условиях.

Для анадромных рыб, в первую очередь тихоокеанских лососей, акватории Командорской и частично Алеутской котловин являются районами первоначального этапа нагула и транзитной зоной в годовом цикле, так как в дальнейшем они покидают Берингово море, выходя в зимний период в Тихий океан. Для трёхиглой колюшки Командорская котловина также является районом нагула.

Рис. 7 демонстрирует некоторые общие закономерности потенциального распределения общей биомассы нектона. В среднем в рассматриваемый период, несмотря на то что в тот или иной год доминировать могли разные виды, они составляли в сравниваемых районах примерно равные доли от обилия всего нектона.

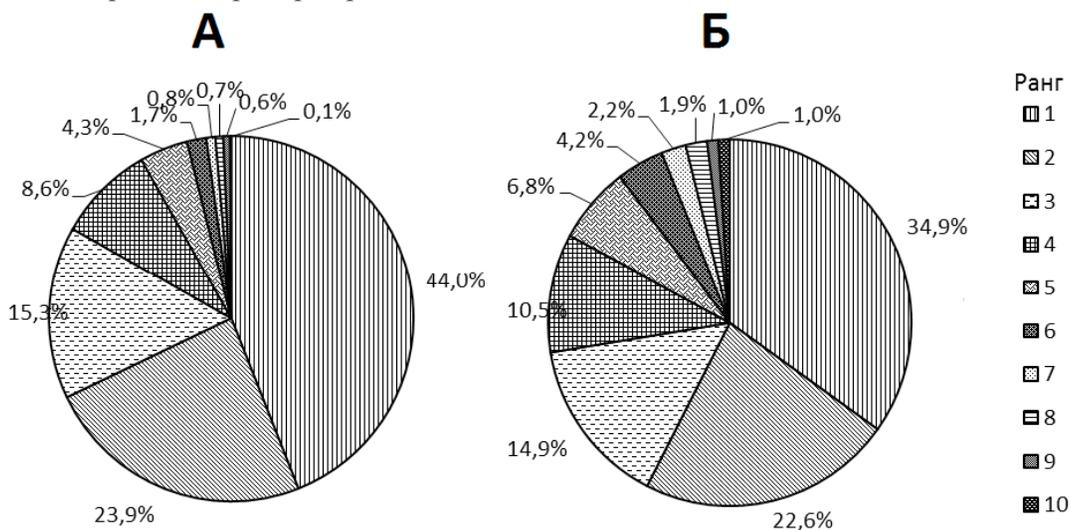


Рис. 7. Среднеголетнее распределение биомассы (%) по рангам в ядре нектонного сообщества верхней эпипелагиали Алеутской (А) и Командорской котловин (Б) Берингова моря в осенний период 2002–2013 гг.

Fig. 7. Mean rank structure of nekton biomass in the upper epipelagic layer of the Aleutian (А) and Commander (Б) Basins in the falls of 2002–2013

На акватории Алеутской котловины наблюдалось значительное преобладание первого доминирующего вида над остальными, в среднем на долю самого массового вида приходилось 44 % общей биомассы (в границах 33–75 %). В Командорской котловине доминирование видов первого ранга было менее значительным. В данном районе на самый массовый вид («сборный вид») приходилось в среднем 34,9 % (в

границах 23–53 %), и в целом доли биомассы видов распределялись более равномерно. Действительно, при сравнении усредненных ранговых кривых из двух районов (имеется в виду ранговая кривая «ядра сообщества») (рис. 8) отчетливо видно, что кривая, характерная для 8-го района, более крутая и имеет более сильный прогиб, чем ранговая кривая 12-го района. Пересечение кривых проходит на уровнях 2-го и 3-го рангов, доли которых были сходными в обеих акваториях. Таким образом, ранговые кривые 8-го и 12-го районов имели сходство на уровне субдоминантов 2-го и 3-го порядков, однако на уровне первого ранга и субдоминантов 4-го и далее порядков наблюдались различия.

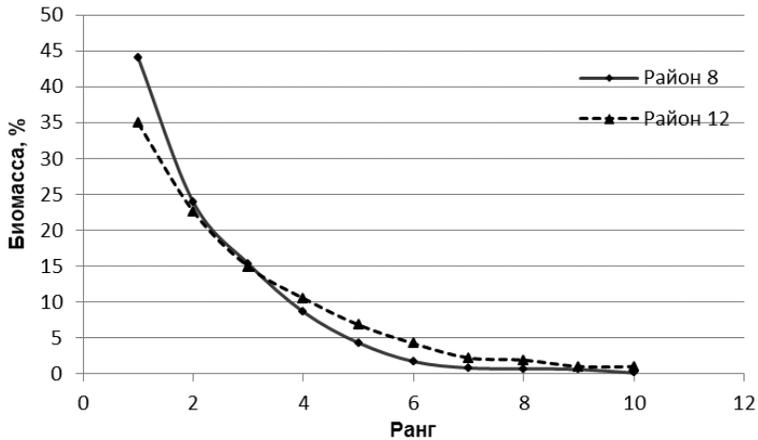


Рис. 8. Усредненные ранговые кривые биомассы (%) nekтона доминирующих видов верхней эпипелагиали Алеутской и Командорской котловин Берингова моря в осенний период 2002–2013 гг.

Fig. 8. Averaged rank curves for the dominant nekton species in the upper epipelagic layer of Aleutian and Commander Basins in the falls of 2002–2013

Представленные на рис. 7 диаграммы свидетельствуют о большей выравненности видовой структуры nekтона верхней эпипелагиали Командорской котловины, что связано, вероятно, с особенностями географического положения данного района и его гидрологическими характеристиками. Интенсивный водообмен с Тихим океаном через проливы Алеутской гряды, а также наличие циклонической циркуляции в Командорской котловине, которая увлекает часть теплых тихоокеанских вод, способствуют установлению более мягких термических условий и проникновению видов-мигрантов. Эти виды периодически могут быть довольно многочисленными и занимать солидную долю в nekтоне верхней эпипелагиали, повышая, таким образом, не только видовое богатство района, но и видовое разнообразие, которое тесно связано и с выравненностью видовой структуры (Песенко, 1982; Мэггаран, 1992; Волвенко, 2007). Однако стоит учитывать, что такая ситуация характерна только для осени, в другие сезоны ранговые структуры будут значительно отличаться.

#### ***Межгодовая динамика видовой структуры***

Рассмотренная выше по среднемноголетним данным видовая структура ядра nekтонного сообщества позволяет только в самых общих чертах судить о составе и соотношении видов nekтона верхней эпипелагиали. Однако в сезонном аспекте и от года к году эти показатели претерпевают значительные изменения. При этом может наблюдаться изменение как общей биомассы nekтона, так и степени доминирования (увеличение или уменьшение массовой доли данного вида) и перетасовка видов в доминирующей группе (изменение рангового положения вида).

На рис. 9 и 10 показана динамика видовой структуры ядра nekтонного сообщества в обеих котловинах. Значительные межгодовые изменения биомассы отдельных видов nekтона привели к перетасовке их ранговых позиций в видовой структуре. Видны межгодовые чередования вариантов соотношения видов nekтона в обеих котловинах.

