

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ**УДК 574.584(265.5)****А.А. Хоружий, С.В. Найденко***

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

**ВИДОВАЯ СТРУКТУРА И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА
БИОМАССЫ НЕКТОНА В ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ
ПРИКУРИЛЬСКИХ ВОД ТИХОГО ОКЕАНА В ЛЕТНИЕ
ПЕРИОДЫ 2000-Х ГГ.**

Акватория прикурильских вод северо-западной части Тихого океана характеризуется высокой биологической и рыбопромысловой продуктивностью. По материалам рейсов, проведённых в верхней эпипелагиали (0–50 м) прикурильских вод Тихого океана в июне-июле 2004–2012 гг., были рассмотрены особенности видовой, количественной и пространственной структуры нектонного сообщества верхней эпипелагиали. Особенность видовой структуры нектонного сообщества заключается в высокой динамике биомасс массовых групп и видов, составляющих «ядро» сообщества, — лососи, мезопелагические виды рыб и кальмаров, а также субтропические виды. Обилие видов и плотность нектона увеличивались с севера (районы 5, 6) на юг (районы 9, 10), а также по мере удаления от берега (районы 7, 9) в океан (районы 8, 13), при этом увеличивается видовое богатство (с 42 до 76) и число доминирующих видов (с 4 до 10). Основу биомассы нектона слагали мезопелагические виды рыб, доля которых составляла 37–60 % (1,6–2,5 млн т) в сообществе. Однако к 2012 г. их доля сократилась до 21 % (378 тыс. т), а доля лососей увеличилась до 40 % (706 тыс. т), за счёт чего они в последние годы (2010–2012) доминируют в нектонном сообществе.

Ключевые слова: прикурильские воды СЗТО, верхняя эпипелагиаль, нектон, видовая структура, мезопелагические виды рыб, лососи.

Khoruzhiy A.A., Naydenko S.V. Species structure and year-to-year dynamics of nekton biomass in the upper epipelagic layer of the Pacific waters at Kuril Islands in summer periods of the 2000s // *Izv. TINRO*. — 2014. — Vol. 176. — P. 16–36.

The North-West Pacific waters at Kuril Islands are characterized by high productivity because of high water dynamics due to interaction of the Kamchatka, Oyashio, and Kuroshio Currents and tidal mixing. Abundance, species composition, and spatial density of nekton in the upper epipelagic layer (0–50 m) of this area are considered on the data of trawl surveys conducted in June–July of 2004–2012. In total, 97 species of nekton are found in the trawl catches, including 73 species of fish and 24 species of cephalopods belonged to 15 genera and 8 families. Myctophidae have the highest species richness and biomass among fish (12 species, 33% of the total nekton biomass), and Gonatidae have the highest number of species and biomass among cephalopods (13 species, 11 %). Mesopelagic fishes, being temporary inhabitants of the epipelagic layer, dominate in the nekton community (54 species, 60 % of

* Хоружий Алексей Александрович, младший научный сотрудник, e-mail: alex.khoruzhiy@gmail.com; Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: naydenko@tinro.ru.

Khoruzhiy Alexey A., junior researcher, e-mail: alex.khoruzhiy@gmail.com; Naydenko Svetlana V., Ph.D., leading researcher, e-mail: naydenko@tinro.ru.

total biomass), they migrate to the upper layer at night for feeding. Other important ecological groups are salmon migrating to spawning grounds and subtropical species migrating to feeding grounds. Ratio between these groups is very variable. Total abundance of nekton varied from 1.1 t/km² in 2010 to 4.6 t/km² in 2004, on average 2.4 t/km². Range of its spatial variation is even higher: 1.1–6.0 t/km²; it depends on evenness of species composition and abundance of dominant species; generally both total abundance and species richness increase from the north to the south, as boreal species are replaced by low-boreal and subtropical ones. From the other hand, the abundance and species richness increase from the shore toward the ocean: the total number of nekton species increases from 42 to 76, and the number of dominant species — from 4 to 10, so structure of the nekton community becomes more evened and polydominant. The highest abundance and species richness are observed in the Subarctic Front zone. Mean total biomass of nekton in the epipelagic layer of the surveyed area is estimated as $2442 \cdot 10^3$ t including 1.6–2.5 million t (37–60 %) of mesopelagic fish that was the major group of nekton in all years except 2012, when the biomass of mesopelagic fish was only $378 \cdot 10^3$ t (21 %) while the portion of salmon increased to 40 % because of extremely high biomass of pink salmon (27 % of the total nekton biomass). Year-to-year changes of the nekton abundance in the surveyed area are characterized by negative trend, with its minimal values in 2008, 2010, and 2012, but it is considered as a temporary tendency.

Key words: North-West Pacific, Kuril Islands, upper epipelagic layer, nekton community, species structure, mesopelagic fish, pacific salmon.

Введение

Акватория прикурильских (российских) и открытых сопредельных вод северо-западной части Тихого океана (СЗТО) характеризуется высокой биологической и рыбопромысловой продуктивностью, имеет исключительное значение для воспроизводства и нагула многих видов рыб и кальмаров. Высокая биопродуктивность вод этого района определяется высокой динамикой вод, связанной с взаимодействием течений — Камчатского, Ойясио и северных ветвей Куроисио, а также приливно-отливным перемешиванием у Курильской гряды (Favorite et al., 1976; Ohtani, 1991; Истоки Ойясио, 1997; Шунтов, 2001).

В начале 1990-х гг. в рассматриваемом районе, как и в дальневосточных морях, произошли существенные перестройки в климато-океанологическом режиме и биоте, снизилась численность некоторых массовых рыб, в том числе дальневосточной сардины, японской скумбрии и японского анчоуса (Шунтов, 1986; Дударев, 1990; Радченко, 1994; Василенко и др., 1997; Беляев, 2003; Шунтов, Темных, 2011в). В это же время сократилась численность минтая хоккайдских и курильских группировок (Шунтов и др., 1993). В результате произошло снижение общей биомассы нектона, а в конце 1990-х и начале 2000-х гг. в сообществе верхней эпипелагиали возросла доля кальмаров, тихоокеанских лососей и миктофид (Иванов, 1998; Иванов, Суханов, 2002).

В дальнейшем общий запас и доля кальмаров по сравнению с 1990-ми гг. увеличились более чем вдвое (Шунтов, Темных, 2011б), а доля и вылов российских лососей в последние годы достигли исторического максимума (Шунтов, Темных, 2008, 2009, 2010, 2011а, в).

Кроме лососей в состав доминирующих групп нектона входят мезопелагические рыбы, преимущественно миктофиды, которые с наступлением сумерек и в ночное время совершают вертикальные суточные миграции в верхние слои эпипелагиали (Willis et al., 1988; Beamish et al., 1999; Brodeur et al., 1999; Watanabe et al., 1999; Sassa et al., 2002).

По мере прогрева водных масс многие субтропические виды нектона во время нагула в тёплое время года мигрируют в прикурильские воды Тихого океана, при этом концентрируются преимущественно в трансформированных субтропических водах и водах Субарктического фронта (САФ), где особенно сильно выражены сезонные изменения в составе и структуре нектонных сообществ (Фёдоров, Парин, 1998; Иванов, Суханов, 2002; Савиных и др., 2003; Иванов, 2005; Глебов и др., 2006). Подобная ситуация характерна и в целом для северо-западной Пацифики, где нектонное сообщество верхней эпипелагиали формируется в основном за счёт временных обитателей эпипелагиали, пребывающих здесь на протяжении определённого сезона или времени суток.

Основная цель настоящего исследования — описание динамики и особенностей видовой и пространственной структуры nekтона верхней эпипелагиали прикурильских океанических вод Тихого океана в раннелетние периоды 2000-х гг. — время массовых миграций через этот район тихоокеанских лососей на охотоморском направлении.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили данные по составу и биомассе nekтона, собранные в экспедициях ТИНРО-центра в прикурильских водах Тихого океана в июне-июле 2004–2012 гг. За указанный период исследований в верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана было выполнено 8 стандартных комплексных съёмок. Эти съёмки продолжили ряд многолетних экспедиционных исследований тихоокеанских лососей и их nekтонного окружения (рыб, кальмаров), начатых в данном районе в 1980-е гг.

Осреднение полученной информации проводили по стандартным биостатистическим районам (Шунтов и др., 1986, 1988; Волвенко, 1998, 2003; Нектон ..., 2005; Макрофауна ..., 2012). Однако при рассмотрении межгодовой динамики биомассы nekтона ввиду методических особенностей данные анализировались отдельно для присваловых 7–10-го и океанического 13-го районов (рис. 1, табл. 1).

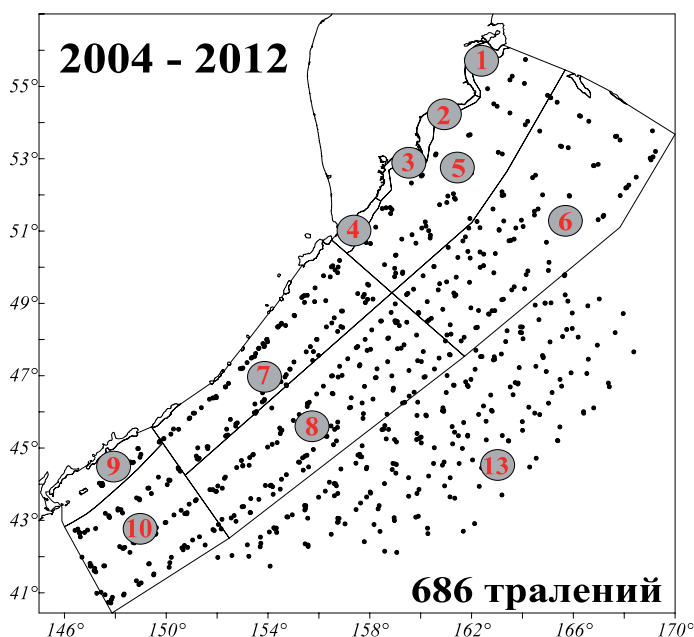


Рис. 1. Точки тралений и схема районирования открытых вод северо-западной части Тихого океана. Цифры — номера биостатистических районов (Шунтов и др., 1986, 1988; Волвенко, 1998, 2003)

Fig. 1. Scheme of trawlings and biostatistical areas in the North-West Pacific. Numerals 1–13 are the numbers of biostatistical areas (from: Шунтов и др., 1986, 1988; Волвенко, 1998, 2003)

Траления выполнялись на однотипных НИС «ТИНРО» и «Профессор Кагановский» разноглубинным тралом 80/396 м с мелкочейной вставкой в кутце. Скорость тралений в среднем составила 4,6 уз при средней площади облова трала за 1 ч 0,417 км². Выведение и удержание щитка на поверхности достигалось при длине вытравленных ваеров 238–354 м, в среднем 278,6 м. В качестве распорных средств использовались крыловидно-конические доски площадью 6,0 м² и массой 1300 кг каждая. Раскрытие трала определялось датчиком прибора SIMRAD FS 20/25. Вертикальное раскрытие в среднем составляло 33,1 м, горизонтальное — 48,5 м.

