

УДК 597–155.3+574.587(265.51)

П.Ю. Андронов, А.В. Датский*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СТРУКТУРЫ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ ШЕЛЬФА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

По результатам комплексных учетных траловых съемок 2004 и 2005 гг. в пределах шельфа северо-западной части Берингова моря выделено 6 донных сообществ рыб и рыбообразных, описана их структура. В составе сообществ отмечено 110 видов из 27 семейств, основу которых составляли представители рогатковых, камбаловых, стихеевых, лисичковых, липаровых, волосатковых и бельдюговых. В видовой структуре преобладали донные рыбы элиторального, мезобентального и сублиторального комплексов; широкобореальные, арктическо-бореальные и высокобореальные виды. Наиболее значимыми по величине обилия объектами были минтай, тихоокеанская полярная акула, тихоокеанская треска, белобрюхий получешуйник, многоиглый керчак, тихоокеанская сельдь, тихоокеанская навага, северная палтусовидная камбала, северная двухлинейная камбала, желтобрюхая камбала, бычок-бабочка, узколобый шлемоносец и бородавчатый керчак. Анализ с помощью многомерного шкалирования показал, что пространственное изменение видовой структуры рыбных сообществ происходит в соответствии с основополагающими закономерностями распределения жизни в океане — принципами вертикальной и широтной зональности. Установлена сильная связь пространственной изменчивости донных ихтиоценов с глубиной. Выделено три рыбных сообщества (сублиторальное, элиторальное и верхнебатиальное), соответствующих различным батиметрическим диапазонам. С учетом зоогеографической неоднородности акватории каждое из них можно подразделить на сообщества с более низким иерархическим статусом, расположенные в олоторско-наваринском и анадырском районах. Прослеживается межгодовое соответствие закономерностей пространственного распределения и структуры донных сообществ рыб по данным 2004 и 2005 гг.

Ключевые слова: ихтиоцен, видовая структура, пространственная изменчивость, шельф, северо-западная часть Берингова моря, многомерное неметрическое шкалирование, вертикальная и широтная зональность, биотопические и зоогеографические группировки, донные сообщества, районирование.

Andronov P.Yu., Datsky A.V. Patterns of spatial variability for demersal fish communities on the shelf of the northwestern Bering Sea // *Izv. TINRO.* — 2014. — Vol. 177. — P. 40–76.

Six communities of demersal fishes and cyclostomes are identified on the shelf of the northwestern Bering Sea and their structure is described on the data of complex bottom trawl surveys conducted in 2004 and 2005. The communities include 110 species of fish and cyclostomes belonged to 27 families, mainly Cottidae, Pleuronectidae, Stichaeidae, Agonidae,

* Андронов Павел Юрьевич, старший научный сотрудник, e-mail: pavel_andronov@mail.ru; Датский Андрей Валерьевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: adatsky@yandex.ru.

Andronov Pavel Yu., senior researcher, e-mail: pavel_andronov@mail.ru; Datsky Andrey V., Ph.D., leading researcher, e-mail: adatsky@yandex.ru.

Liparidae, Hemitripterae, and Zoarcidae. Wide-boreal, arctic-boreal and high-boreal species of the eulittoral, mezobenthal and sublittoral complexes prevail, the most abundant ones walleye pollock, pacific sleeper shark, pacific cod, yellow irish lord, great sculpin, pacific herring, saffron cod, bering flounder, northern rock sole, alaska plaice, butterfly sculpin, armorhead sculpin, and warty sculpin. The communities arrange in conformity with basic principles of bathymetric and latitudinal zonality, as is shown by multidimensional scaling clusterization. The spatial variability of ichthyocenoses correlates stronger with depth — three communities are defined by bathymetry: sublittoral, elittoral, and upper-bathyal ones, and each of them can be divided into two communities of lower hierarchical level according to zoogeographical heterogeneity of the northwestern Bering Sea: one in the Anadyr Bay and other in the rest of the shelf. This arrangement did not change between 2004 and 2005.

Key words: ichthyocenosis, species structure, spatial variability, shelf, northwestern Bering Sea, multidimensional scaling, bathymetric zonality, latitudinal zonality, biotope, zoogeographical group, demersal fish community, zoning.