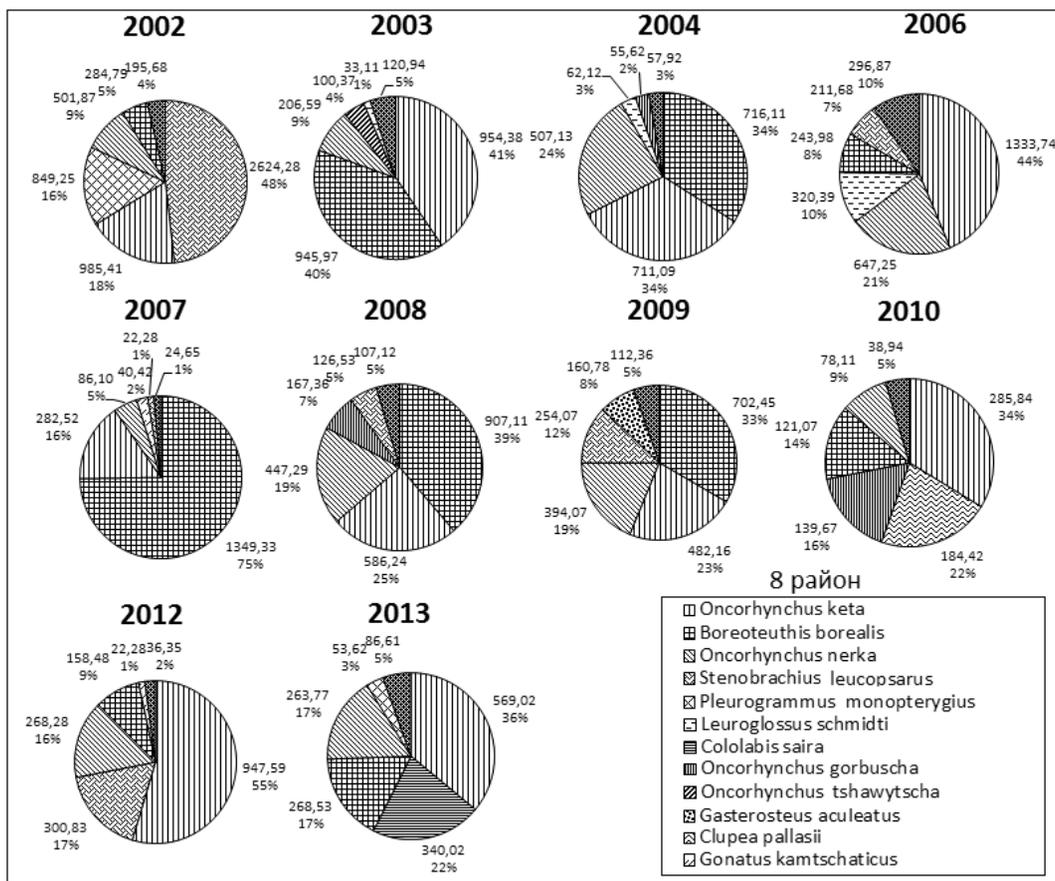


Рис. 9. Межгодовое изменение видовой структуры ядра нектонного сообщества верхней эпипелагиали Алеутской котловины Берингова моря в осенние периоды 2002–2013 гг. Указаны величины биомассы (кг/км<sup>2</sup>) и доля в нектоне (%)

Fig. 9. Year-to-year changes of weight percentage and biomass (kg/km<sup>2</sup>) for nekton species in the upper epipelagic layer of the Aleutian Basin in the falls of 2002–2013

Так, для акватории 8-го района за период исследований были отмечены 3 доминирующих по биомассе вида, которые в тот или иной год были наиболее массовыми: светлопёрый стенобрах (единожды в 2002 г., 48 %), северный кальмар (четыре раза: 2004 г. — 34 %, 2007 г. — 75, 2008 г. — 39, 2009 г. — 33 %) и кета (пять раз: 2003 г. — 41 %, 2006 г. — 44, 2010, 2012, 2013 гг. — соответственно 34, 55, 36 %).

Следует отметить, что в 2003 и 2004 гг. северный кальмар и кета по биомассе были практически равнозначны и, следовательно, их обоих можно отнести к доминирующим видам в эти годы. В 2006 и 2007 гг. наблюдались полярные аномалии в обилии и доле северного кальмара, т.е. за год — с 2006 (минимум) к 2007 г. (максимум) — его биомасса выросла более чем в 6 раз, а доля от общей биомассы с 8 до 75 %.

В общем в верхней эпипелагиали 8-го района в межгодовом аспекте можно выделить два главных доминирующих вида — кету и северного кальмара, которые периодически сменяли друг друга на месте самого обильного вида, но при этом всегда составляли заметную долю, даже не будучи доминантом.

В верхней эпипелагиали Командорской котловины за период исследований 5 видов вошли в число доминирующих (рис. 11): кета (один раз в 2002 г. — 25 %), северный кальмар (четыре раза: 2003 г. — 27 %, 2004 г. — 28, 2007 г. — 53, 2009 г. — 35 %), сайра (один раз, 2006 г. — 23 %), трёхиглая колюшка (три раза: 2008 г. — 25 %, 2012 г. — 28, 2013 г. — 52 %), горбуша (один раз, 2010 г. — 44 %). Основным субдоминирующим видом 2-го порядка была кета — семь раз, по одному разу в этом ранге отмечались также северный однопёрый терпуг, нерка и трёхиглая колюшка. Наиболее часто суб-

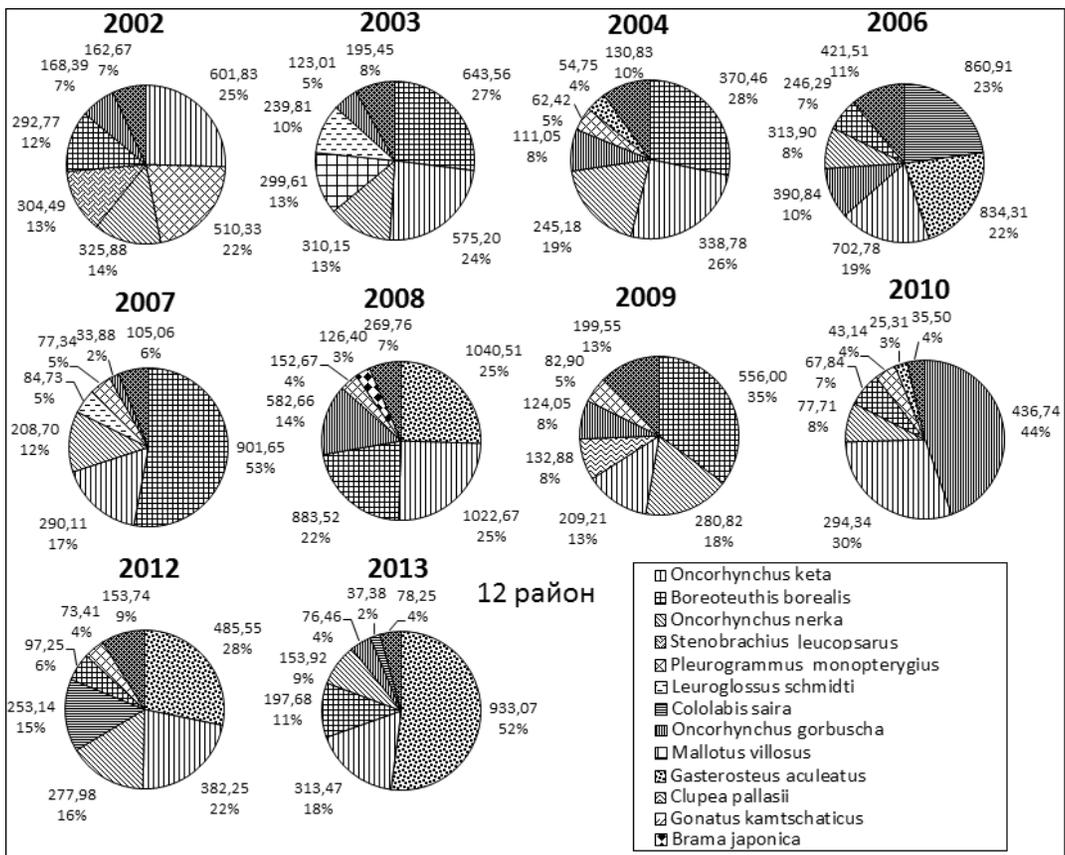


Рис. 10. Межгодовое изменение видовой структуры ядра нектонного сообщества верхней эпипелагиали Командорской котловины Берингова моря в осенний период 2002–2013 гг. Указаны величины биомассы (кг/км<sup>2</sup>) и доля в нектоне (%)

Fig. 10. Year-to-year changes of weight percentage and biomass (kg/km<sup>2</sup>) for nekton species in the upper epipelagic layer of the Commander Basin in the falls of 2002–2013

доминантом 3-го порядка отмечались следующие виды: нерка — шесть раз, по два раза были отмечены кета и северный кальмар. Таким образом, вышеперечисленные виды составляли костяк сообщества, занимая совокупно долю свыше 65 % по биомассе.

Интересно, что в среднемноголетней структуре биомассы нектона Командорской котловины (см. рис. 6) доминирующим видом была кета, хотя в межгодовом аспекте она доминировала лишь в 2002 г., в остальные годы этот вид был субдоминантом 2–3-го порядков, однако относительная стабильность биомассы этого вида в разные годы, на фоне флюктуаций других массовых видов, вывела кету на лидирующую позицию в среднемноголетнем аспекте. Это значит, что обобщенные среднемноголетние данные зачастую могут не совпадать с таковыми для отдельных годов исследований.