При сборе и обработке собранного материала применялись стандартные методики с осреднениями по биостатистическим районам. Численность и биомасса каждого вида или группы nekтона на единицу обловленной площади — квадратный километр (экз./км² и кг/км²) — для каждой траловой станции вычислялись по формулам

$$\frac{N}{A} \cdot \frac{1}{k} = \frac{N}{1.852 \cdot v \cdot t \cdot 0.001 \cdot a \cdot k} \quad \text{и} \quad \frac{M}{A} \cdot \frac{1}{k} = \frac{M}{1.852 \cdot v \cdot t \cdot 0.001 \cdot a \cdot k},$$

Таблица 1
Распределение траловых станций по биостатистическим районам в 2004–2012 гг.
Table 1

Number of trawlings in 2004–2012, by biostatistical areas									
Район	Количество тралений								Всего
	2004	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	
5	6	6	8	2	3	6	3	5	39
6	8	6	13	4	11	12	9	12	75
7	12	13	20	14	14	13	15	14	115
8	14	22	14	14	19	17	17	18	135
9	2	2	3	3	2	2	2	2	18
10	6	12	12	12	13	13	13	12	93
13	28	16	18	27	24	42	25	31	211
Всего	76	77	88	76	86	105	84	94	686
Ночные	21	26	32	24	31	34	28	37	233

Примечание. 5–6-й районы обследовались частично.

где N — число, экз., а M — масса рыб в улове, кг; A — площадь, обловленная во время траления, км²; v — скорость траления, уз; t — продолжительность траления, ч; a — горизонтальное раскрытие устья трала, м; k — коэффициент уловистости трала; 1,852 — число километров в морской миле, 1000 — число метров в километре.

Этот способ расчета отличается от классического «площадного» (Аксютин, 1968) только введением двух поправок p и k , компенсирующих недоучет гидробионтов. В нашем случае k — это κ_y , коэффициент уловистости трала, применялся индивидуально для каждого вида гидробионтов согласно принятым в практике аналогичных экосистемных съемок грациям (Волвенко, 1998; Нектон ..., 2005; Макрофауна ..., 2012).

Итоговая численность и биомасса гидробионтов рассчитывались по формуле

$$N(B) = Q \cdot S / 1000000,$$

где N, B — численность и биомасса вида, тыс. т или млн экз.; Q — средняя плотность распределения вида в пределах исследуемого района, экз. или кг на 1 км²; S — площадь, км².

Средняя плотность распределения вида в пределах района находилась как арифметическая средняя плотностей распределения вида на каждой отдельной станции (q). Эту величину определяли делением количества (n) или массы (b) вида в улове на величину протраленной за 1 ч площади (s), вычисленной исходя из горизонтального раскрытия трала и средней скорости судна, с учетом коэффициента уловистости вида (κ_y) по формуле

$$q = n(b) / \kappa_y \cdot s.$$

Все таблицы, графики и рисунки, использованные в работе, были построены по материалам нектонной базы данных ТИНРО-центра. Видовой список нектона приведен в табл. 2. Видовые названия рыб проверялись и уточнялись в соответствии с классификацией, принятой по Эшмайеру (Eschmeyer W.N. (ed). Genera, species, references (<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 2013), список кальмаров уточнялся по К.Н. Несису (1982).

Биомассы всех мезопелагических видов, совершающих вертикальные миграции в ночное время суток (в частности все миктофиды и некоторые кальмары), были пересчитаны только по ночным тралениям.

Результаты и их обсуждение

Гидрологические особенности района исследований

Особенностью гидрологического режима района исследований является взаимодействие вод субарктического (течения Курильское и Ойясио) и субтропического (течение Соя и северо-восточная ветвь течения Куроисио) происхождения. Весь район исследований полностью входит в состав Западного субарктического циклонического макрокруговорота (Favorite et al., 1976; Ohtani, 1991; Истоки Ойясио, 1997), западной

Таблица 2

Список видов рыб и кальмаров из траловых уловов верхней эпипелагиали СЗТО
в июне-июле 2000-х гг.

Table 2

List of fish and squid species in trawl catches from the upper epipelagic layer obtained
in the North-West Pacific in June-July of 2000s

Вид	K _v	Встречаемость, %	Плотность биомассы, кг/км ²
<i>Alepisaurus ferox</i>	0,3	4,8	1,35
<i>Alloposus mollis</i>	0,1	0,3	0,82
<i>Anotopterus nikparini</i>	0,3	14,3	1,68
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,5	15,7	0,39
<i>Arctozenus rissoi</i>	0,2	10,3	0,16
<i>Belonella borealis</i>	0,5	2,6	0,47
<i>Benthalbella dentata</i>	0,2	1,2	+
<i>Berryteuthis magister</i>	0,1	1,2	0,16
<i>Boreoteuthis borealis</i>	0,1	90,6	250,17
<i>Brama japonica</i>	0,5	15,0	34,21
<i>Caristius macropus</i>	0,5	0,1	+
<i>Ceratoscopelus warmingi</i>	0,1	2,6	3,44
<i>Chiroteuthis calyx</i>	0,1	1,7	0,25
<i>Cololabis saira</i>	0,1	2,0	73,81
<i>Cyclothone alba</i>	0,1	0,1	+
<i>Desmodema lorum</i>	0,5	0,4	0,04
<i>Diaphus gigas</i>	0,1	0,4	0,09
<i>Diaphus sp.</i>	0,1	0,4	0,41
<i>Diaphus theta</i>	0,1	61,4	204,61
<i>Engraulis japonicus</i>	0,1	3,4	153,64
<i>Entosphenus tridentatus</i>	0,1	0,6	0,04
<i>Eumicrotremus asperimus</i>	0,2	0,1	+
<i>Eumicrotremus orbis</i>	0,2	0,1	+
<i>Eumicrotremus sp.</i>	0,2	0,4	+
<i>Galiteuthis phyllura</i>	0,3	2,6	0,01
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,05	0,7	0,20
<i>Gonatopsis japonicus</i>	0,1	0,1	+
<i>Gonatopsis octopedatus</i>	0,1	0,3	+
<i>Gonatopsis sp.</i>	0,1	0,3	0,30
<i>Gonatus berryi</i>	0,1	0,1	+
<i>Gonatus kamtschaticus</i>	0,1	38,0	11,07
<i>Gonatus madokai</i>	0,1	19,5	1,62
<i>Gonatus onyx</i>	0,1	7,6	0,09
<i>Gonatus pyros</i>	0,1	1,6	0,03
<i>Gonatus sp.</i>	0,1	0,4	0,11
<i>Gymnacanthus detrisus</i>	0,5	0,6	0,02
<i>Hemilepidotus sp.</i>	0,4	12,8	0,07
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	0,4	0,1	+
<i>Hyperoglyphe japonica</i>	0,4	0,3	+
<i>Icichthys lockingtoni</i>	0,5	1,0	0,04
<i>Icosteus aenigmaticus</i>	0,5	0,4	0,07
<i>Japetella diaphana</i>	0,1	3,4	0,10
<i>Lamna ditropis</i>	0,5	1,5	5,84
<i>Lampadena urophaos</i>	0,1	0,4	+
<i>Lampanyctus jordani</i>	0,1	3,0	19,42
<i>Lestidiops ringens</i>	0,2	27,0	0,69
<i>Leuroglossus schmidtii</i>	0,1	47,2	187,31
<i>Liparis ochotensis</i>	0,5	0,1	3,20
<i>Liparis sp.</i>	0,5	0,1	0,02
<i>Lipolagus ochotensis</i>	0,1	25,3	3,09
<i>Magnisudis atlantica</i>	0,5	4,3	0,11

Вид	K _v	Встречаемость, %	Плотность биомассы, кг/км ²
<i>Malacocottus</i> sp.	0,5	0,1	+
<i>Mola mola</i>	0,5	1,6	6,88
<i>Moroteuthis robusta</i>	0,5	4,5	1,89
<i>Myctophum</i> sp.	0,1	0,9	+
<i>Nansenia</i> sp.	0,1	0,4	+
<i>Nemichthys scolopaceus</i>	0,1	1,3	0,01
<i>Notoscopelus japonicus</i>	0,1	15,0	195,25
<i>Okutania anonycha</i>	0,1	10,1	3,32
<i>Ommastrephes bartramii</i>	0,3	0,1	0,04
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	0,3	88,2	449,98
<i>Oncorhynchus keta</i>	0,3	84,5	124,83
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,3	17,8	5,70
<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,3	19,5	17,32
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	0,3	10,3	2,38
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	0,1	12,0	12,59
<i>Parasalmo mykiss</i>	0,3	0,4	0,12
<i>Pleurogrammus azonus</i>	0,4	0,3	+
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0,4	9,6	0,29
<i>Pleurogrammus</i> sp.	0,4	1,6	+
<i>Prionace glauca</i>	0,5	0,4	0,42
<i>Pterothrissus gissu</i>	0,1	23,9	0,72
<i>Sardinops melanostictus</i>	0,4	0,4	0,01
<i>Scomber japonicus</i>	0,3	1,6	0,46
<i>Scopelosaurus harryi</i>	0,1	39,9	21,23
<i>Sebastes</i> sp.	0,5	3,2	0,43
<i>Squalus suckleyi</i>	0,5	1,5	0,02
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	0,1	68,7	312,10
<i>Stenobranchius nannochir</i>	0,1	1,7	+
<i>Symbolophorus californiensis</i>	0,1	22,3	76,64
<i>Tactostoma macropus</i>	0,2	0,4	+
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	0,1	42,5	4,07
<i>Tetragonurus cuvieri</i>	0,3	1,9	0,78
<i>Theragra chalcogramma</i>	0,4	13,6	127,94
<i>Todarodes pacificus</i>	0,1	18,5	26,12
<i>Trachipterus ishikawai</i>	0,5	1,9	8,83
<i>Trachurus japonicus</i>	0,3	0,3	+
<i>Watasenia scintillans</i>	0,01	29,2	79,77
<i>Zaprora silenus</i>	0,5	5,8	0,16

Примечание. Виды, определённые лишь до уровня семейства (gen. sp.: Congridae, Nemichthyidae, Paralepididae, Gadidae, Hexagrammidae, Gonatidae), не приведены; выделены виды, пересчитанные только по ночным уловам; (+) — менее 0,01.