Введение

Шельф северо-западной части Берингова моря — один из богатейших районов российского рыбного промысла. Беспрецедентное нарастание промыслового пресса на биоресурсы Берингова моря в 1980-е гг., когда съём продукции достиг уровня в 1,5–2,0 т/км², поставило вопрос о биопродукционном потенциале его экосистемы (Шунтов, Дулепова, 1995). В эти годы начались крупномасштабные экосистемные исследования биологических ресурсов дальневосточных морей. Изначально упор был сделан на изучение макропроцессов и явлений в макроэкосистемах (Бочаров, Шунтов, 2004). В результате получена многоплановая информация о составе, структуре, продуктивности и динамике сообществ мезо- и макропланктона, мезо- и макробентоса, нектобентоса и nekтона, во многом изменившая представления о природе и продукционных возможностях Берингова моря (Шунтов, Дулепова, 1995; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Шунтов, Темных, 2008а, б). К настоящему времени собраны и проанализированы значительные массивы данных, характеризующие общее состояние биоты берингоморской экосистемы, но существует дефицит сведений о составе, структурных характеристиках и динамике сообществ в локальных районах. В первую очередь это относится к территориальному морю, где регулярные комплексные съёмки в силу определенных причин не проводились (Бочаров, Шунтов, 2004).

По пространственной изменчивости состава ихтиофауны северо-западной части Берингова моря накоплена и обобщена обширная информация, начиная с работы А.П. Андрияшева (1939), где впервые была отмечена фаунистическая неоднородность этого района и произведены биогеографическая дифференциация и вертикальное зонирование акватории в зависимости от видового состава рыб. Между тем до сих пор недостаточно сведений о количественном соотношении рыб в донных ихтиоценозах, так как до начала комплексных исследований водных биоресурсов в 1980-е гг. учетные съёмки, за редкими исключениями, носили строго определенную «видовую» направленность (Борец, 1997). Из работ, посвященных изучению структуры ихтиоценозов, можно выделить несколько, в которых авторы, используя различные подходы, констатировали своеобразие отдельных участков шельфо-материковой области. Л.А. Борец (1997) на основании географической обособленности районов и сходства условий обитания рыб, анализа широтной зональности в распространении донной ихтиофауны выделил корякский район (акватория между мысами Олюторский и Наварин) и Анадырский залив (акватория между мысами Наварин и Чукотский). П.А. Балыкин (2006, 2009), исходя из состава ихтиоценозов, распределения и популяционного состава массовых видов рыб, подразделил рассматриваемую акваторию на три района: корякский (к востоку от мыса Олюторского до 176° в.д.), наваринский (между 176° в.д. и границей исключительных экономических зон РФ и США до 62°15' с.ш.) и анадырский (к северу от 62°15' с.ш. в пределах Анадырского залива). Анализ распространения ихтиофауны с применением методов многомерной статистики показал, что в данной части моря все сообщество рыб шельфовой зоны на основании близости видового состава можно разделить на

две основные части, из которых прибрежная часть обозначена как ихтиоцен верхнего шельфа (Датский, Андронов, 2007).

Цель настоящей работы — выявление и описание структуры донных сообществ рыб и рыбообразных шельфа северо-западной части Берингова моря с учетом мелководья, расположенного в территориальном море, которое наименее изучено в плане состава, биомассы и закономерностей изменчивости ихтиоценов.

Материалы и методы

Сбор первичных данных. Предметом работы стала изменчивость видовой структуры ихтиоценов, сведения о которой получают по результатам оценки состава и биомассы (или численности) уловов рыб. Комплексный многовидовой учет рыб на обширных акваториях обычно осуществляется в ходе траловых сборов. Для настоящей работы выбраны материалы учетных донных траловых съемок, проведенных в северо-западной части Берингова моря в октябре-ноябре 2004 г. на СРТМК «КамчатНИРО-1» и в августе-сентябре 2005 г. на РС «Щапино».

В 2004 г. район исследований был ограничен площадью 26 тыс. км² между мысами Олюторским и Наварин в координатах 60°25'–62°30' с.ш. 171°07'–178°09' в.д. в пределах глубин 15–272 м. В 2005 г. район работ был намного шире, включал акваторию площадью 187 тыс. км² от мыса Олюторского до мыса Чукотского в координатах 59°49'–65°57' с.ш. 170°20' в.д. — 173°32' з.д. до разделительной линии между рыболовными зонами РФ и США в диапазоне глубин 14–265 м (рис. 1).