Межгодовая динамика индекса доминирования Симпсона в Алеутской и Командорской котловинах представлена на рис. 11. В целом кривые доминирования соответствовали друг другу в данных районах до 2009 г. В этот период наблюдалось совпадение трендов к увеличению или снижению доминирования в нектоне. Также в этот период (2002–2009 гг.) средние значения индекса доминирования различались в рассматриваемых районах. Среднее значение индекса Симпсона для 8-го района составило 0,32; для 12-го района — 0,20. Однако после 2009 г. наблюдалась асинхронность в динамике доминирования: повышенным значениям в одном районе соответствовали пониженные в другом, при этом средние значения индекса доминирования для двух районов за выделенный промежуток времени выравнивались (8-й район — 0,27, 12-й район — 0,27).

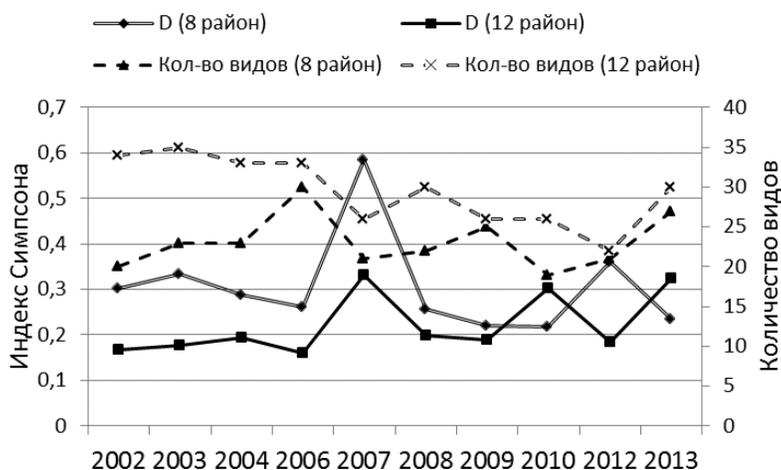


Рис. 11. Межгодовая динамика видового богатства и индекса доминирования Симпсона ( $D$ ) nekтона верхней эпипелагиали Алеутской и Командорской котловин в осенний период 2002–2013 гг.

Fig. 11. Year-to-year dynamics of species richness and Simpson index of domination ( $D$ ) for nekton in the upper epipelagic layer of the Aleutian and Commander Basins in the falls of 2002–2013

Наибольшие значения индекса доминирования были характерны для 2007 г., они сформировались в основном из-за высокой массовой доли северного кальмара в nekтоне (75 % в 8-м районе и 53 % в 12-м районе). Также высокие значения доминирования в 12-м районе были отмечены в 2010 г. (доминирование горбуши — 44 %) и 2013 г. (доминирование трёхиглой колюшки — 52 %), в 8-м районе — в 2012 г. (доминирование кеты — 55 %).

При анализе видовой структуры nekтона в межгодовом аспекте закономерно напрашивается вопрос: какие года и насколько схожи друг с другом по составу и обилию доминирующей группы видов? Для ответа на заданный вопрос был проведен анализ результатов многомерного шкалирования (МНШ) видовой структуры nekтона в различные годы, при этом в расчетах учитывались массовые доли (%) конкретных видов в составе доминирующих групп.

В итоге, согласно результатам МНШ (рис. 12), для акватории 8-го района были выделены две группы лет по схожести видовых структур и три года, которые характеризовались не похожей на остальные видовой структурой. К первой группе были отнесены 2003, 2004, 2008, 2009 гг. Если снова рассмотреть видовую структуру nekтона в эти годы (рис. 9), то будет отчетливо заметно доминирование северного кальмара (в 2003 и 2004 гг. северный кальмар был в равных пропорциях с кетой) и наличие кеты и нерки на уровнях субдоминантов 2-го и 3-го порядков. На долю этих 3 видов приходилось от 75 до 92 % общей биомассы nekтона.

Ко второй группе были отнесены 2006, 2012, 2013 гг. Для этих годов характерно наличие кеты в качестве доминанта (от 36 до 55 %) и различный, «нестабильный», состав субдоминирующей группировки 2–4-го порядков при довольно скромной роли северного кальмара в эти годы. Также можно отметить «тяготение» 2007 и 2010 гг. соответственно к первой и второй группам, но войти в состав соответствующих групп им не позволили характерные особенности в структуре обилия данных лет. Так, в 2007 г. наблюдалась слишком высокая степень преобладания северного кальмара (75 %), а в 2010 г. — наличие сельди в качестве субдоминанта 2-го порядка (в другие годы исследований она составляла незначительную долю).

Более всего выделялся 2002 г., этот год по своей структуре не был похож ни на один другой. Столь значительное доминирование светлоперого стенобраха не было отмечено в последующие годы.

Для акватории 12-го района были так же, как и в предыдущем случае, выделены две группы лет, а три года не вошли в какую-либо группу и были расположены на плоскости

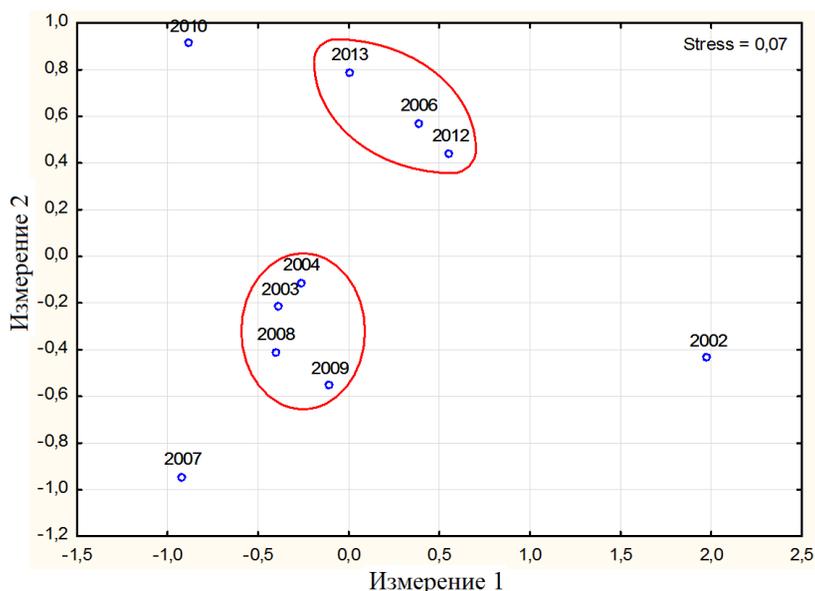


Рис. 12. Классификация годов наблюдений в Алеутской котловине по сходству видовой структуры nekтона

Fig. 12. Classification of the nekton species structure similarity in the Aleutian Basin in certain years

МНШ обособленно (рис. 13). К первой группе были отнесены 2003, 2004, 2007, 2009 гг. Для них было характерно доминирование северного кальмара (27–53 %) и присутствие кеты и нерки как субдоминантов 2-го и 3-го порядков. Ко второй группе были отнесены 2006, 2012, 2013 гг. Для этих лет характерно наличие трёхиглой колючки в качестве доминанта в 2012 и 2013 гг. (от 28 до 52 %) и субдоминанта 2-го порядка в 2006 г. (22 %). Также эта группа отличалась сравнительно низкой долей северного кальмара и наличием сайры в доминирующей группе, причем в 2006 г. этот вид был самым массовым.

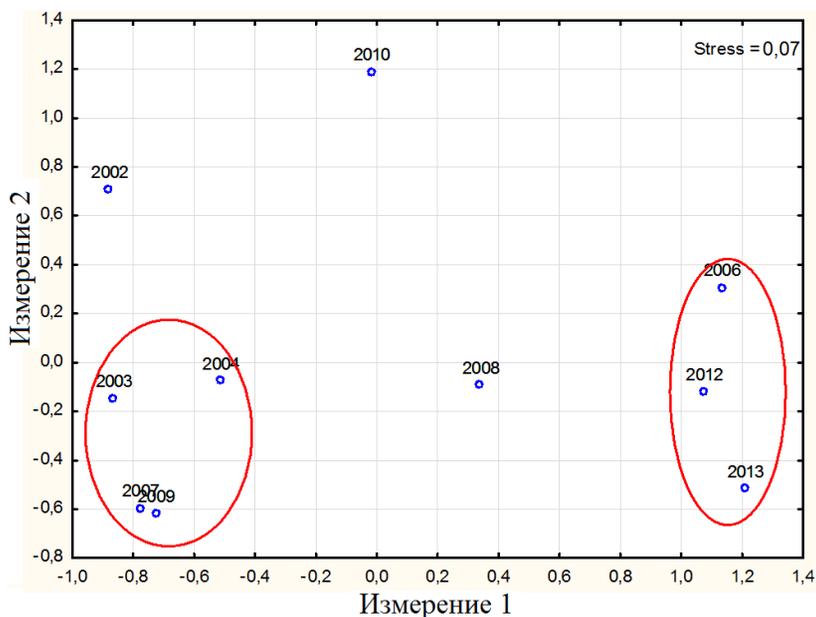


Рис. 13. Классификация годов наблюдений в Командорской котловине по сходству видовой структуры nekтона

Fig. 13. Classification of the nekton species structure similarity in the Commander Basin in certain years

Видовая структура nekтона в Командорской котловине в 2008 г. имела промежуточное положение между двумя группами. В этом году просматривались особенности, характерные и для первой, и для второй группы: доминирование 3 видов — трёхглая колюшка, кета, северный кальмар — их доли были практически равны (соответственно 25, 25 и 23 %). В 2002 и 2010 гг. видовая структура была иной, чем в остальные годы. Так, для 2002 г. была характерна высокая биомасса северного одноперого терпуга (22 %) и светлоперого стенобраха (13 %), а также относительно низкая доля северного кальмара (12 %). В 2010 г. особенностью было доминирование горбуши (44 %), в другие годы доля этого вида не превышала 15 %.