границей которого служат Восточно-Камчатское, Курило-Камчатское и течение Ойясио. На юге и востоке Западный субарктический круговорот ограничен Субарктическим течением (рис. 2, А). Перечисленные течения, наряду с мезомасштабными циклоническими и антициклоническими вихрями и САФ, разделяющим субарктические и субтропические водные массы, как известно, обуславливают особенности состава нектонных сообществ данного региона.

Распределение температуры на поверхности в период исследований (рис. 2, Б) соответствовало общей циркуляции вод, при этом всю акваторию можно разделить на холодную приостровную часть с преимущественно юго-западным переносом вод и более теплую открытую часть с переносом вод на северо-восток. В целом температура изменялась от 3–4 °С у Курильских островов до 12–13 °С на юге в районе САФ. Так, в южной части рассматриваемой акватории наблюдалось широтное положение темпера-

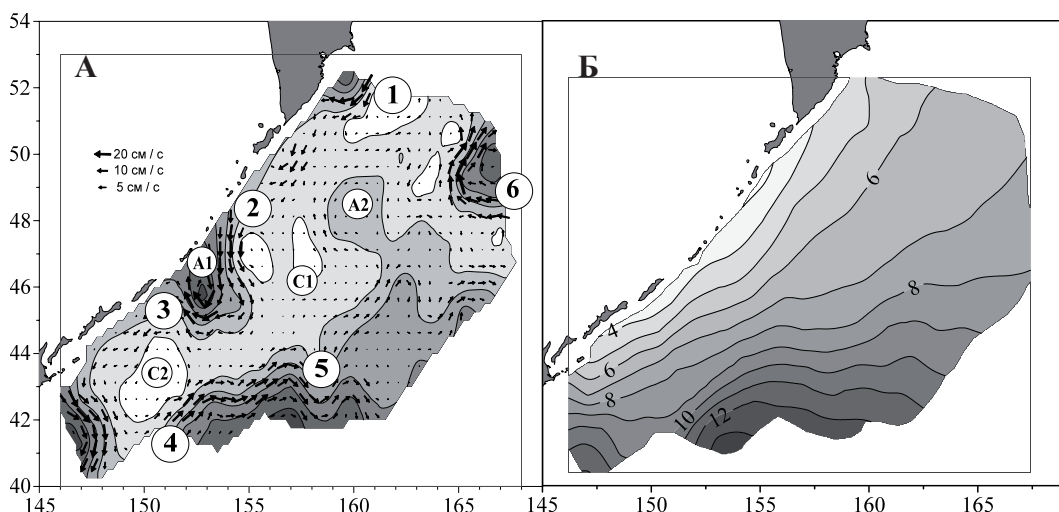


Рис. 2. Геоострофические течения (А) и средняя температура (Б, °С) на поверхности в июне-июле 2000-х гг. (по устным сообщениям Н.С. Ванина): 1 — Восточно-Камчатское течение, 2 — Курило-Камчатское, 3 — Ойясио, 4 — восточная ветвь Ойясио, 5 — Субарктическое течение, 6 — южная ветвь Аляскинского течения; А1, А2 — антициклонические вихри; С1, С2 — циклонические круговороты

Fig. 2. Scheme of geostrophic currents (А) and mean temperature at the sea surface (Б) in June-July of 2000s (contributed by N.S. Vanin, TINRO): 1 — East Kamchatka Current; 2 — Kuril-Kamchatka Current; 3 — Oyashio Current; 4 — eastern branch of the Oyashio Current; 5 — Subarctic Current; 6 — southern branch of the Alaskan Current; А1 and А2 — anti-cyclonic eddies; С1 and С2 — cyclonic gyres

тур — от 10 до 13 °С. Эта часть района занята преимущественно теплыми смешанными водами Субарктического течения. В камчатско-командорском районе и у северных Курильских островов под влиянием окраинных течений изотермы направлены с юго-запада на северо-восток. Здесь под влиянием Курило-Камчатского и течения Ойясио температура воды редко превышала 6 °С. Вблизи Курильских островов наблюдались самые низкие значения температуры, что связано с охлаждающим влиянием Курильского течения и функционированием мощных апвеллингов в центральной части гряды, поэтому летом температура здесь не превышает 4 °С.

Видовой состав нектона

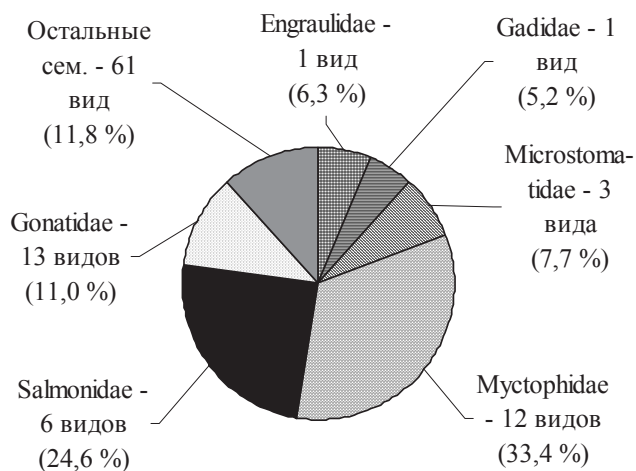
По количеству видов в эпипелагиали зоны течения Курошио и САФ на разных стадиях онтогенеза встречается 637–700 видов рыб (Новиков, 1980; Беляев, 2003). В пелагиали океанических вод у южных и северных Курильских островов их обнаружено соответственно 241 и 147, а у восточной Камчатки — всего 127 видов (Федоров, Парин, 1998). А по новым данным О.А. Иванова и В.В. Суханова (2013) насчитывается свыше 300 видов рыб и рыбообразных, обитающих в пелагиали прикурильских вод Тихого океана. В фауне головоногих по различным данным насчитывается 40–50 видов (Несис, 1982; Иванов, Суханов, 2013; Шевцов и др., 2013).

По нашим данным, в траловых уловах за рассматриваемый период (2004–2012 гг.) в верхней эпипелагиали прикурильских вод было встречено 97 видов нектона, из них 73 вида рыб и рыбообразных из 57 родов и 38 семейств, а также 24 вида головоногих моллюсков, относящихся к 15 родам и 8 семействам. Среди рыб первым по количеству видов и массовой доле в нектоне было сем. Myctophidae (12 видов), затем — сем. Salmonidae (6 видов), а у головоногих — сем. Gonatidae (13 видов) (рис. 3). Другие таксономические группы были представлены не более чем 3–4 видами.

Среди экологических группировок, выделяемых по связи рыб с пелагиалью, самой многочисленной была мерозипелагическая группа (в мерозипелагическую группу видов входят временные, ксеноэпипелагическую — случайные, а голоэпи-

Рис. 3. Количество и массовая доля (%) видов основных семейств nekтона верхней эпипелагиали СЗТО в июне-июле 2000-х гг.

Fig. 3. Number of species and percentage of total biomass for the main families of nekton in the upper epipelagic layer of the North-West Pacific in June-July of 2000s



пелагическую — постоянные обитатели эпипелагиали (Парин, 1968)), куда вошли 54 вида (60 %) из 23 семейств. Данную группу в основном слагали мигрирующие к местам нереста лососи, виды-мигранты, приходящие на нагул с юга, мезопелагические интерзональные виды из сем. Myctophidae, Paralepididae, Microstomatidae. В ксе-ноэпипелагическую группу вошли 22 вида (24 %) из 14 семейств: преимущественно редкие или случайные виды рыб, спорадически проникающие в эпипелагиаль из более глубоких слоёв (мезопелагические, батипелагические виды) или из донных биотопов (демерсальные виды). В голоэпипелагическую вошли 14 видов (15 %) из 13 семейств, при этом большинство обитателей данной группы относились к видам бореально-суб-тропического комплекса, нагуливающимся здесь в летний период: морской лещ *Brama japonica*, сайра *Cololabis saira*, ремнетел *Trachipterus ishikawai*, луна-рыба *Mola mola*, рыба-тряпка *Icosteus aenigmaticus* и некоторые другие.

Структура nekтонного сообщества

Количество видов в nekтонном сообществе верхней эпипелагиали рассматрива-емого района в различные годы менялось незначительно (табл. 3). В целом видовой состав за весь период исследований включал 97 видов, из года в год это количество изменялось в пределах 51–59 — из них 36–47 рыб и рыбообразных и 11–19 головоно-гих, при этом индекс доминантности* составил 5,3–8,0 (рис. 4, А), индекс Симпсона** — 0,12–0,19, а выравненность видовой структуры*** — 0,002–0,004. Межгодовая ди-намика плотности nekтона варьировала от 1,1 в 2010 до 4,6 т/км² в 2004 г., а в среднем составила 2,4 т/км². Однако при рассмотрении отдельных районов исследований динамика видового богатства изменяется сильнее (табл. 4, рис. 4, Б). В данном случае количество видов варьировало от 25 до 76, из них рыбы и рыбообразные составляли 18–57, а головоногие — 7–19, при этом индекс доминантности достигал 2,1–10,3, индекс Симпсона — 0,10–0,48, а выравненность видовой структуры — 0,001–0,019. В пространственном плане динамика плотности nekтона изменялась значительно, чем в межгодовом, — в среднем от 1,1 в 5-м до 6,0 т/км² в 10-м районе. Подобная ситуация связана с тем, что выравненность видовой структуры nekтона, как и степень доминирования видов, различается в зависимости от плотности их распределения на исследуемой акватории.

* Индекс доминантности $1/D$ указывает, какое количество видов доминирует в nekтоне, его ещё называют индексом Вильямса (Williams, 1964).

** Индекс разнообразия Симпсона $D = \sum p_i^2$, где p_i — доля i -го вида в генеральной сово-купности, включающей S видов (Simpson, 1949; Whittaker, 1965; Песенко, 1982; Волвенко, 2010).

*** Характеризует равномерность распределения численности животных: чем выше значение индекса, тем менее равномерно они распределены (Песенко, 1982; Мэггарран, 1992).