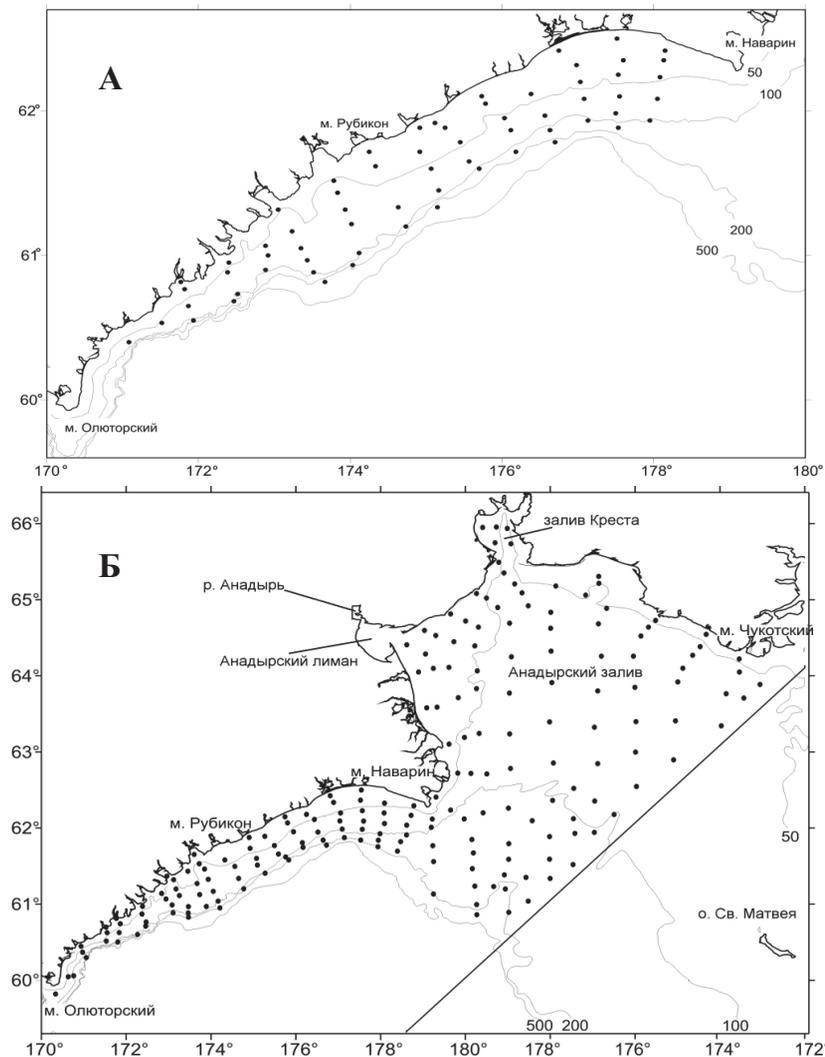


Рис. 1. Карта района работ в 2004 (А) и в 2005 гг. (Б). Точки — траловые станции. Приведены изобаты 50, 100, 200 и 500 м. Чертой обозначена разделительная линия между рыболовными зонами России и США

Fig. 1. Scheme of surveyed area in 2004 (А) and 2005 (Б). Points are trawl stations; isobaths 50, 100, 200, and 500 meters are shown; the border between EEZ of Russia and the USA are shown by the line at the upper panel

На обеих съемках орудием лова служил донный трал Д27,1/33,7, оснащенный 12-миллиметровой вставкой в кутовой части. Трал был оборудован мягким грунтопромом, дополнительно утяжеленным равномерно по всей длине металлическими цепями и кольцами для лучшего облова донных рыб. Горизонтальное раскрытие трала принимали равным 60 % от длины верхней подборы, что составило 16,26 м, вертикальное (по паспорту) — 5 м.

Работы вели в светлое или сумеречное время. Продолжительность тралений колебалась от 0,15 до 0,55 ч, в среднем составила 0,39 ч в 2004 г. и 0,46 ч в 2005 г. Скорость разных тралений менялась от 2 до 4 уз при среднем значении 2,5 уз в 2004 г. и 2,7 уз в 2005 г. Протраленную площадь рассчитывали как произведение горизонтального раскрытия трала на протраленное расстояние. Последнее определялось как кратчайшее расстояние между двумя точками по прямой — началом (взятием ваеров на стопор) и концом (отдачей стопора и началом выборки) траления. Координаты начала и конца траления определяли с помощью судовой спутниковой GPS-станции.

Для настоящей работы использованы данные по 202 тралениям, выполненным в 2005 г., и 63 тралениям, выполненным в 2004 г. Аварийные тралопостановки были исключены. Особенностью обеих съемок было подробное обследование территориальных вод (12-мильной прибрежной зоны) северо-западной части Берингова моря, где до этого времени комплексные многовидовые учеты численности и биомассы рыб практически не проводились. В 2004 г. в 12-мильной зоне было выполнено 40 % от числа всех тралений, в 2005 г. — 30 %.