Таким образом, классификации для двух акваторий получились практически идентичными, за исключением 2007 г. (8-й р-н) и 2008 г. (12-й р-н), при этом тип видовой структуры первой группы (северный кальмар + кета + нерка) был характерен для двух районов. Все это свидетельствует о значительном сходстве и связанности в смежных районах межгодовой динамики nekтона и его синхронной реакции на изменение условий среды. В то же время проявляются особенности структурной организации видов в каждом районе.

Процедура МНШ также была проведена для выявления сходства межгодовой динамики биомассы конкретных видов. Использовалась та же исходная таблица, только в этом анализе переменные и случаи в исходной таблице были поменяны местами. Если при классификации годов исследований по видовой структуре nekтона переменными служили годы, а случаями — доли отдельных видов, то в данном примере, наоборот, переменными были отдельные виды, а случаями — их доля по биомассе в отдельные годы.

На плоскости МНШ для 8-го района (рис. 14) визуально были выделены три группы видов со сходным характером межгодового изменения биомассы. К **первой группе** были отнесены серебрянка, нерка, кета, сайра. Сходство межгодовой динамики их обилия можно проследить на соответствующем графике (по шкале ординат указаны величины обилия, возведенные в степень 0,25 для удобства сопоставления) — кривые первых трех видов довольно хорошо повторяют друг друга, отчетливо заметны совпадения минимумов и максимумов обилия. Динамика обилия последнего вида из этой группы — сайры — совпадает с остальными лишь в 2006 г., учитывая ее биогеографический статус, можно предположить, что в межгодовой динамике этого вида главенствующую роль играют другие факторы. К таким факторам, определяющим присутствие сайры в акватории Берингова моря, можно отнести урожайность поколений и характер водообмена с Тихим океаном, который определяет термические условия в юго-западной части Берингова моря и соответственно северную границу распространения на нагул. Таким образом, совпадение динамики обилия сайры и остальных видов группы на определенном временном отрезке можно назвать случайным.

Во **вторую группу** были выделены два вида — терпуг и светлоперый стенобрах. На графике обилие для этих видов указано так же, как и для предыдущей группы (кг/км<sup>2</sup>). При сопоставлении кривых, заметны довольно сходные синхронные флюктуации кривых биомассы. Следует учитывать, что эти виды имеют разные биотопические статусы. Светлоперый стенобрах является мезопелагическим видом, и лишь часть его особей при вертикальных ночных миграциях достигает приповерхностных вод. Молодь терпуга в основном обитает в верхних слоях пелагиали, ее обилие в гораздо меньшей степени зависит от условий среды в глубоководной части, так как численность определяется в первую очередь эффективностью воспроизводства в прибрежных зонах Алеутских и Командорских островов. Поэтому есть основания сделать вывод, что сходство межгодовой динамики их биомасс имеет случайный характер.

К **третьей группе** также были отнесены два вида — горбуша и сельдь. Однако на рис. 14 видно, что близкое расположение на плоскости МНШ обусловлено совпадением максимумов биомассы этих видов в 2010 г. В остальные годы исследований изменения кривых биомассы для этих видов значительно различались. С учетом разных

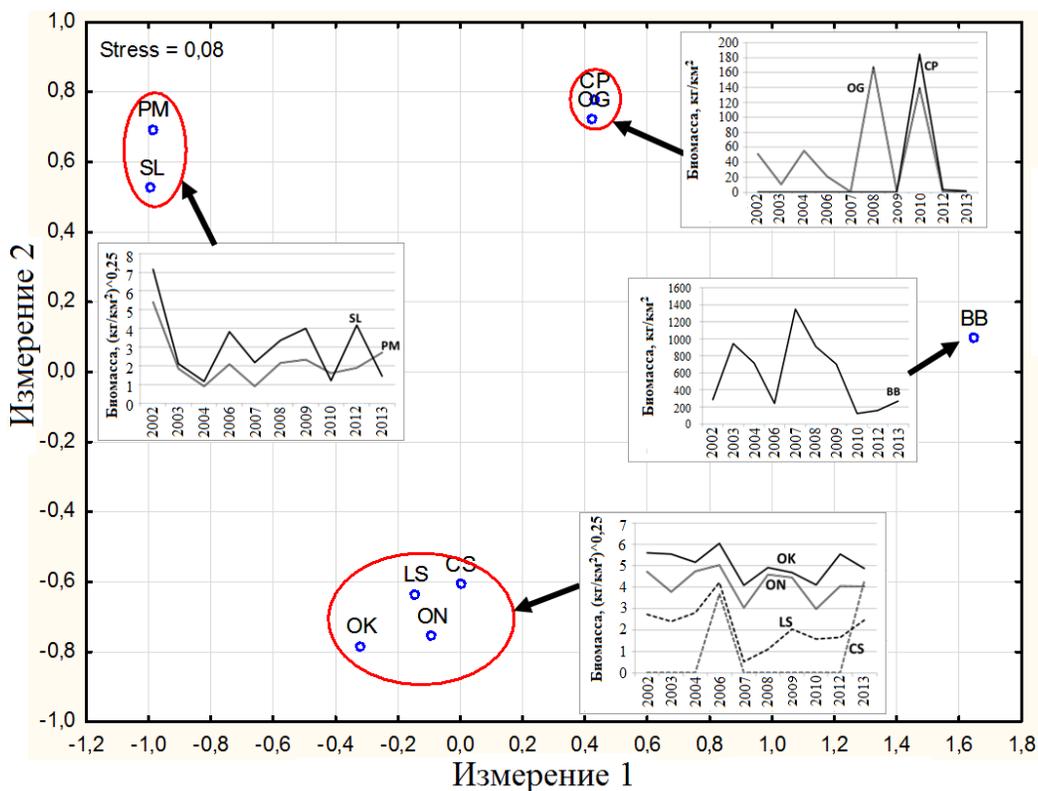


Рис. 14. Классификация доминирующих видов nekтона по сходству межгодовой динамики их биомасс в Алеутской котловине: *BB* — северный кальмар; *CS* — сайра; *CP* — сельдь; *LS* — серебрянка; *OG* — горбуша; *OK* — кета; *ON* — нерка; *PM* — северный однопёрый терпуг; *SL* — светлопёрый стенобрах. Графиками показаны межгодовые изменения обилия отдельных видов в выделенных группах

Fig. 14. Classification of the dominant nekton species by similarity of year-to-year dynamics of their biomass in the Aleutian Basin: *BB* — *Boreoteuthis borealis*; *CS* — *Cololabis saira*; *CP* — *Chupea pallasii*; *LS* — *Leuroglossus schmidtii*; *OG* — *Oncorhynchus gorbuscha*; *OK* — *Oncorhynchus keta*; *ON* — *Oncorhynchus nerka*; *PM* — *Pleurogrammus monopterygius*; *SL* — *Stenobranchius leucopsarus*; the dynamics for certain species are shown by graphs

биологических стратегий данных видов, отражающихся в популяционной структуре и нагульных миграциях, напрашивается вывод о несвязанности межгодовой динамики сельди и горбуши. Вообще, как видно на рис. 14, сельдь играла довольно скромную роль в структуре nekтона, за исключением 2010 г. В этом году массовая доля сельди в 8-м районе достигла 22 % (см. рис. 9). Такой высокий показатель объясняется массовым выходом нагульной сельди в эпипелагиаль 8-го района из смежных акваторий (Анадырский и Наваринский шельфовые районы).