Таблица 3
Видовая структура nektona в верхней эпипелагиали СЗТО в июне-июле 2000-х гг.
в межгодовом плане

Table 3
Year-to-year dynamics of nekton species structure in the upper epipelagic layer
of the North-West Pacific in June-July

Показатель	2004	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Индекс Симпсона (D)	0,13	0,14	0,17	0,12	0,13	0,18	0,19	0,19
Индекс доминантности (1/D)	7,75	7,15	5,91	8,00	7,57	5,68	5,31	5,35
Выравненность видовой структуры (D/S)	0,002	0,003	0,003	0,002	0,002	0,003	0,004	0,003
Кол-во видов (S)	58	55	58	56	59	52	51	57
Плотность видов (M), т/км ²	4,6	2,7	3,2	1,9	2,4	1,1	2,2	1,5

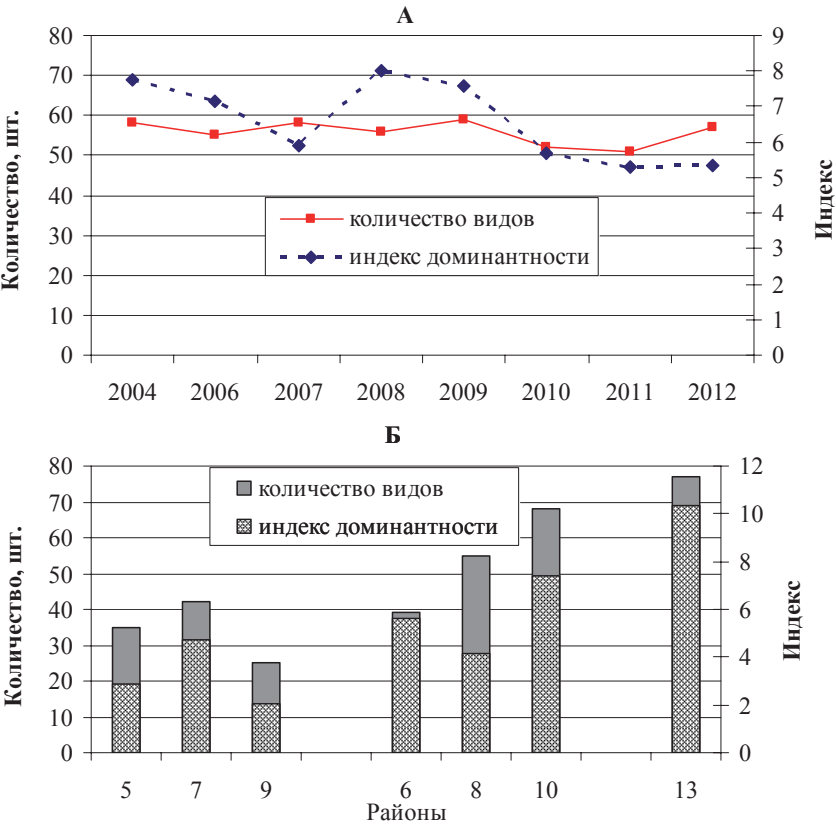


Рис. 4. Динамика видового богатства nektona в межгодовом плане (А) и по биостатистическим районам СЗТО (Б) в июне-июле 2000-х гг.

Fig. 4. Year-to-year dynamics (А) and spatial differences (Б) of nekton species richness in the epipelagic layer of the North-West Pacific in June-July, by biostatistical areas

Таблица 4
Видовая структура nektona в верхней эпипелагиали СЗТО в июне-июле 2000-х гг.
по районам исследования

Table 4
Species structure of nekton in the upper epipelagic layer of the North-West Pacific
in June-July of 2000s, by biostatistical areas

Показатель	Район							
	5	6	7	8	9	10	13	5–13
Индекс Симпсона (D)	0,35	0,18	0,21	0,24	0,48	0,14	0,10	0,09
Индекс доминантности (1/D)	2,89	5,60	4,74	4,17	2,06	7,38	10,32	10,76
Выравненность видовой структуры (D/S)	0,010	0,005	0,005	0,004	0,019	0,002	0,001	0,001
Кол-во видов (S)	35	39	42	55	25	68	76	97
Плотность видов (M), т/км ²	1,1	1,1	1,3	2,9	2,0	6,0	3,0	2,4

Анализ сходства видовой структуры в различных районах

Для анализа сходства видовой структуры исследованных районов использовался индекс видоразнообразия Съернсена-Чекановского* (Песенко, 1982; Волвенко, 2010). При этом была построена матрица сходства индексов (табл. 5), показывающая, что наибольшая схожесть наблюдалась между районами 5, 6 и 7 (0,73–0,77), 6 и 8 (0,74); 8, 10 и 13 (0,75–0,79). Причём район 9 выпадает из общей группы, для него было отмечено небольшое сходство с районом 5 (0,6). В подобном соотношении районов нет ничего странного, так как по расположению они являются смежными и часть из них объединяется системой течений, поэтому виды, встретившиеся в одном районе, с большой вероятностью должны присутствовать и в соседнем. По той же причине просматривается сходство видового состава районов в зависимости от их удалённости от берега. Например, в приостровных районах (№ 5, 7, 9) в большей степени встречаются надшельфовые виды, а в океанических (№ 6, 8, 10 и 13) — виды, обитание которых приурочено к открытым водам. Поэтому большее сходство (табл. 5) наблюдается между районами 6 и 8 (0,74), а не смежными 7 и 8 (0,64), а также между 5 и 9 (0,60), а не 9 и 10 (0,48).

Таблица 5

Матрица сходства индексов Съернсена-Чекановского по данным траловых уловов
в июне-июле 2000-х гг.

Table 5

Matrix of similarity (Sorensen-Czekanowski indices) for species composition of trawl catches
obtained from the upper epipelagic layer of the North-West Pacific in June-July of 2000s

Район	5	6	7	8	9	10	13
5	1,00	0,77	0,77	0,67	0,60	0,54	0,50
6	0,77	1,00	0,73	0,74	0,56	0,65	0,53
7	0,77	0,73	1,00	0,64	0,56	0,65	0,50
8	0,67	0,74	0,64	1,00	0,54	0,79	0,75
9	0,60	0,56	0,56	0,54	1,00	0,48	0,38
10	0,54	0,65	0,65	0,79	0,48	1,00	0,79
13	0,50	0,53	0,50	0,75	0,38	0,79	1,00

Примечание. Выделены высокие степени видового сходства.

Также для выделения особенностей районов и объединения их в группы был проведен кластерный анализ. При этом в данном случае учитывалась уже не только встречаемость видов в конкретных районах, но и их удельный вес, или плотность (кг/км²).

В результате кластерного анализа с учётом плотности видов (рис. 5) были получены дендрограммы, на которых в отдельные кластеры выделялись районы 9, 7 и районы 13, 10, 8, 6. Наибольшую корреляцию между собой имели районы 6 и 8 (0,81), а также 9 и 7 (0,80). Слабую корреляцию с остальными имели районы 5 и 13.

На основе проведённых выше анализов сходства и различия видовой структуры исследованные районы можно объединить в группы. Например, примыкающие к Курильским островам и Камчатке районы 5 и 7 часто оказывались в одном кластере, по-видимому, сюда также можно отнести и район 9, который, судя по индексу Съернсена-Чекановского, в большей степени коррелировал с 5-м районом (0,6). Океанические районы 6, 8 и 10 были в одном кластере, причём район 6 по индексу Съернсена-Чекановского и встречаемости видов в большей степени коррелировал со смежным 5-м (0,77), а по обилию видов был «ближе» к 8-му району. Район 13, судя по индексу Съернсена-Чекановского, коррелировал в большей степени с океаническими районами — 8-м (0,75) и 10-м (0,79), а по встречаемости видов «ближе» всего был к

* Данный индекс характеризует степень сходства видового состава (от 0 до 1) между сравниваемыми районами и рассчитывается по формуле $K = 2j/(a + b)$, где $a + b$ — количество видов в сравниваемых районах, j — количество совпадающих видов.

Районы	Матрица корреляций						
	5	6	7	8	9	10	13
5	1,00	0,72	0,53	0,47	0,26	0,33	0,31
6	0,72	1,00	0,60	0,81	0,22	0,69	0,51
7	0,53	0,60	1,00	0,54	0,80	0,53	0,38
8	0,47	0,81	0,54	1,00	0,20	0,74	0,63
9	0,26	0,22	0,80	0,20	1,00	0,28	0,12
10	0,33	0,69	0,53	0,74	0,28	1,00	0,51
13	0,31	0,51	0,38	0,63	0,12	0,51	1,00

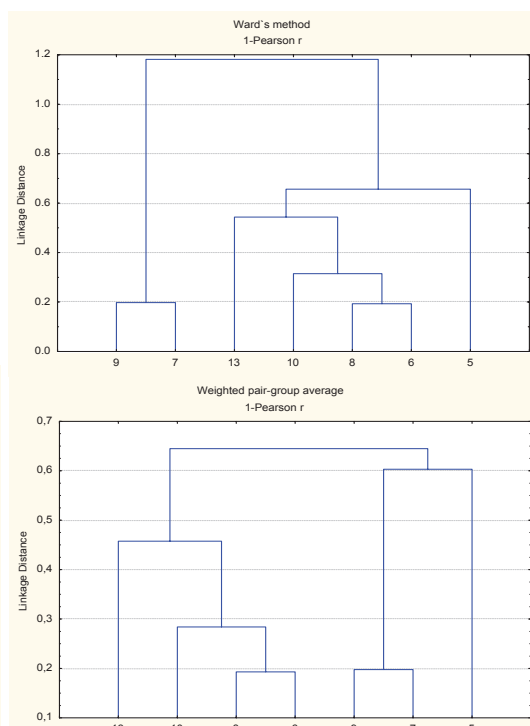
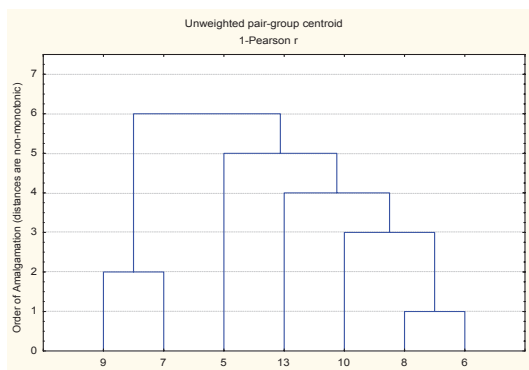


Рис. 5. Результаты кластерного анализа с учётом плотности видов ($\text{кг}/\text{км}^2$) в районах исследования в июне-июле 2000-х гг.