При разборе улова каждого траления всех рыб сортировали по видам, затем улов каждого вида учитывали в штучном и весовом выражении. Обыкновенные объекты, находящиеся в передней части трала, в состав улова не включали. При больших уловах (более 1 т) крупные объекты (все рыбы массой больше 3–5 кг и все редкие виды) отбирали, взвешивали и пересчитывали полностью. Из оставшейся части каждого улова брали случайную пробу на анализ. Объем пробы был не менее 5–10 % от массы всего улова. Ее также рассортировывали по видам, улов каждого вида учитывали в штуках и по массе, а затем пересчитывали на общий улов данного трала. Биомасса рыб в улове определялась прямым путем (тотальное взвешивание) или расчетным способом при умножении количества учтенных рыб на среднюю массу 1 экз., выведенную для конкретного района или траления. Для этой цели производили выборочные массовые взвешивания по видам. В некоторых случаях для ряда видов рыб биомассу в уловах оценивали путем суммирования биомассы отдельных размерных классов, при этом для каждого класса определяли выборочную численность рыб и среднюю массу особей в каждом классе.

В процессе сбора биологических данных (перед началом траления или сразу после его окончания) выполняли фоновые гидрологические работы, в ходе которых в придонном слое оценивали температуру и соленость. Для сбора информации в 2004 г. использовался гидрологический зонд SBE19plus компании Sea-Bird Electronics, Inc., в 2005 г. — MicroCTD 3” компании Falmouth Scientific Inc. Всего при анализе биологических материалов 2004 г. использованы данные 59 гидрологических станций, при анализе материалов 2005 г. — данные 179 станций.

Обработка полученных данных. При исследовании сообществ гидробионтов северо-западной части Берингова моря за основу взят холистический (целостный) подход, при котором изучение предмета начинают от общего к частному (Одум, 1975). В этом случае описание ихтиоцена можно произвести вне зависимости от наличия сведений о внутренних функциональных связях между структурными элементами, а главной задачей будут выделение, разграничение и классификация сообществ.

Для получения комплексного представления о закономерностях пространственной изменчивости видовой структуры исследуемого ихтиоцена удобны интегральные оценки сходства имеющегося множества данных. Для этого подходят методы многомерного статистического анализа. Один из них — многомерное шкалирование (Ефимов, Кова-

лева, 2008; Многомерное шкалирование ..., 2013*). Информация о местонахождении объектов в основном многомерном пространстве признаков (которое представлено всем многообразием вариантов видовых структур исследуемого района и имеет сложную внутреннюю структуру взаимных корреляций) переводится в пространство меньшей размерности, образованное несколькими произвольно ориентированными латентными переменными, при условии, что оно будет в достаточной мере соответствовать реально существующим расстояниям между объектами. Последнее зависит от того, насколько биологическая сущность сходства и различия объектов воспроизводится геометрией взаимного расположения отображающих их точек в многомерном пространстве (Ефимов, Ковалева, 2008). Для нашей работы выбран метод многомерного неметрического шкалирования (далее — МНШ), который, по мнению В.М. Ефимова и В.Ю. Ковалевой (2008), хорошо интерпретирует данные биологических исследований, дает в отличие от широко используемого многими биологами кластерного анализа информацию о взаимном расположении объектов и образованных ими кластеров, а также в отличие от метрического шкалирования позволяет намного проще получать оценки сходства, не заботясь о формальном соответствии свойствам расстояния используемой меры близости между объектами. Этот метод был успешно использован в дальневосточном бассейне при выделении нектонных сообществ рыб и головоногих моллюсков в прикурильских водах Тихого океана и в северо-западной части Японского моря (Иванов, Суханов, 2002; Суханов, Иванов, 2009).

В основу исследования положены материалы 2005 г., когда исследованиями был охвачен наибольший по площади район от мыса Олюторского до северо-восточной части Анадырского залива. Данные 2004 г. привлечены для сравнения, так как работы удалось провести лишь в олюторско-наваринском районе. Предварительно исходные данные уловов были стандартизированы, для чего были построены видовые списки рыб по каждому тралению с преобразованием улова каждого вида в его удельную биомассу (кг/км²). Затем все данные одного года сводили в таблицу «объект-признак», по столбцам которой находились траловые станции (объекты), а по строкам — виды рыб, встреченные в уловах в оцениваемом году (признаки). Указанная таблица является матрицей, значения в ней — стандартизированные величины уловов каждого вида в каждом тралении, выраженные в килограммах на квадратный километр. В 2005 г. в двух станциях из 202 рыбы в улове отсутствовали. Траления с нулевыми уловами не влияют на результаты МНШ, поэтому были исключены из данного вида анализа.