Обособленно на плоскости МНШ расположен северный кальмар, динамика его биомассы не была сходной с динамикой биомассы ни одного другого вида, по крайней мере из доминирующей группировки. При рассмотрении динамики биомассы северного кальмара можно заметить, что ее максимумы приходились на минимальные значения биомасс других видов, либо у них прослеживались тенденции к ее снижению.

Результаты анализа МНШ по сходству межгодовой динамики обилия доминирующих видов показали, что в акватории верхней эпипелагиали Командорской котловины (рис. 15) виды группировались иначе, чем в 8-м районе. Исключение составила пара стенобрах — терпуг, динамика обилия которых была сходна в обоих случаях. Условное расстояние на плоскости МНШ между видами в выделенных группах было большим, чем в 8-м районе, что показывает меньшую взаимосвязь в их межгодовой динамике обилия.

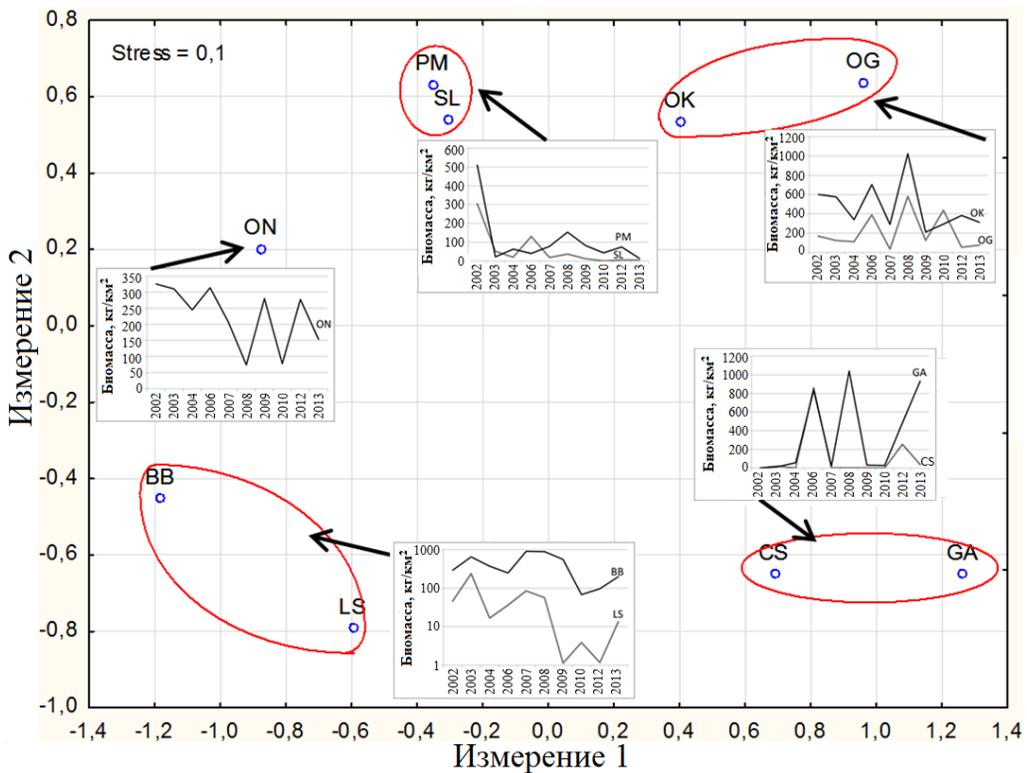


Рис. 15. Классификация доминирующих видов нектона по сходству межгодовой динамики их биомасс в Командорской котловине: *BB* — северный кальмар; *CS* — сайра; *GA* — трёхиглая колюшка; *LS* — серебрянка; *OG* — горбуша; *OK* — кета; *ON* — нерка; *PM* — северный однопёрый терпуг; *SL* — светлопёрый стенобрах. Графиками показаны межгодовые изменения обилия отдельных видов в выделенных группах

Fig. 15. Classification of the dominant nekton species by similarity of year-to-year dynamics of their biomass in the Commander Basin: *BB* — *Boreoteuthis borealis*; *CS* — *Cololabis saira*; *GA* — *Gasterosteus aculeatus*; *LS* — *Leuroglossus schmidti*; *OG* — *Oncorhynchus gorbuscha*; *OK* — *Oncorhynchus keta*; *ON* — *Oncorhynchus nerka*; *PM* — *Pleurogrammus monopterygius*; *SL* — *Stenobranchius leucopsarus*; the dynamics for certain species are shown by graphs

Всего было выделено 4 группы видов и 1 вид — нерка — имел индивидуальный, не похожий на остальные характер межгодовой динамики обилия и поэтому не вошел в состав какой-либо группы. В **первую группу** были выделены кета и горбуша, на графике (рис. 15) видно, что кривые на определенном временном отрезке располагались практически параллельно. В отличие от 8-го района, где динамика обилия этих видов была различна, в акватории 12-го района изменения в обилии кеты и горбуши были синхронными. Напрашивается вывод, что комплементарность или альтернативность этих видов проявляется по-разному в отдельных районах.

Ко **второй группе** были отнесены сайра и колюшка, однако синхронности в межгодовой динамике их обилия при рассмотрении графика не наблюдается. Здесь, как и в случае с горбушей и сельдью в 8-м районе, отмечено совпадение максимумов биомассы в 2006 г. Учитывая разные биотопические статусы и экологические стратегии этих видов, можно говорить об отсутствии связи в межгодовой динамике обилия данных видов.

Определенное сходство в межгодовой динамике обилия наблюдалось у северного кальмара и серебрянки, которые были выделены в **третью группу**. Сходства просматриваются только в логарифмическом масштабе, из-за большой разницы в обилии данных видов.

Как уже отмечено выше, довольно сходной была динамика обилия терпуга и стенобраха, они были отнесены к **четвертой группе**. Высокая степень схожести об-

условлена по большей части резким сокращением биомассы этих видов после 2002 г., затем наблюдались сходные, но иногда даже асинхронные изменения в небольших временных промежутках.

Межгодовая динамика обилия нерки сильно отличалась от динамики остальных видов. Отличия заключаются в относительно стабильных уровнях биомассы в начале 2000-х гг. и резких флюктуациях после 2006 г., которые не наблюдались у других доминирующих видов или были противоположными динамике видов первой группы (кета и горбуша).

Таким образом, за исключением пары видов — терпуга и светлоперого стенобраха — группировки видов по сходству межгодовой динамики их обилия значительно различались в акваториях верхней эпипелагиали Алеутской и Командорской котловин. Виды, которые были комплементарны в одном районе, в другом могли быть, наоборот, альтернативными (например, кета, горбуша и нерка). Это обстоятельство свидетельствует о преобладающей роли региональных факторов над макромасштабными (Шунтов и др., 2010), что проявляется как в условиях среды (температура, циркуляция и др.), так и в биологических особенностях отдельных видов (разные сроки и пути миграций).

### *Межгодовая динамика общей биомассы нектона*

Динамика общей биомассы нектона в двух районах имела тенденцию к снижению (рис. 16), хотя это не сразу заметно из-за довольно высоких колебаний ее уровней в разные годы. Амплитуда этих колебаний в среднем составляла 2–3-кратную величину. Значительные флюктуации общей биомассы, как уже отмечено выше, основаны на изменениях обилия отдельных массовых видов и типе видовой структуры в данный период исследования. Например, для 12-го района значительные колебания общей биомассы в 2004–2009 гг. обоснованы преимущественно синхронными вариациями обилия двух массовых видов — горбуши и кеты.

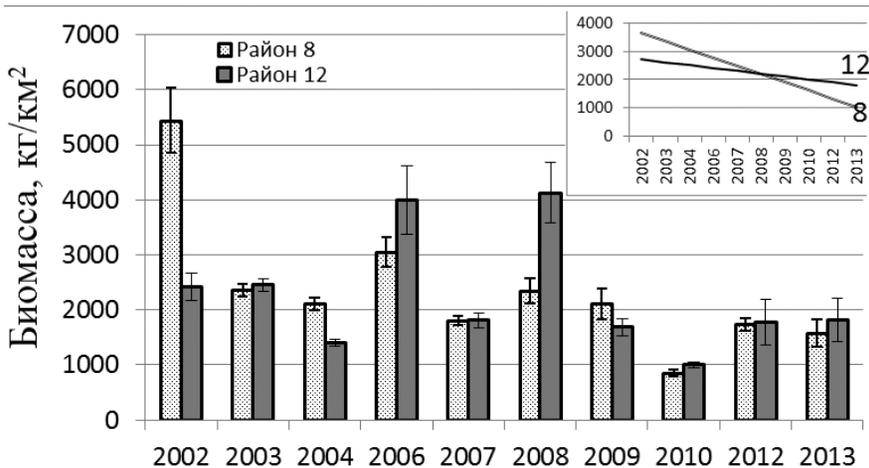


Рис. 16. Межгодовая динамика общей биомассы нектона в верхней эпипелагиали Алеутской и Командорской котловин, планками погрешностей обозначены средние значения стандартных отклонений величин обилия всех видов, на малом графике обозначены линейные тренды

Fig. 16. Year-to-year dynamics of total nekton biomass in the upper epipelagic layer of the Aleutian and Commander Basins; mean standart deviation is shown for all species, linear trends are presented at small panel

Если разделить весь период исследований на два этапа, согласно срокам теплого и холодного режимов (2002–2006 и 2007–2013 гг.), то средняя биомасса для акватории 8-го района изменилась с 3241 до 1736 кг/км², для 12-го района — с 2459 до 1976 кг/км². В процентном выражении сокращение биомассы составило соответственно 46 и 20 %.