Fig. 5. Results of cluster analysis for spatial density (kg/km^2) of nekton species in the upper epipelagic layer of the North-West Pacific in June-July of 2000s, by biostatistical areas

8-му району, однако при анализе плотности видов он чаще остальных выделялся в отдельный кластер.

Таким образом, с учётом проведённых выше анализов по сходству видовой структуры районы 5, 7 и 9 следует рассматривать в группе присваловых океанических вод Курильских островов и Камчатки, районы 6, 8 и 10 — в группе сопредельных океанических вод Курильских островов и Камчатки, а район 13, граничащий с северной границей САФ, рассматривать отдельно.

Пространственная структура нектона

В присваловых океанических водах Курильских островов и Камчатки (районы 5, 7, 9) видовое богатство было самым низким — 25–42 вида (табл. 6), что во многом обусловлено влиянием холодного течения Ойясио и широтной зональностью (Беклемишев, 1969; Волвенко, 2009). Поэтому здесь встречались преимущественно широко- и высокобореальные виды, в числе которых преобладающий по биомассе минтай *Theragra chalcogramma*, доля которого в районах составляла 18–67 % (рис. 6), а в среднем 46 % ($0,7 \text{ т}/\text{км}^2$), серебрянка *Leuroglossus schmidtii* — 3–33, в среднем 13 ($0,2 \text{ т}/\text{км}^2$), северный кальмар *Boreoteuthis borealis* — 1–20 %, в среднем 9 % ($0,1 \text{ т}/\text{км}^2$). Доля тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. в данной зоне была относительно невысокой (26 %) вследствие того, что основная их часть находилась ещё в открытых водах на подходе к Курильским проливам, при этом наибольшая доля приходилась на кету — 10–17 %, в среднем 14 % ($0,2 \text{ т}/\text{км}^2$). В целом плотность концентраций нектона в районах 5, 7, 9 по годам варьировала значительно (табл. 6), однако в среднем была невысокой и составляла $1,4 \text{ т}/\text{км}^2$. Такая динамика плотности была обусловлена в основном наличием учтённых здесь в 2008 ($2,3 \text{ т}/\text{км}^2$) и 2012 гг. ($5,0 \text{ т}/\text{км}^2$) скоплений минтая южнокурильских и хоккайских группировок, в которых в 2005–2009 гг. появились урожайные и среднеурожайные поколения (Овсянникова, 2012).

Таблица 6
Межгодовая динамика количества видов и средней плотности nekтона (т/км²)
в верхней эпипелагиали СЗТО в июне-июле 2000-х гг.

Table 6

Year-to-year dynamics of species number and mean biomass of nekton (t/km²)
in the upper epipelagic layer of the North-West Pacific in June-July of 2000s

Год	Район							
	5	6	7	8	9	10	13	Всего*
2004	22 0,5±0,1	21 0,7±0,1	21 2,8±0,5	37 1,9±0,3	8 3,8±3,7	29 14,9±4,8	45 6,2±3,3	58 4,5±0,9
2006	18 0,7±0,1	26 2,3±0,7	25 1,0±0,1	37 2,4±0,3	5 0,6±0,2	35 5,6±0,7	36 1,6±0,3	55 2,3±0,3
2007	22 0,9±0,2	20 1,1±0,1	22 1,7±0,2	23 6,3±1,4	15 1,8±0,3	30 5,5±1,1	34 4,9±0,8	58 3,4±0,3
2008	9 0,2±0,1	19 0,5±0,1	22 1,9±0,9	28 2,5±0,3	4 3,8±1,8	33 3,9±0,8	48 1,1±0,2	56 2,0±0,5
2009	13 0,8±0,2	20 1,7±0,2	19 1,3±0,2	33 2,4±0,2	6 0,8±0,4	37 2,8±0,3	44 3,3±0,8	59 2,3±0,2
2010	17 0,3±0,1	21 0,4±0,1	22 0,3±0,1	25 1,7±0,2	4 0,03±0,03	31 3,3±0,7	37 0,8±0,1	50 1,1±0,2
2011	9 0,6±0,1	18 1,4±0,1	19 0,6±0,2	25 3,6±0,6	7 0,14±0,1	31 1,7±0,2	34 3,4±0,5	51 2,3±0,2
2012	17 5,2±5,0	24 1,0±0,2	25 0,4±0,1	35 2,5±0,3	12 4,7±2,4	37 1,1±0,2	37 1,3±0,2	55 1,6±0,2
Всего*	35 1,1±0,1	39 1,1±0,2	42 1,3±0,2	55 2,9±0,2	25 2,0±0,6	68 6,0±0,8	76 3,0±0,6	97 2,4±0,3

* Итоговые плотности nekтона пересчитаны как средневзвешенные на количество тралений.

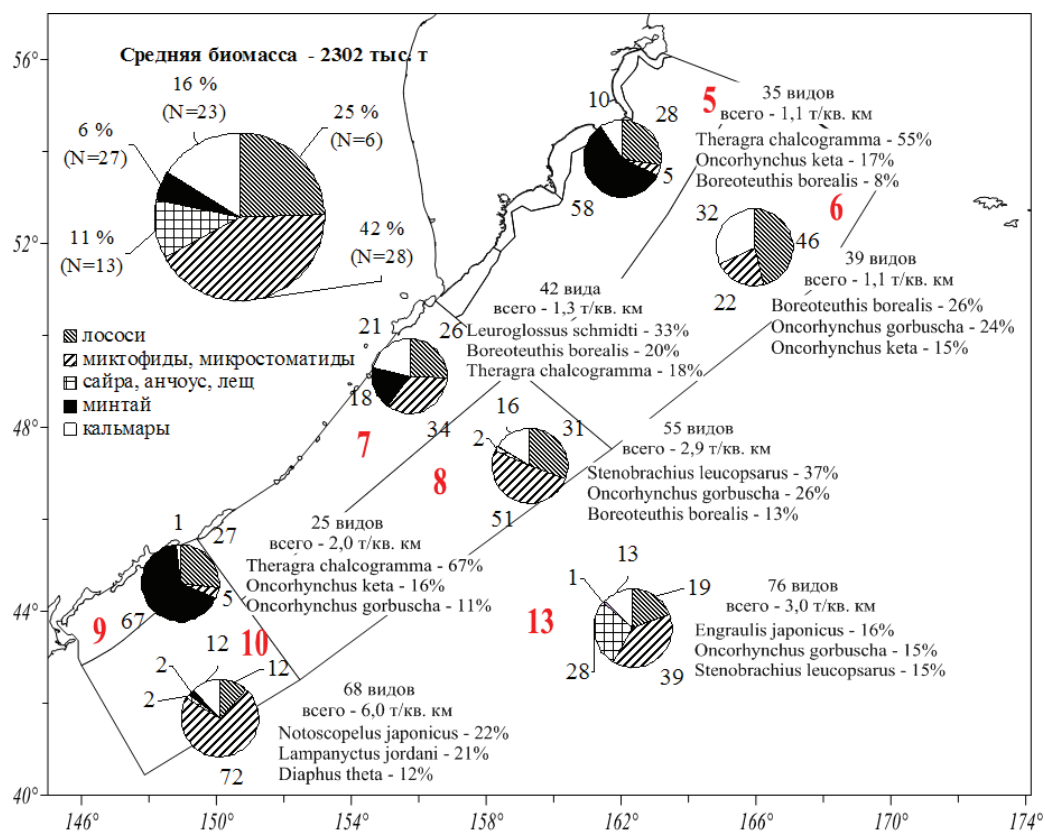


Рис. 6. Распределение доминирующих групп и видов в верхней эпипелагиали СЗТО в июне-июле 2004–2012 гг.

Fig. 6. Spatial variation of shares (%) of dominant groups and species in the upper epipelagic layer of the North-West Pacific in June-July of 2004–2012

В сопредельных океанических водах Курильских островов и Камчатки (районы 6, 8, 10) видовое богатство было выше и включало 39–68 видов nekтона (табл. 6). Увеличение видового обилия было обусловлено мигрантами субтропического комплекса, проникающими сюда с юга, из них наиболее массовыми были сайра *Cololabis saira*, японский анчоус *Engraulis japonicus*, морской лещ *Brama japonica* и японская скумбрия *Scomber japonicus*. А в ночное время общее число видов пополнялось также за счёт проникновения в верхние слои мезопелагических интерзональных видов: рыб сем. *Myctophidae* и *Paralepididae*, кальмаров сем. *Gonatidae*, *Chiroteuthidae* и *Enoploteuthidae*. Повышенную плотность nekтона формировали преимущественно мезопелагические интерзональные виды рыб, доля которых составляла 22–72 %, в среднем 48 (2,0 т/км²), и тихоокеанские лососи — 12–46, в среднем 30 % (0,7 т/км²), проходящие через эти районы к районам размножения. Причём среди лососей преобладала горбуша (рис. 6), в среднем на её долю приходилось 20 % (0,5 т/км²). А доминирующей группой среди мезопелагических видов был бореально-субтропический комплекс тихоокеанских миктофид (Беккер, 1964, 1967; Расс, 1967), среди которых выделялись светлопёрый стенобрах *Stenobranchius leucopsarus*, доля которого достигала 37 % биомассы (в среднем 15 % — 0,5 т/км²), японский нотоскопел *Notoscopelus japonicus* — 22 (в среднем 8 % — 0,4 т/км²), лампаникт Джордана *Lampanyctus jordani* — 21 (в среднем 7 % — 0,4 т/км²) и диаф-тета *Diaphus theta* — 15 % (в среднем 13 % — 0,4 т/км²), за счёт них плотность nekтона местами достигала значительных величин (2004 г. — до 15 т/км²), при этом в среднем по району она составляла 3,3 т/км². Среди головоногих, на долю которых в среднем приходилось всего 20 %, наибольшую долю по массе имел северный кальмар *Boreoteuthis borealis* — 15 % (0,3 т/км²) (рис. 6).

В океанических водах 13-го района, самого большого по площади, видовое богатство было наибольшим и насчитывало 76 видов nekтона (табл. 6). Здесь кроме различных эпипелагических субтропических видов было много интерзональных рыб из сем. *Myctophidae*, *Microstomatidae*, *Nemichthyidae*, *Paralepididae*, а также кальмаров сем. *Gonatidae*, *Onychoteuthidae* и *Cranchiidae*. Плотность nekтона здесь изменялась не так заметно, как в остальных районах, при этом в среднем держалась на уровне смежного с ним 8-го района и составляла 3 т/км². Основу плотности nekтона на севере района, в субарктических водах, слагали мезопелагические высокобореальные виды: светлоперый стенобрах, серебрянка, а также лососи — 39 % (1,1 т/км²), а на юге, в трансформированных водных массах — субтропические виды: сайра, японский анчоус, морской лещ — 28 % (0,8 т/км²). В тройку лидеров вошли анчоус — 16 %, горбуша — 15 и стенобрах — 15 % (рис. 6).