Оценка обилия гидробионтов и построение на этой основе ранговой структуры видов связаны с проблемой оценки коэффициента уловистости (далее — КУ) орудия лова, поскольку видовая структура сообщества и видовая структура уловов могут различаться из-за неравной уловистости разных видов тем или иным способом. КУ специфичен для разных объектов и определяется как биологическими факторами (в основном размерными характеристиками и экологией улавливаемого объекта), так и особенностями орудия лова. Различия в уловистости мелких, средних и крупных особей одного вида порой очень велики, однако лишь для отдельных массовых и промыслово важных видов гидробионтов проводились специализированные исследования, в результате которых получены КУ, дифференцированные по размерам особей (Яржомбек, Датский, 2014). Для большинства рыб, встреченных в ходе рассматриваемых нами съемок, такие данные отсутствуют: в их отношении оценка КУ не выполнялась ни для разных размерных групп, ни для вида в целом. В таких случаях специалисты-ихтиологи часто используют КУ, найденные путем аналогии и экстраполяции соответствующих результатов, полученных по видам с близкими морфологическими характеристиками и особенностями поведения (Нектон ..., 2006; Макрофауна ..., 2012, 2014). Вместе с тем на сегодняшний день нет убедительных доказательств того, что использование

* Многомерное шкалирование // StatSoft: электронный учебник по статистике. StatSoft, Inc., 1984–2013. URL: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/modules/stmulisca.html> (дата обращения: 10.06.2013).

для оценки структуры сообществ КУ, подобранных путем аналогии и экстраполяции, а кроме того, не дифференцированных по размерам облавливаемых объектов, может привести к повышению достоверности оценки видовой структуры. Нельзя исключать того, что введение недостаточно обоснованных КУ может привести не к уточнению оценки видовой структуры сообщества, а наоборот, к ошибкам в ранжировании и ложным представлениям о значимости тех или иных видов.

Мы сравнили ранговые структуры уловов рыб, определенные при КУ, едином для всех видов ($KU = 1$), и при КУ, дифференцированном для разных видов в диапазоне от 0,1 до 0,5 (рис. 2). Значения КУ были взяты из каталогов, посвященных количественному описанию структуры nekтона, макрофауны пелагиали и бентали западной части Берингова моря (Нектон ..., 2006; Макрофауна ..., 2012, 2014). Результаты демонстрируют отсутствие каких-либо существенных различий между ними. По траловым данным 2005 г. (рис. 2, А, Б) в обоих вариантах ранговой структуры список из 10 наиболее значимых в уловах объектов (95 % общей биомассы в уловах) возглавляет минтай *Theragra chalcogramma*. За ним в порядке убывания следуют тихоокеанская полярная акула *Somniosus pacificus*, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, белобрюхий получешуйник *Hemilepidotus jordani*. Далее в случае $KU = 1$ идут многоиглый керчак *Muchocephalus polyacanthocephalus* и тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, а при дифференцированных КУ последовательность обратная: первой идет сельдь, за ней — многоиглый керчак. Следующие ранги в обоих вариантах видовой структуры занимают тихоокеанская навага *Eleginus gracilis*, северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus*, северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxystra*. Последней в списке при едином КУ идет желтобрюхая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus*, при дифференцированных КУ — американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias*. Два последних вида в разных вариантах ранговой структуры занимают соседние 10- и 11-ю позиции. Рассматривая данные 2004 г. (рис. 2, В, Г), отметим полное соответствие ранговых структур первых 10 видов (94 % общей биомассы в уловах), полученных с использованием единого КУ и КУ, дифференцированного по видам.

Сравнение положения в ранговой структуре по остальным видам показало, что по данным 2005 г. ранги видов при $KU = 1$ отличаются от их положения в структуре, построенной при использовании дифференцированных по видам КУ, в среднем на 3, но не более чем на 14 позиций, по данным 2004 г. — также в среднем на 3 позиции (максимально — не более чем на 10 позиций). Это означает, что при введении дифференцированного КУ ранг видов меняется незначительно и видовая структура в целом сохраняется.

Учитывая слабую изученность КУ трала по отношению к большинству видов рыб (по многим объектам в связи с полным отсутствием какой-либо информации о селективности лова), отсутствие данных о повышении достоверности оценки видовой структуры при использовании КУ, подобранных путем аналогии и экстраполяции, в настоящей работе для анализа использовали уловы, приведенные при едином для всех рыб КУ донного трала, равном единице. Несмотря на возможные различия в уловистости разных видов рыб, а также разных размерных групп одного вида, мы допускали, что структура уловов при одинаковом для всех видов КУ в целом адекватно отражает видовую структуру сообществ исследуемого ихтиоценоза.