При разных уровнях изменения биомассы ее среднемноголетний уровень в данных районах был практически одинаков: 2338 кг/км² в 8-м районе и 2249 кг/км² в 12-м. В отдельные же годы уровень биомасс был равным не всегда: в 2002, 2004, 2009 гг.

биомасса была выше в 8-м районе, в 2006, 2008, 2010 гг. — в 12-м, в 2003, 2007, 2012, 2013 гг. общая биомасса была практически одинакова.

Межгодовые изменения общей биомассы nekтона в обоих районах проходили в высокой степени синхронно, тенденции к повышению или понижению обилия наблюдались одновременно в 8-м и 12-м районах. Так, коэффициент корреляции между изменением общей биомассы в двух районах без учета 2002 г. составил величину 0,78 ( $p = 0,018$ ) при коэффициенте детерминации 0,61, что свидетельствует о хорошей статистической взаимосвязи. Этот год был убран из корреляционного анализа вследствие того, что в 2002 г. была зафиксирована аномально высокая биомасса стенобраха (см. рис. 9), на уровень которой повлияло одно сверхрезультативное траление.

Сокращение тотальной биомассы nekтона в обоих районах обеспечилось изменением обилия одних и тех же доминирующих видов: северный кальмар, серебрянка, кета, нерка, северный одноперый терпуг, свелоперый стенобрах. Все эти виды, при различных амплитудах колебаний, имели отрицательный межгодовой тренд изменения биомассы. Интересно также, что в обоих районах межгодовая динамика горбуши имела нулевой межгодовой тренд.

Для двух районов исследования было выделено 4 группы видов: лососи, кальмары, мезопелагический комплекс рыб, виды-мигранты низкобореального и субтропического комплексов (рис. 17, 18, табл. 3). Межгодовая динамика массовой доли этих групп сильно варьировала в течение всего периода исследований в акваториях как Алеутской, так и Командорской котловин.

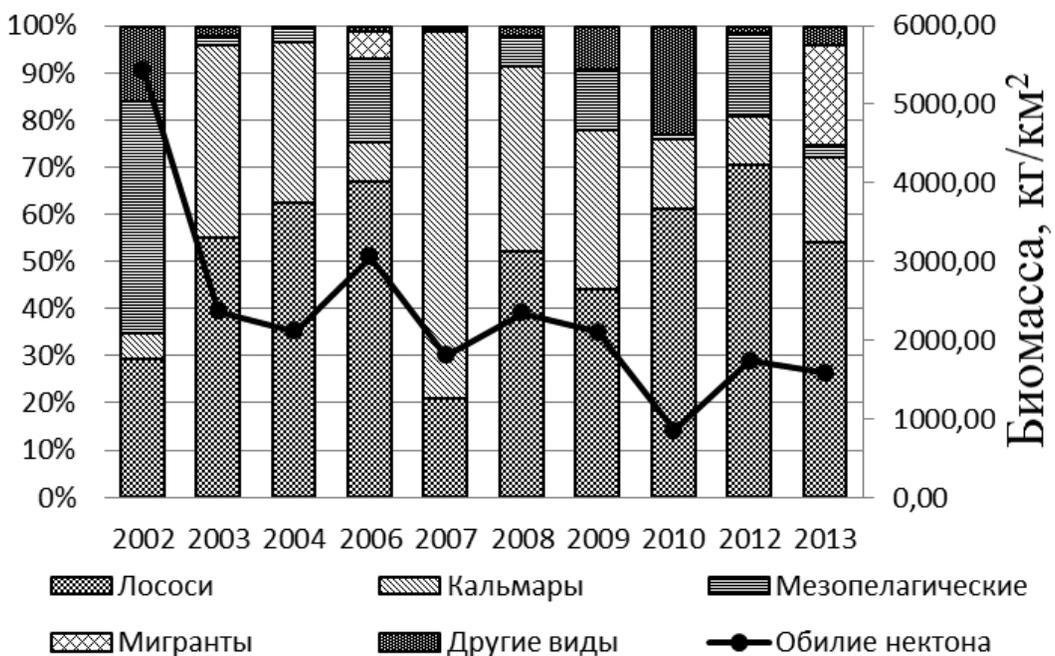


Рис. 17. Межгодовая динамика массовой доли основных групп nekтона в верхней эпипелагиали Алеутской котловины в осенний период, на графике показана кривая изменения общей биомассы nekтона

Fig. 17. Year-to-year dynamics of weight percentage for the main nekton groups in the upper epipelagic layer of the Aleutian Basin in fall and dynamics of the total nekton biomass

Так, в 8-м районе (рис. 17, табл. 3) доля лососей изменялась волнообразно: поступательный рост массовой доли с 2002 г. (29,3 %) по 2006 г. (66,9 %) с последующим спадом в 2007 г. до 21,0 %, вероятно, из-за увеличения доли кальмаров, а именно северного кальмара (см. рис. 9), и новым ростом вплоть до 2012 г. (70,4 %). В 2013 г. доля лососей немного снизилась (до 54,0 %), при этом данное значение очень близко к среднемноголетнему уровню (51,6 %). Что характерно, тренды межгодовой динамики обилия лососей в абсолютных единицах и массовой доле различаются: доля лососей

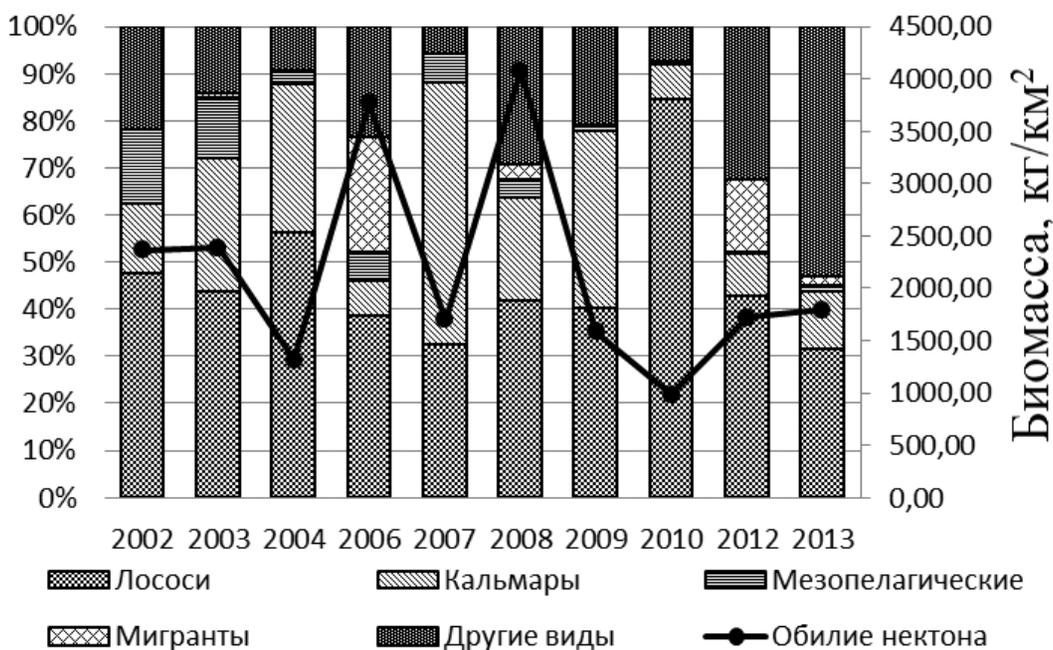


Рис. 18. Межгоддовая динамика массовой доли основных групп нектона в верхней эпипелагиали Командорской котловины в осенний период, на графике показана кривая изменения общей биомассы нектона

Fig. 18. Year-to-year dynamics of weight percentage for the main nekton groups in the upper epipelagic layer of the Commander Basin in fall and dynamics of the total nekton biomass

в нектоне за период исследования постепенно увеличивалась, динамика биомассы в абсолютных единицах, наоборот, имела отрицательный тренд.