Сравнивая перечисленные выше группы районов, можно заключить, что общее количество видов, равно как и плотность распределения nekтона, с севера (районы 5, 6) на юг (районы 9, 10) постепенно увеличивались — соответственно с 35–39 до 25–68 и с 1,1 до 2,0–6,0 т/км² (табл. 6), причем благодаря видам низкобореального и субтропического комплексов. Такая закономерность распределения обилия видов и плотности их концентраций в большей мере связана с проявлением широтной зональности океана (Беклемишев, 1969; Волвенко, 2009). Сходная тенденция увеличения обилия видов и их плотности наблюдалась и по мере удаления от берега — в направлении с запада на восток, в данном случае от свала глубин (районы 7, 9) к сопредельным океаническим водам (районы 8, 13), при этом плотность nekтона возрастала с 1,3–2,0 до 2,9–3,0 т/км². В данном случае не только возрастало общее количество видов — с 25–42 до 55–76, но и увеличивалось число доминирующих видов (т.е. индекс доминантности) в сообществе — с 2–4 до 4–10 (см. табл. 4), т.е. присваловые прикурильские воды (районы 7, 9) более бедны по видовому разнообразию, чем сопредельные океанические (районы 8, 13). При этом видовая структура nekтона по мере удаления от берега в океан становилась более выравненной (с 0,020 до 0,001), а доминирующие виды имели примерно равный вес в общей доле nekтона (рис. 6).

Как уже упоминалось выше, повышенное видовое обилие и увеличенные плотности концентраций nekтона в открытых водах 8, 10 и 13-го районов приурочены к

зоне влияния Субарктического фронта, т.е. к областям взаимодействия вод различного происхождения. Ранее подобные явления неоднократно отмечались в различных работах (Василенко и др., 1997; Беляев, 2000, 2003; Иванов, 2005).

Межгодовая динамика биомассы nekтона

Как уже отмечалось выше, плотность и биомасса nekтона, а также соотношение видов меняются по мере удаления от берега, что обусловливается циркумконтинентальной зональностью* (Парин, 1968; Беклемишев, 1969; Волвенко, 2009). Вместе с тем наблюдаются локальные особенности, характерные для конкретных районов. Такие различия хорошо прослеживаются при рассмотрении динамики биомасс массовых видов и групп nekтона. В данном случае сравнивалась межгодовая динамика nekтона в присваловых (7–10-й районы) и океанических водах (13-й район), общая площадь которых примерно сопоставима.

В рассматриваемый период лет биомасса nekтона в присваловых водах (7–10-й районы) изменялась от 889 тыс. т в 2012 до 2517 тыс. т в 2007 г., при этом начиная с 2004 г. прослеживалась тенденция её уменьшения (рис. 7, табл. 7). В 2004 г., когда биомасса nekтона была высокой и составляла 2,3 млн т, её основу слагали мезопелагические виды рыб (65 %), среди которых доминировали японский нотоскопел — 25 % (574 тыс. т) и диаф-тета — 18 % (411 тыс. т). Доля кальмаров, за счёт массового северного (13 % — 295 тыс. т), также была высокой — 18 %. Лососи, наоборот, имели самый низкий уровень биомассы в 270 тыс. т — 12 % (табл. 7). Общее сокращение биомассы до 1,5 млн т в 2006 г. было вызвано снижением биомассы мезопелагических рыб (серебрянки до 95 тыс. т и нотоскопела до 383 тыс. т), а также кальмаров — до 244 тыс. т, при этом доля лососей увеличилась вдвое. В 2007 г. количество nekтона возросло до максимального уровня — 2,5 млн т (рис. 7) — вследствие высокой биомассы светлопёрого стенобраха — 1,1 млн т (44,7 %). Однако начиная с 2008 г. в прикурильских водах обозначилась тенденция общего сокращения количества nekтона. На 67 % биомасса уменьшилась за счёт трёхкратного снижения биомассы мезопелагической группы (табл. 7). В 2009 г. общая биомасса nekтона, несмотря на высокоурожайное поколение горбуши (428 тыс. т — 37 %), снизилась до 1,1 млн т и в 2010 г. — до 890 тыс. т. В 2011 г. за счёт появления очередного урожайного поколения горбуши (354 тыс. т — 30 %) и высокого обилия светлопёрого стенобраха (468 тыс. т — 40 %) биомасса nekтона возросла до 1145 тыс. т и приблизилась к оценке 2009 г. К 2012 г. вновь отмечено снижение количества всех доминирующих групп, в связи с чем общая биомасса nekтона уменьшилась до уровня 2010 г. — 890 тыс. т (табл. 7), что оказалось ниже средней многолетней оценки — 1485 ± 216 тыс. т (рис. 8, А).

В океаническом 13-м районе биомасса nekтона варьировала от 303 в 2008 г. до 1984 тыс. т. в 2004 г. (см. рис. 7, табл. 7). Максимально учтённую биомассу в 2004 г. слагали в основном субтропические виды рыб: японский анчоус — 52 % (1035 тыс. т) и сайра — 16 % (326 тыс. т). В 2006 г. сокращение биомассы до 334 тыс. т было вызвано снижением обилия массовых субтропических видов (анчоус, сайра, лещ), кальмаров (северного) и лососей, главным образом горбуши. В 2007 г. за счёт высокой биомассы светлопёрого стенобраха в 551 тыс. т (48 %), а также горбуши (177 тыс. т) и северного кальмара (150 тыс. т) общая биомасса nekтона увеличилась втрое. Однако в 2008 г., из-за снижения количества массовых мезопелагических групп: миктофид (диаф-тета, светлоперый стенобрах, японский нотоскопел) и микростоматид (охотский липолаг, серебрянка) (табл. 7), биомасса nekтона сократилась до уровня 2006 г., причём подобное снижение, несмотря на увеличение биомассы лососей, также отмечалось в 2010 и 2012 гг. (рис. 7). В 2009 и 2011 гг. в связи с увеличением биомассы лососей и мезопелагической

* Циркумконтинентальная зональность — уменьшение обилия жизни при продвижении от прибрежных зон в центральные части океана. Поэтому неритические и шельфовые районы характеризуются значительно более высокими показателями первичной продукции, биомасс фито- и зоопланктона, бентоса, рыб и морских птиц.

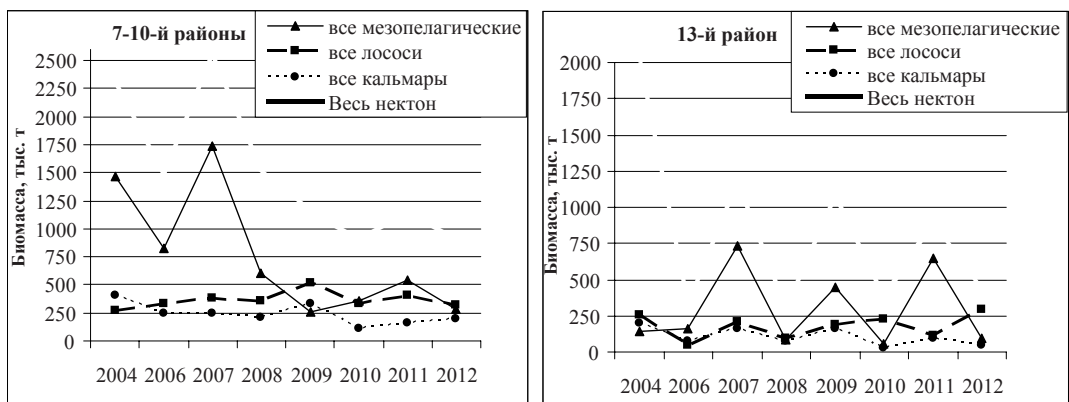


Рис. 7. Динамика биомассы (тыс. т) нектона в прикурильских (районы 7–10) и океанических (район 13) водах верхней эпилагиали СЗТО в июне-июле 2000-х гг.

Fig. 7. Dynamics of nekton biomass in the upper epipelagic layer of coastal (biostatistics areas 7–10) and oceanic areas (area 13) of the North-West Pacific in June–July of 2000s, thousand ton

Таблица 7

Биомасса (тыс. т) и доля (%) основных групп нектона в присваловых (7–10-й районы) и океанических (13-й район) водах верхней эпилагиали СЗТО в июне-июле 2000-х гг.

Table 7

Biomass (thousand tons) and shares (%) of the main groups of nekton in the upper epipelagic layer of coastal (biostatistics areas 7–10) and oceanic areas (area 13) of the North-West Pacific in June–July of 2000s

Группа нектона	2004	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Прикурильские 7–10-й районы								
Лососи	270,3	327,3	384,8	353,3	516,6	333,8	405,5	319,0
Миктофиды, микростоматиды	1469,3	830,1	1738,8	609,8	264,0	359,4	544,4	281,4
Сайра, анчоус, лещ	14,4	33,7	22,5	28,9	8,7	4,1	0,2	0,1
Минтай	110,5	55,9	118,3	334,1	26,8	80,8	35,9	97,3
Все рыбы	1864,5	1247,0	2264,4	1326,1	816,1	778,1	986,0	697,8
Все кальмары	403,1	244,1	252,2	210,9	331,3	112,3	159,7	191,4
Весь нектон	2267,6	1491,1	2516,6	1537,0	1147,4	890,4	1145,7	889,2
Доля в нектоне, %								
Лососи	11,9	22,0	15,3	23,0	45,0	37,5	35,4	35,9
Миктофиды, микростоматиды	64,8	55,7	69,1	39,7	23,0	40,4	47,5	31,6
Сайра, анчоус, лещ	0,6	2,3	0,9	1,9	0,8	0,5	+	+
Минтай	4,9	3,7	4,7	21,7	2,3	9,1	3,1	10,9
Все рыбы	82,2	83,7	90,0	86,3	71,1	87,4	86,1	78,5
Все кальмары	17,8	16,3	10,0	13,7	28,9	12,6	13,9	21,5
13-й район								
Лососи	259,7	48,4	209,9	98,7	188,9	232,1	109,9	299,0
Миктофиды, микростоматиды	143,7	159,2	734,3	83,8	444,6	60,9	643,5	94,2
Сайра, анчоус, лещ	1373,2	50,2	11,7	36,2	239,9	53,6	23,0	6,0
Минтай	11,9	3,4	21,5	10,5	14,7	11,8	3,5	5,7
Все рыбы	1788,5	261,2	977,4	229,1	888,1	358,4	779,9	404,9
Все кальмары	195,7	72,9	166,4	74,0	162,0	28,7	98,4	50,4
Весь нектон	1984,2	334,1	1143,8	303,1	1050,1	387,1	878,3	455,3
Доля в нектоне, %								
Лососи	13,1	14,5	18,4	32,6	18,0	60,0	12,5	65,7
Миктофиды, микростоматиды	7,2	47,6	64,2	27,6	42,3	15,7	73,3	20,7
Сайра, анчоус, лещ	69,2	15,0	1,0	11,9	22,8	13,9	2,6	1,3
Минтай	0,6	1,0	1,9	3,4	1,4	3,0	0,4	1,3
Все рыбы	90,1	78,1	85,5	75,5	84,5	92,6	88,8	89,0
Все кальмары	9,9	21,9	14,5	24,5	15,5	7,4	11,2	11,0

Примечание. (+) — менее 0,1.