Любой объект упомянутой выше таблицы-матрицы, т.е. видовую структуру рыб каждой траловой станции, можно представить в виде точки в многомерном пространстве, в котором каждый признак является отдельной осью этого пространства. И если в уловах 2005 г. было встречено 89 видов рыб, то диапазон величин уловов каждого из этих видов будет представлять собой диапазон значений координат отдельной оси, а всего таких осей будет 89. Таким образом, каждой из 200 траловых станций из северо-западной части Берингова моря можно придать собственное значение в 89-мерном пространстве признаков, характеризующих видовую структуру ихтиоценоза данного района. Нам же для решения задачи получения наглядных оценок степени близости переменных (видовых списков траловых станций) требуется преобразовать инфор-

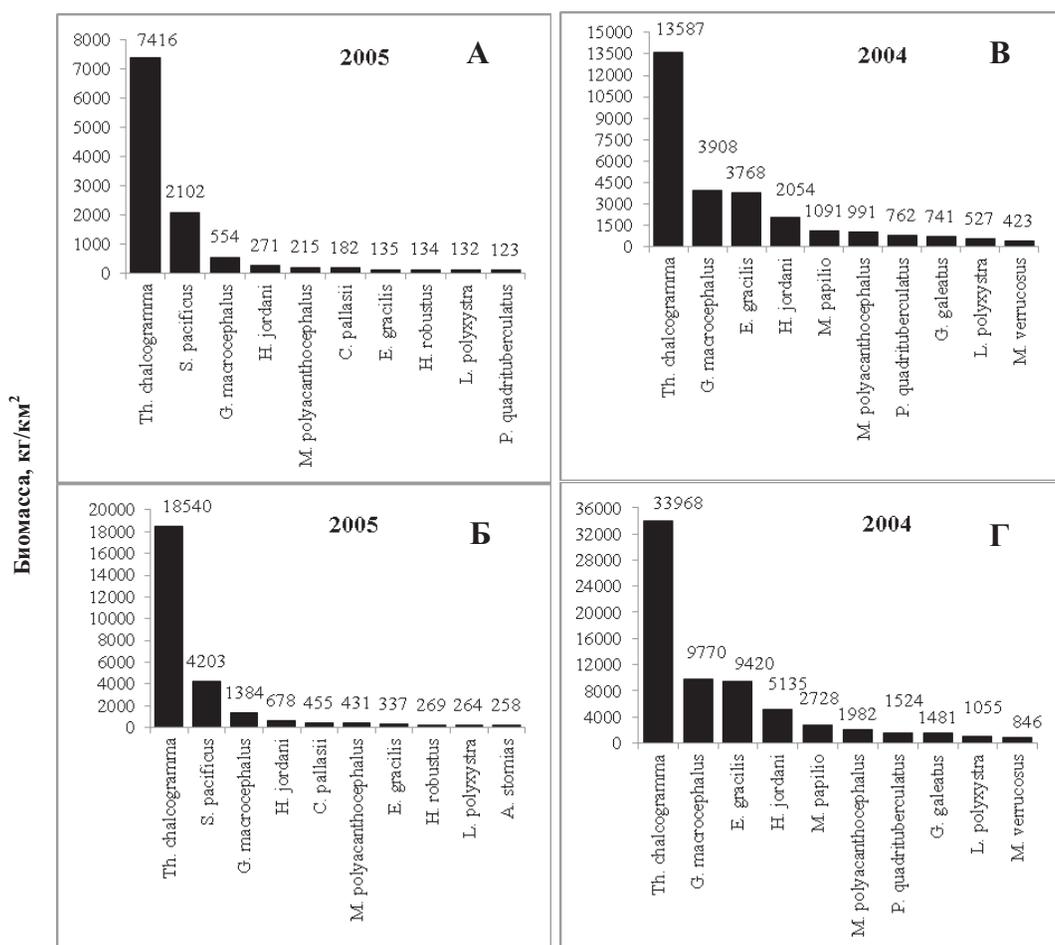


Рис. 2. Ранговая структура первых 10 видов рыб, доминирующих по обилию в траловых уловах в северо-западной части Берингова моря в 2004 и 2005 гг.: **А, В** — при едином для всех видов КУ = 1; **Б, Г** — при КУ, дифференцированном по видам рыб

Fig. 2. Rank structure of the first 10 fish species dominated in trawl catches obtained in the northwestern Bering Sea in 2004 and 2005: **A, B** — with the catch efficiency coefficient 1.0 for all species; **Б, Г** — with the species-dependent catch efficiency coefficients

мацию, содержащуюся в многомерном пространстве, в более простое пространство меньшей размерности. Снижение размерности дает возможность визуализировать результаты, сделав их удобными для восприятия и анализа, представив, например, в виде обычной двухмерной диаграммы.