Доля кальмаров за период исследования также значительно варьировала, от 5,6 (2002 г.) до 77,6 % (2007 г.). Межгоддовые изменения доли кальмаров в нектоне (рис. 17) имели пульсирующий характер: ее резкое увеличение с 5,6 до 40,9 % в период 2002–2003 гг., затем постепенное снижение с 40,9 % в 2003 г. до 8,4 % в 2006 г., после чего снова наблюдалось резкое увеличение до 77,6 % в 2007 г. с последующим постепенным снижением до 10,4 % в 2012 г., в 2013 г. доля кальмаров немного возросла, до 17,9 %. Среднеголетняя доля составила 28,3 %. Стоит отметить, что на диаграмме наглядно проявляется обратно пропорциональная зависимость процентного содержания кальмаров и лососей, совместно они составляют в среднем 80 % биомассы нектона, но эту долю кальмары и лососи делили между собой по-разному в разные годы исследования, коэффициент линейной корреляции составил величину  $-0,55$  ( $p = 0,1$ ).

Виды мезопелагического комплекса в среднем занимали 11,5 % биомассы, тип межгоддовой динамики характеризовался чередованием относительно высоких и низких процентных значений с периодом 1–2 года. Наиболее высокая доля была отмечена в 2002 г., в основном она слагалась из высоко оцененной биомассы стенобраха.

Представители низкобореального и низкобореально-субтропического комплексов (мигранты) отмечались более-менее заметным присутствием только в 2006 и 2013 гг. Основу данной группы составляла сайра, которая массово встречалась в нескольких уловах, что заметно отразилось при расчете общей биомассы. Проникновению этого вида в Алеутскую котловину способствовали благоприятные гидрологические условия — более северное распространение теплых океанических вод, которые формируют термическое поле поверхностных вод выше 9–10 °C в Алеутской котловине. Не меньшее значение имеет успешное воспроизводство, так как при высокой численности популяции особи этого вида вынуждены охватывать большие пространства для нагула.

В 12-м районе (рис. 18, табл. 3) доля лососей на протяжении всего периода исследований находилась примерно на одном уровне. Межгоддовые вариации от средне-

Обилие (кг/км<sup>2</sup> и %) основных групп nekтона верхней эпипелагиали Алеутской (8-й район) и Командорской (12-й район) котловин западной части Берингова моря в осенний период 2002–2013 гг.

Weight percentage and biomass (kg/km<sup>2</sup>) of the main nekton groups in the upper epipelagic layer of the biostatistical areas №№ 8 and 12 in the western Bering Sea in the falls of 2002–2013

Район	Группа	2002	2003	2004	2006	2007	2008	2009	2010	2012	2013	Среднее	StDev	
8, биомасса, %	Лососи	29,3	55,0	62,4	66,9	21,0	52,0	44,0	61,0	70,4	54,0	51,6	16,0	
	Кальмары	5,6	40,9	34,1	8,4	77,6	39,3	33,8	14,9	10,4	17,9	28,3	21,8	
	Мезопелагические	49,4	2,2	3,2	17,5	1,3	6,7	12,9	1,3	17,8	2,7	11,5	14,8	
	Мигранты	0	0	0	6,1	0	0	0	0	0	0	2,5	6,9	
	Остальные	15,7	1,9	0,3	1,1	0,1	2,0	0	9,3	22,8	1,4	3,9	5,8	7,7
	Всего	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
8 биомасса, кг/км <sup>2</sup>	Лососи	1593,4	1297,8	1315,6	2043,0	378,7	1218,7	927,2	517,0	1221,2	854,0	1136,6	492,6	
	Кальмары	304,7	965,3	720,1	257,1	1401,3	920,8	712,3	126,2	180,9	283,1	587,2	422,9	
	Мезопелагические	2688,6	52,9	67,9	533,7	23,4	156,2	271,9	11,6	309,4	43,2	415,9	815,7	
	Мигранты	0	0	0	185,5	0	0	0	0	0	0	340,0	116,6	
	Остальные	854,7	45,4	6,4	33,8	2,0	45,9	194,5	193,3	22,4	61,3	146,0	258,7	
	Всего	5441,40	2361,40	2110,0	3053,10	1805,40	2341,60	2105,90	848,10	1733,90	1581,60	2338,30		
12, биомасса, %	Лососи	47,7	43,7	56,2	38,7	32,4	42,0	40,1	84,6	42,8	31,6	46,0	15,3	
	Кальмары	14,7	28,2	31,5	7,3	55,6	21,8	37,9	7,3	8,8	12,1	22,5	15,9	
	Мезопелагические	15,8	13,0	2,9	6,2	6,2	3,8	1,0	0,6	0,4	1,2	5,1	5,4	
	Мигранты	0	0,8	0	24,2	0	3,1	0	0	15,4	2,2	4,6	8,4	
	Остальные	21,8	14,3	9,4	23,6	5,8	29,3	21,0	7,5	32,6	52,9	21,8	14,2	
	Всего	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
12 биомасса, кг/км <sup>2</sup>	Лососи	1128,3	1044,0	738,8	1458,2	550,6	1710,9	635,6	829,5	737,9	566,2	940,0	392,5	
	Кальмары	347,0	672,3	413,5	274,4	946,2	888,6	600,5	71,7	152,4	216,7	458,3	305,3	
	Мезопелагические	374,9	310,1	37,9	233,5	105,6	154,1	15,7	5,6	7,0	22,0	126,6	136,6	
	Мигранты	0	19,5	0,6	914,1	0	126,6	0	0,1	265,8	37,4	136,4	286,3	
	Остальные	516,1	340,9	122,7	890,5	99,1	1198,1	333,5	73,6	560,3	947,9	508,3	391,8	
	Всего	2366,3	2386,8	1313,5	3770,7	1701,5	4078,3	1585,3	980,5	1723,4	1790,2	2169,6		

Примечание. StDev — стандартное отклонение.

многолетнего значения (46 %) составили около 7–10 %, за исключением 2010 г. В этот год доля лососей составила 86,4 % биомассы nekтона. Такая ситуация возникла за счет урожайного поколения сеголеток горбуши (Шунтов, Темных, 2011) и сохранения биомассы остальных лососей на среднемноголетнем уровне, в то же время наблюдалось снижение общей биомассы nekтона в результате резкого сокращения рыб мезопелагического комплекса, кальмаров и отсутствия мигрантов. В 2013 г. доля лососей была ниже среднемноголетнего уровня.

В динамике массовой доли кальмаров прослеживаются волнообразные изменения, схожие с таковыми в 8-м районе. Вариация процентных значений составила от 7,3 (2004 и 2010 гг.) до 55,6 % (2007 г.), а среднемноголетнее значение — 22,5 %. В 2013 г. доля кальмаров (12,1 %) была почти в 2 раза ниже среднемноголетнего уровня. Как и для 8-го района, в данной акватории наблюдалась отрицательная корреляция между долями кальмаров и лососей, однако она была слабее ( $-0,35$ ), а также статистически недостоверна ( $p = 0,3$ ).

Мезопелагический комплекс рыб в среднемноголетнем аспекте занимал почти в два раза меньшую долю (5,1 %), чем в 8-м районе. С 2002 г. просматривается поступательное снижение массовой доли этой группы видов с 16 до 1 % на протяжении периода исследования.

Виды-мигранты в 12-м районе были отмечены чаще, чем в 8-м районе, их доля также в среднем была выше. Они были отмечены в 2003 г. (1 %), 2006 г. (24 %), 2008 г. (3 %), 2012 г. (15 %) и 2013 г. (2 %). Основу данной группы слагали сайра и морской лещ. Миграции данных видов в Командорскую котловину определяются гидрологическими условиями: режимом водообмена и поверхностной температуры воды, которая в 12-м районе выше, чем в 8-м, как правило, на 1,5–3,0 °C. Как уже отмечено ранее, в 2013 г. доля мигрантов была выше именно в 8-м районе (21 %) из-за особенностей гидрологических условий в этом году.

Стоит отметить, что в акватории Командорской котловины значительная доля биомассы приходилась на виды, не вошедшие ни в одну группу, основу биомассы здесь составляла трёхиглая колюшка, которая неоднократно занимала доминирующую позицию по массе в этом районе.