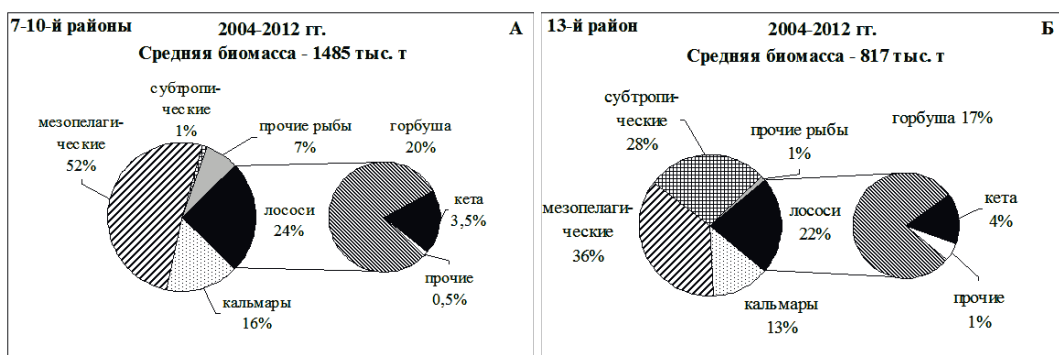


Рис. 8. Доля (%) основных видов нектона в прикурильских (А) и океанических водах СЗТО (Б) в июне-июле 2000-х гг.

Fig. 8. Percentage of the main species of nekton in the upper epipelagic layer of coastal (А) and oceanic waters (Б) of the North-West Pacific in June-July of 2000s

группы видов обилие нектона находилось примерно на среднемноголетнем уровне (рис. 8, Б), однако к 2012 г., несмотря на максимальную биомассу лососей (в 299 тыс. т), оно снизилось почти вдвое (табл. 7). Таким образом, в океанических водах начиная с 2006 г. биомасса нектона изменялась примерно в 3 раза, уменьшаясь в чётные и увеличиваясь в нечётные годы, вследствие изменения обилия мезопелагической группы видов.

В среднем уровень биомассы нектона в океанических водах (817 тыс. т) был почти вдвое меньше такового в прикурильских водах (1485 тыс. т), что связано с повышенными концентрациями массовых видов в присваловых районах. Несмотря на это, степень доминирования, как и выравненность видовой структуры, в прикурильских водах (9,9 и 0,0012) были примерно одинаковы с таковыми в океанических водах (10,3 и 0,0013).

В целом (рис. 9) нектонное сообщество весьма динамично по составу и формируется гидробионтами высоко- и широкобореального (тихоокеанские лососи, минтай, светлоперый стенобрах, диаф-тета, серебрянка, северный кальмар), низкобореального (морской лещ, японский нотоскопел, курильский кальмар, кальмар-светлячок) и субтропического фаунистического комплексов (сардина, сайра, скумбрия, японский анчоус, тихоокеанский кальмар). Причём наиболее массовыми среди них были мезопелагические рыбы — стенобрах, диаф-тета, серебрянка, нотоскопел, общая доля которых по биомассе составляла 37–60 % (рис. 9). Однако начиная с 2008 г. их общая биомасса снижалась вплоть до 2012 г., когда она стала минимальной за последние 9 лет (Хоружий и др., 2013). В то же время биомасса лососей, наоборот, увеличивалась (табл. 8). В частности, 2009 и 2011 гг. были рекордными по численности горбуши в ряду нечётных (Шунтов, Темных, 2009), а 2010 г. — в ряду чётных лет (Шунтов, Темных, 2010), этот уровень сохранился вплоть до 2012 г., когда биомасса горбуши чётного поколения сравнялась с биомассой нечётного. Таким образом, начиная с 2009 г. доля лососей становится сопоставимой с долей мезопелагической группы рыб (табл. 8), а в 2012 г. лососи стали доминировать в нектонном сообществе — 40 % (706 тыс. т).

В начале второго десятилетия 2000-х гг. наметился тренд на снижение суммарной биомассы нектона, при этом в чётные 2008, 2010 и 2012 гг. отмечены минимальные значения биомасс, которые ниже среднемноголетнего уровня (2442 тыс. т). Однако судя по высокой динамике биомасс массовых видов в ряду лет (табл. 8), общее снижение биомассы нектона — явление временное.

Заключение

Особенность видовой структуры нектонного сообщества верхней эпипелагиали СЗТО заключается в наличии здесь большого количества временных обитателей — тихоокеанских лососей, мигрирующих на нерест к берегам, мезопелагических интерзональных видов, поднимающихся ночью к поверхности, мигрантов субтропического комплекса, приходящих сюда на нагул в летний сезон, которые в целом формируют «ядро» сообщества.



Рис. 9. Межгодовая динамика массовой доли основных видов nekтона в присваловых и океанических водах верхней эпипелагиали СЗТО в июне-июле 2000-х гг.: 1 — лососи; 2 — миктофиды, микростоматиды; 3 — сайра, анчоус, лещ; 4 — минтай; 5 — кальмары; 6 — динамика биомассы nekтона (тыс. т)

Fig. 9. Year-to-year dynamics of the main groups of nekton species (% of total biomass) in the upper epipelagic layer at the continental slope and in the deep ocean in June-July of 2000s: 1 — salmons; 2 — myctophids; 3 — saury, anchovy, sea bream; 4 — pollock; 5 — squids; 6 — total nekton biomass (thousand ton)

В пространственном плане обилие видов nekтона и плотность его концентраций значительно варьируют соответственно от 25 в 9-м до 76 видов в 13-м районе и от 1,1 т/км² в 5-м до 6,0 т/км² в 10-м районе. Видовое богатство и обилие видов nekтона постепенно увеличиваются с севера (районы 5, 6) на юг (районы 9, 10), при этом высокобореальные виды nekтона замещаются преимущественно низкобореальными и субтропическими. В данном случае подобная закономерность обусловлена широтной зональностью океана. Сходная тенденция увеличения обилия видов и их плотности наблюдается и по мере удаления от берега в океан — от свала глубин (районы 7, 9) к открытой океанической части (районы 8, 13), т.е. присваловые прикурильские воды (районы 7, 9) более бедны по видоразнообразию, чем открытые океанические (районы 8, 13). При этом увеличивается не только видовое богатство (с 42 до 76), но и число доминирующих видов (с 4 до 10), за счёт чего структура сообщества становится полидоминантной и более выравненной.

С учётом анализа степени сходства видовой структуры nekтона районы 5, 7 и 9 вошли в группу присваловых океанических вод Курильских островов и Камчатки, районы 6, 8 и 10 — в группу сопредельных океанских вод Курильских островов и Камчатки, а район 13 несколько выделялся из остальных. Причём характеристики видовой структуры 13-го района в большей мере соответствуют структуре всей рассматриваемой акватории (5–13-й районы).

В межгодовом плане динамика обилия видов nekтона и плотность их концентраций плавно изменялись от 50 (2010 г.) до 59 видов (2009 г.) и от 1,1 (2010 г.) до 4,6 т/км² (2004 г.), в среднем 55 видов и 2,4 т/км². Основу биомассы nekтона слагала мезопелагическая группа: миктофиды и микростоматиды, доля которых составляла 37–60 % (1,6–2,5 млн т) в сообществе. Однако к 2012 г. биомасса (378 тыс. т) и доля (21 %) данной группы сократились, за счёт чего снизилась и суммарная биомасса nekтона (до 1,8 млн т), при этом доля лососей увеличилась до 40 % (706 тыс. т), поэтому они в последние годы (2010–2012) доминируют в nekтонном сообществе, а среди них лидирует горбуша — 27 % (483 тыс. т).

Состав и соотношение видов в nekтонном сообществе верхней эпипелагиали прикурильских вод СЗТО отличаются высокой динамикой, обусловленной изменениями

Year-to-year dynamics of total nekton biomass (thousand ton) in the upper epipelagic of the North-West Pacific in June-July of 2000s