В случае обработки данных с помощью МНШ необходимо предварительно задать функцию, которая покажет уровень сходства объектов друг с другом. Данную информацию получили, вычисляя коэффициент корреляции Спирмена попарно между всеми траловыми станциями в выборках одного года. Указанный коэффициент связи является непараметрическим, измеряется в ранговой шкале и индифферентен к характеру распределения признаков в генеральной совокупности. Итоговый результат сравнений выглядит в виде таблицы-матрицы расстояний (мер близости). По данным 2005 г. получена корреляционная матрица 19900 пар сравнений структуры уловов 200 станций, по данным 2004 г. — матрица 1953 пар сравнений 63 станций.

МНШ размещает объекты в пространстве заданной размерности и проверяет, насколько точно полученная конфигурация сохраняет расстояния между ними*. Одним из ориентиров при этом является получение как можно меньшего количества конечных

* Многомерное шкалирование ... (2013).

осей, которыми можно удовлетворительно описать изменчивость множества имеющихся выборочных данных. В виде критерия для определения минимального числа осей обычно используется мера качества подгонки полученной модели, измеряемая по степени воспроизведения исходной матрицы сходства — так называемый «стресс». Чем меньше значение стресса, тем лучше матрица исходных расстояний согласуется с матрицей результирующих расстояний, а значение стресса тем меньше, чем больше осей описывают исходную матрицу расстояний (Ефимов, Ковалева, 2008; Многомерное шкалирование ..., 2013*). Считается, что данные могут быть четко истолкованы при уровне стресса менее 0,05. Также они могут быть хорошо интерпретированы при его значениях от 0,05 до 0,10. В общем, приемлемым уровнем считается такой, при котором стресс не превышает 0,2, поскольку ординацию значения выше указанного становится опасно интерпретировать ввиду высокой вероятности ошибки. При превышении порогового уровня в 0,35–0,40 распределение переменных в пространстве будет близким к случайному (Clarke, 1993). Тем не менее окончательное решение о выборе того или иного числа осей, необходимых для дальнейшего анализа, принимается исследователем произвольно*.

Вне зависимости от уровня стресса наглядность результата должна проследиваться на точечных диаграммах рассеяния, на которых переменные располагаются в пространстве наиболее важных по рангу осей шкалирования, характеризующих общую изменчивость рассматриваемых данных. В противном случае полученный результат значительно теряет в визуальной очевидности — важном свойстве, обуславливающим выбор данного метода для анализа. На диаграммах в пространстве первых осей шкалирования, отражающих наибольшую в сравнении с остальными осями долю изменчивости, точки, соответствующие тралениям с более сходным составом и количественным соотношением видов, а следовательно, наиболее вероятно принадлежащие одному сообществу, будут располагаться ближе друг к другу, тогда как расстояние между переменными, сильно различающимися по этим показателям, будет больше, т.е. данные точки будут с большей вероятностью принадлежать разным сообществам.

Для оценки видового разнообразия в данной работе использован один из общепринятых и широко распространенных показателей — индекс полидоминантности (S), представляющий собой отношение к единице индекса Симпсона (C). Его расчет проводился по следующей формуле:

$$S = 1/C = 1/\sum p_i^2,$$

где $p_i = n_i/N$ — доля обилия i -того вида в генеральной совокупности, включающей S видов ($N = \sum n_i$ при $i = 1, 2, \dots, S$).

Данный индекс, в отличие от другого известного показателя — информационного индекса Шеннона, — полностью удовлетворяет обязательным требованиям, предъявляемым для показателей разнообразия, сформулированным Ю.А. Песенко и А.Г. Боголюбовым (1979), и считается наиболее приемлемым для использования среди применяемых в экологических исследованиях индексов (Песенко, 1982; Суханов, Иванов, 2009).

Термины и обозначения. Термин «сообщество» — один из ключевых в данной работе. Существуют различные формулировки этого понятия:

1) сообщество, или биоценоз, означает любую однородную часть живого покрова, независимо от отношения видов друг к другу и к субстрату; однородной в данном случае является структура такого тела, компоненты которого на всем его протяжении подчиняются одинаковым статистическим нормам в отношении состава, относительной численности и взаимного расположения (Беклемишев, 1969);

2) биотическое сообщество — любая совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп (Одум, 1975);

3) сообщества — рекуррентные (повторяющиеся) группы видов, которые обычно (в статистическом смысле слова) встречаются совместно, причем совместная встре-

* Многомерное шкалирование ... (2013).