Немаловажен тот факт, что лососи в акваториях Алеутской и Командорской котловин имеют различное происхождение и возрастной состав в осенний период. В Алеутской котловине большую долю имеют представители молоди кеты и нерки старше одного года, а также много нагульной половозрелой кеты и горбуши, при этом здесь концентрируются стада лососей как из российских, так и американских и даже японских рек. В Командорской котловине это также наблюдается, но в значительно меньшей степени, в данной акватории концентрируется больше всего посткатадромной молоди всех видов тихоокеанских лососей.

### **Заключение**

Видовой состав nekтона Командорской и Алеутской котловин осенью 2002–2013 гг. был в высокой степени схожим, однако в первом районе были более представлены виды демерсального комплекса, вероятно, из-за выноса их молоди в эпипелагиаль, также в этом районе чаще были встречены представители низкобореального и низкобореально-субтропического биогеографических комплексов. В среднем на акватории Командорской котловины за съемку в уловах встречали 28 видов, в Алеутской котловине — 21 вид.

В среднемноголетнем аспекте в обоих районах доминирующими видами по биомассе были кета и северный кальмар, на долю которых пришлось 56 % в 8-м и 44 % в 12-м районах. Видовая структура доминирующих видов в обоих районах была в значительной степени сходна, однако одни и те же виды могли занимать разное ранговое положение в том или ином районе (горбуша, трёхиглая колюшка, светлоперый стенобраз). Южные мигранты составляли более весомую долю в 12-м районе (основной вклад вносила сайра). Нектонное сообщество 8-го района отличалось более высокой

степенью доминирования, здесь на долю видов-доминантов, занимавших 1-й ранг в видовой структуре, приходилось около 44 % биомассы, тогда как в 12-м районе — 35 %.

Классификация годов наблюдений по сходству видовой структуры (метод МНШ) позволила выделить 2 основных кластера объектов как в 8-м, так и в 12-м районах. К первому кластеру были отнесены годы с доминированием северного кальмара (2003, 2004, 2008, 2009 гг. в 8-м районе, 2003, 2004, 2007, 2009 гг. в 12-м районе). Ко второй группе отнесены годы с доминированием кеты в 8-м районе и очень высокой долей трёхиглой колюшки в 12-м районе (2006, 2012, 2013 гг.). Остальные годы были либо промежуточными (2007, 2010, 2008 гг.), либо не похожими на остальные (2002 г.).

Анализ МНШ межгодовой динамики обилия видов выявил некоторое статистическое сходство по отдельным видам. Так, в 8-м районе было выделено три группы видов, один вид (северный кальмар) отличался характером динамики биомассы, непохожим на динамику остальных видов. В 12-м районе было выделено 4 группы видов, и 1 вид (нерка) отличался от остальных. За исключением пары видов — северного одноперого терпуга и светлоперого стенобраха, — группы видов в рассматриваемых районах отличались друг от друга.

Изменения видового разнообразия (индекс доминирования Симпсона) в 8-м и 12-м районах до 2009 г. имели синхронный характер, при этом среднегодовое значение индекса было выше в 8-м районе. После 2009 г. кривые изменения индекса доминирования перешли в асинхронную фазу, при этом индекс Симпсона выравнился для обоих районов и составил величину 0,27.

В отношении общей биомассы nekтона оба района по этому показателю были очень схожи: 2338 кг/км<sup>2</sup> в 8-м районе и 2249 кг/км<sup>2</sup> в 12-м районе, при этом в межгодовом аспекте наблюдалась высокая степень синхронности. Для обоих районов отмечены отрицательные тенденции в изменении общей биомассы, при этом в 8-м районе наблюдался более крутой тренд. Снижение биомассы для 8-го района составило с 3241 (2002–2006 гг.) до 1736 кг/км<sup>2</sup> (2007–2013 гг.), для 12-го района — с 2459 до 1976 кг/км<sup>2</sup> (периоды те же). Изменения биомассы обеспечивались за счет одних и тех же видов. Таким образом, в нынешний холодный период общее обилие nekтона сократилась на 46 и 20 % соответственно в Алеутской и Командорской котловинах.

В результате анализа межгодовой динамики обилия различных групп видов была выявлена недостоверная отрицательная корреляция между лососями и кальмарами в Алеутской ( $-0,55$  ( $p = 0,1$ )) и Командорской котловинах ( $-0,35$  ( $p = 0,3$ )). Биомассы и доли этих групп изменялись волнообразно в обоих районах. Также выявлено сокращение доли рыб мезопелагического комплекса в обоих районах, при этом в 12-м районе доля мезопелагических рыб была в среднем ниже, чем в 8-м районе. Доля мигрантов в 12-м районе была значительно выше, чем в 8-м, в отдельные годы составляя до 24 % биомассы. Таким образом, nekтонные сообщества в 8-м и 12-м районах в высокой степени взаимосвязаны, это проявляется как в схожих показателях тотальных и относительных величин, так и в синхронной реакции компонентов сообщества на изменяющиеся условия среды. Тем не менее, в связи с различием гидрологических условий в региональном масштабе, nekтонные сообщества верхней эпипелагиали Алеутской и Командорской котловин имеют свои особенности, которые проявляются в составе, структуре и межгодовой динамике nekтона.

*Автор выражает искреннюю признательность коллегам из ТИНРО-центра, благодаря которым был собран и обработан полученный материал, используемый в данной работе: И.И. Глебову, А.Н. Старовойтову, Г.М. Гаврилову, А. Я. Ефимкину, а также всем сотрудникам-ихтиологам, принимавшим участие в рейсах. Отдельно автор благодарит Е.О. Басюка за предоставленные данные по гидрологическим параметрам. Особую благодарность автор выражает своему научному руководителю д-ру биол. наук, профессору В.П. Шунтову, а также д-ру биол. наук О.А. Иванову за ценные замечания и неоценимую помощь при подготовке статьи.*

## Список литературы

- Аксютин З.М.** Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.
- Атлас количественного распределения нектона в западной части Берингова моря** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2006. — 1072 с.
- 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.
- Волвенко И.В.** Видовое разнообразие макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 21–63.
- Волвенко И.В.** Интегральные характеристики макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2009. — 50 с.
- 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.
- 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.
- 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.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей** : монографический справочник / под ред. Ф.С. Терзиева. — СПб. : Гидрометеоиздат, 1999. — Т. 10, вып. 1: Берингово море. — 300 с.
- Глебов И.И.** 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.
- Глебов И.И., Хоружий А.А., Матвеев В.И.** Особенности состава нектонного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в раннелетний период // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 61–76.
- Зенкевич Л.А.** Биология морей СССР : монография. — М. : ИОАН СССР. — 1963. — 750 с.
- Иванов О.А.** Зоогеографическое районирование пелагиали западной части Берингова моря на основе ареалов нектона // Биол. моря. — 2013. — Т. 39, № 6. — С. 400–410.
- Иванов О.А.** Зоогеографическое районирование северо-западной части Японского моря на основе ареалов пелагического нектона // Биол. моря. — 2009. — Т. 35, № 1. — С. 70–79.
- Иванов О.А., Суханов В.В.** Видовая структура нектона западной части Берингова моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2012. — № 1. — С. 43–60.
- Мэгарран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение : монография. — М. : Мир, 1992. — 181 с.
- Науменко Н.И.** Многолетние изменения в пелагическом ихтиоценозе западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 49–57.
- 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.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : монография. — М. : Наука, 1982. — 288 с.
- Радченко В.И.** Состав, структура и динамика нектонных сообществ эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1994. — 24 с.
- Хен Г.В.** Сезонная и межгодовая изменчивость вод Берингова моря и ее влияние на распределение и численность гидробионтов : дис. ... канд. геогр. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1988. — 160 с.
- Хен Г.В., Заочный А.Н.** Изменчивость расхода Камчатского течения и океанологических параметров в Камчатском проливе // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 158. — С. 247–260.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др.** К обоснованию экологической ёмкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 149–184.
- 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 : монография. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

**Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др.** Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Иллюзии и реалии экосистемного подхода к изучению и управлению морскими и океаническими биологическими ресурсами // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 3–29.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 1. Ретроспективный анализ и обзор представлений о закономерностях в динамике популяций и сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 155. — С. 3–32.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 2. Современный статус пелагических и донных сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 155. — С. 33–67.

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

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

**Litzow M.A., Mueter F.J.** Assessing the ecological importance of climate regime shifts: An approach from the North Pacific Ocean // Progress in oceanography. — 2014. — Vol. 120. — P. 110–119.

*Поступила в редакцию 23.07.14 г.*