Вид	2004		2006		2007		2008		2009		2010		2011		2012	
	Тыс. т	%	Тыс. т	%	Тыс. т	%	Тыс. т	%	Тыс. т	%	Тыс. т	%	Тыс. т	%	Тыс. т	%
Горбуша	410,6	9,4	312,4	15,3	510,4	13,6	347,3	18,6	697,7	28,4	479,8	35,6	496,5	22,6	483,3	27,3
Кета	142,6	3,3	95,7	4,7	106,4	2,8	119,5	6,4	140,0	5,7	117,8	8,7	91,5	4,2	192,7	10,9
Прочие лососи	33,6	0,8	17,5	0,9	19,0	0,5	6,1	0,3	26,5	1,1	24,4	1,8	29,8	1,4	30,7	1,7
<i>Все лососи</i>	<i>586,8</i>	<i>13,5</i>	<i>425,6</i>	<i>20,9</i>	<i>635,8</i>	<i>16,9</i>	<i>472,9</i>	<i>25,3</i>	<i>864,2</i>	<i>35,2</i>	<i>622</i>	<i>46,1</i>	<i>617,8</i>	<i>28,2</i>	<i>706,7</i>	<i>39,9</i>
Светлоперый стенобраз	93,7	2,1	36,2	1,8	1678,3	44,7	257,8	13,8	160,5	6,5	146,9	10,9	613,0	27,9	312,3	17,6
Диаф-гета	461,8	10,5	421,7	20,6	330,9	8,8	245,4	13,1	53,9	2,2	40,3	3,0	2,1	0,1	9,8	0,6
Нотоскопел	576,3	13,2	403,9	19,7	129,6	3,5	31,8	1,7	235,9	9,6	—	—	13,5	0,6	3,7	0,2
Серебрянка	433,9	9,9	100,3	4,9	211,8	5,6	11,4	0,6	50,7	2,1	17,0	1,3	508,4	23,1	6,9	0,4
Прочие мезопелагические	88,6	2,0	137,0	6,7	132,5	3,5	162,7	8,7	249,3	10,2	222,8	16,5	59,3	2,7	46,0	2,6
<i>Все мезопелагические</i>	<i>1654,3</i>	<i>37,7</i>	<i>1099,0</i>	<i>53,7</i>	<i>2483,1</i>	<i>66,1</i>	<i>709,1</i>	<i>37,9</i>	<i>750,3</i>	<i>30,6</i>	<i>427,0</i>	<i>31,7</i>	<i>1196,3</i>	<i>54,4</i>	<i>378,7</i>	<i>21,4</i>
Сайра	326,5	7,4	23,9	1,1	+	+	1,2	0,1	179,6	7,3	33,6	2,5	—	—	0,4	0,0
Анчоус	1036,2	23,6	—	—	8,0	0,2	15,7	0,8	0,2	+	1,9	0,1	2,4	+	0,1	0,0
Морской лещ	25,0	0,6	59,9	2,9	26,2	0,7	48,3	2,6	68,8	2,8	22,2	1,7	20,8	0,9	5,5	0,3
Минтай	90,6	2,1	18,7	0,9	69,9	1,9	318,7	17,0	6,7	0,3	72,0	5,3	33,3	1,5	381,2	21,5
Прочие рыбы	14,2	0,3	35,9	1,8	73,4	2,0	11,5	0,6	27,5	1,1	19,0	1,4	3,8	0,2	19,6	1,1
<i>Все рыбы</i>	<i>3733,6</i>	<i>85,2</i>	<i>1663,1</i>	<i>81,3</i>	<i>3296,4</i>	<i>87,8</i>	<i>1577,4</i>	<i>84,4</i>	<i>1897,4</i>	<i>77,3</i>	<i>1197,7</i>	<i>88,8</i>	<i>1874,4</i>	<i>85,1</i>	<i>1492,2</i>	<i>84,2</i>
Северный кальмар	415,5	9,5	207,5	10,1	283,2	7,6	220,8	11,8	299,4	12,2	99,2	7,4	246,4	11,2	211,2	11,9
Кальмар-светлячок	23,6	0,5	131,5	6,4	107,9	2,9	50,6	2,7	217,2	8,9	34,4	2,6	37,4	1,7	7,9	0,4
Тихоокеанский кальмар	71,9	1,6	3,5	0,2	42,3	1,1	2,2	0,1	17,9	0,7	0,9	0,1	33,0	1,5	34,5	1,9
Прочие кальмары	137,7	3,2	40,5	2,0	20,7	0,6	18,9	1,0	22,5	0,9	14,5	1,1	9,6	0,4	26,5	1,5
<i>Все кальмары</i>	<i>648,7</i>	<i>14,8</i>	<i>383,0</i>	<i>18,7</i>	<i>454,1</i>	<i>12,2</i>	<i>292,5</i>	<i>15,6</i>	<i>557,0</i>	<i>22,7</i>	<i>149,0</i>	<i>11,2</i>	<i>326,4</i>	<i>14,8</i>	<i>280,1</i>	<i>15,8</i>
Весь nekтон	4382,3	100	2046,1	100	3750,5	100	1869,9	100	2454,4	100	1346,7	100	2200,8	100	1772,3	100
Площадь, тыс. км ²	1014		917		883		921		1043		1226		946		1077	

Примечание. (+) — менее 0,1; (—) — не встречается.

в количестве мигрирующих к местам нереста и на нагул лососей, интенсивностью суточных вертикальных миграций мезопелагических видов, а также северными миграциями видов субтропического комплекса.

Авторы искренне признательны коллегам из ТИНРО-центра, принимавшим участие в экспедициях, в которых собирался и обрабатывался полученный материал, использованный в данной работе: В.И. Радченко, Е.Е. Овсянникову, А.Я. Ефимкину, А.А. Байталюку, А.В. Заволокину, И.И. Глебову, А.Н. Старовойтову и др. Отдельно благодарим Н.С. Ванина за предоставленные данные по температуре, течениям и солёности, использованные в данной работе. Особая благодарность д-ру биол. наук профессору В.П. Шунтову за 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.
- Беккер В.Э.** Об умеренно холодноводном комплексе миктофид (Myctophidae, Pisces) // Океанол. — 1964. — Т. 4, № 3. — С. 469–476.
- Беккер В.Э.** Светящиеся анчоусы (сем. Myctophidae) // Биология Тихого океана. Кн. 3 : Рыбы открытых вод; ч. 2. — М. : Наука, 1967. — С. 145–181.
- Беклемишев К.В.** Экология и биогеография пелагиали : монография. — М. : Наука, 1969. — 292 с.
- Беляев В.А.** Ихтиоцен эпипелагиали зоны течения Куроиси и его динамика : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2000. — 41 с.
- Беляев В.А.** Экосистема зоны течения Куроиси и её динамика : монография. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2003. — 382 с.
- Василенко А.В., Павлычев В.П., Иванов А.Н.** Тенденции динамики численности и распределения рыб в эпипелагиали тихоокеанского субарктического фронта в летний период // Биол. моря. — 1997. — Т. 23, № 4. — С. 215–226.
- 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 биоэкологических 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 съёмок // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.
- Волвенко И.В.** Традиционный подход к выбору природоохранных участков требует корректировки // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 196–203.
- Глебов И.И., Лобода С.В., Заволокин А.В., Заволокина Е.А.** Лососи в нектонных сообществах северо-западной части Тихого океана в июне-июле 2006 г. // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 28–33.
- Дударев В.А.** Экология и перспективы промысла сардины (иваси) Японского моря // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. — М. : Наука, 1990. — С. 127–138.
- Иванов А.Н.** Состав и структура нектонного сообщества эпипелагиали Субарктического фронта северо-западной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 24 с.
- Иванов О.А.** Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 3–54.
- Иванов О.А., Суханов В.В.** Видовая структура нектона прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2013. — № 3. — С. 48–71.
- Иванов О.А., Суханов В.В.** Структура нектонных сообществ прикурильских вод : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 154 с.
- Истоки Ойясио** : монография / под ред. В.Р. Фукса, А.Н. Мичурина. — СПб., 1997. — 248 с.
- Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 616 с.
- Мэгарран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение : монография. — М. : Мир, 1992. — 181 с.

Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

Несис К.Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. — М. : Пищепромиздат, 1982. — 358 с.

Новиков Ю.В. Состав, распределение и биологическая характеристика ихтиоценоа эпипелагиали неритической зоны и вод субарктического фронта СЗТО // Изв. ТИНРО. — 1980. — Т. 104. — С. 3–20.

Овсянникова С.Л. Оценка и прогнозирование запасов минтая южнокурильского района // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 45–59.

Парин Н.В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали : монография. — М. : Наука, 1968. — 187 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 : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1994. — 207 с.

Расс Т.С. Некоторые закономерности распространения глубоководных рыб // Биология Тихого океана. Кн. 3 : Рыбы открытых вод. — М. : Наука. 1967. — С. 228–246.

Савиных В.Ф., Шевцов Г.А., Карякин К.А. и др. Межгодовая изменчивость миграций нектонных рыб и кальмаров в тихоокеанские воды южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 6. — С. 759–779.

Фёдоров В.В., Парин Н.В. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России (в пределах 200-мильной экономической зоны) : монография / под ред. Б.Н. Котенева. — М. : ВНИРО, 1998. — 154 с.

Хоружий А.А., Заволокин А.В., Старовойтов А.Н. и др. Лососи в составе нектонного сообщества верхней эпипелагиали в прикурильских водах СЗТО в раннелетний период 2012 г. // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 65–83.

Шевцов Г.А., Катугин О.Н., Зуев М.А. Распределение головоногих моллюсков в зоне субарктического фронта северо-западной части Тихого океана // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — Вып. 30. — С. 64–82.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 579 с.

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

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообществ рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Биол. моря. — 1988. — № 4. — С. 54–62.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Матвеев В.И. и др. Особенности формирования продуктивных зон в Охотском море в осенний период // Биол. моря. — 1986. — № 4. — С. 57–65.

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., Темных О.С. Анализ предпосылок и результатов лососевой путины—2011 // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — С. 3–9.

Шунтов В.П., Темных О.С. Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 49–64.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011в. — Т. 2. — 606 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Лососевая путина — 2010: снова рекордный вылов, но только для четных лет // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 3–11.

Шунтов В.П., Темных О.С. Рекордная лососевая путина — 2009 // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 3–11.

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

Beamish R.J., Leask K.D., Ivanov O.A. et al. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres // Progress in Oceanography. — 1999. — Vol. 43, № 2–4. — P. 399–442.

Brodeur R., McKinnell S., Nagasawa K. et al. Epipelagic nekton of the North Pacific Subarctic and Transition zones // Progress in Oceanography. — 1999. — Vol. 43, № 2–4. — P. 365–397.

Favorite F., Dodimead A.J. and Nasu K. Oceanography of the Subarctic Pacific region : Bull. Intern. North Pacif. Fish. Comm. — 1976. — Vol. 33. — 187 p.

Ohtani K. To confirm again the characteristics of the Oyashio // Bull. Hokk. Nat. Fish. Res. Inst. — 1991. — Vol. 55. — P. 1–24 (in Jap. with English abstract).

Sassa C., Kawaguchi K., Kinoshita T., Watanabe C. Assemblages of vertical migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western North Pacific // Fish. Oceanogr. — 2002. — Vol. 11, № 4. — P. 193–204.

Simpson E.H. Measurement of diversity // Nature. — 1949. — Vol. 163, № 4148. — P. 668.

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.

Whittaker R.H. Dominance and diversity in land plant communities // Science. — 1965. — Vol. 147, № 3655. — P. 250–260.

Williams C.B. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. — L. ; N.Y. : Academic Press, 1964. — 324 p.

Willis J.M., Percy W.G., Parin N.V. Zoogeography of midwater fishes in the Subarctic Pacific // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. — 1988. — № 26, pt 2. — P. 79–142.

Поступила в редакцию 20.12.13 г.