чаемость членов группы обусловлена сходством их отношений к факторам среды (Несис, 1977);

4) сообщество — совокупность популяций разных видов, сосуществующих в пространстве и времени (Бигон и др., 1989).

Наиболее соответствуют целям настоящего исследования формулировки, предложенные К.Н. Несисом (1977) и К.В. Беклемишевым (1969). В соответствии с ними видовые структуры, у которых соотношение видов будет наиболее близким, с высокой степенью вероятности можно отнести к одному сообществу.

Термин «сообщество» применительно к ихтиофауне будет соответствовать термину «ихтиоцен», мы будем использовать эти понятия как синонимы. При этом мы исходим из существования иерархии сообществ (Бигон и др., 1989), в связи с чем в пределах одного сообщества могут быть выделены несколько составляющих его элементов (сообществ более низкого уровня), равно как любое сообщество может быть частью большей по размерам структуры, которую можно именовать также сообществом, но более высокого уровня.

Обозначения видовых экологических (биотопических) и зоогеографических характеристик рыб в настоящей работе приведены в соответствии с таковыми у Б.А. Шейко и В.В. Федорова (2000).

Результаты и их обсуждение

Всего в уловах 2004 и 2005 гг. отмечено 110 видов рыб и рыбообразных из 27 семейств. Наиболее широко были представлены рогатковые Cottidae (19 видов, или 17 % всего видового богатства), камбаловые Pleuronectidae (13 видов, 12 %), стихевые Stichaeidae (11 видов, 10 %), лисичковые Agonidae (10 видов, 9 %), липаровые Liparidae (9 видов, 8 %), волосатковые Hemitripterae (6 видов, около 6 %), бельдюговые Zoarcidae (5 видов, около 5 %), на которых в сумме пришлось 66 % общего числа видов. Видовая принадлежность определена у 106 из 110 встреченных в уловах объектов (табл. 1). В числе неопределенных видов присутствовало по одному представителю из семейств Cottidae, Stichaeidae, Muctophidae и Pholididae. Каждый из них был встречен лишь однажды в одной из съемок. В 2004 г. в уловах идентифицировано 84 вида рыб, в 2005 г. — 89 видов, общими на траловых съемках разных лет были 67 видов, или 63 %. В настоящее время в северо-западной части Берингова моря насчитывается 257 видов рыб и рыбообразных из 47 семейств (Датский, Андронов, 2007). Близкую цифру приводят П.А. Балыкин и А.М. Токранов (2010) — 233 вида из 44 семейств. Из этого числа на регулярных донных траловых съемках в области шельфа и материкового склона обычно учитывают от 80 до 110 видов, а на шельфе с глубинами до 160 м — от 70 до 85 видов рыб и рыбообразных.

Таблица 1

Виды рыб, представленные в траловых уловах в 2004 и 2005 гг.

Table 1

Fish species presented in trawl catches in 2004 and 2005

Латинское и русское название семейств и видов	ЗК	БК	Глубина, м
Petromyzontidae — миноговые			
<i>Entosphenus tridentatus</i> (Gairdner in Richardson, 1836) — трехзубая минога	ШбТок	ПМп	0–1000 (113–272)
<i>Lethenteron camtchaticum</i> (Tilesius, 1811) — тихоокеанская минога	Аб	ПЭп	0–50 (118)
Squalidae — катрановые			
<i>Squalus acanthias</i> Linnaeus, 1758 — короткоперая колючая акула	К	Э	0–950 (209)
Somniosidae — пряморотые акулы			
<i>Somniosus pacificus</i> Bigelow et Schroeder, 1944 — тихоокеанская полярная акула	ШбТок	Мб	2–2000 (15–272)
Rajidae — ромбовые скаты			
<i>Bathyraja aleutica</i> (Gilbert, 1896) — алеутский скат	ШбПаз	Мб	15–1602 (27–272)
<i>Bathyraja parmifera</i> (Bean, 1881) — щитоносный скат	ШбПаз	Мб	20–1425 (42–270)

Латинское и русское название семейств и видов	ЗК	БК	Глубина, м
<i>Bathyraja violacea</i> (Suvorov, 1935) — бесшипый скат	ШбПаз	Мб	23–1110 (105–215)
Clupeidae — сельдевые			
<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1847 — тихоокеанская сельдь	Аб	Н	0–250 (14–201)
Microstomatidae — малоротковые			
<i>Lipolagus ochotensis</i> (Schmidt, 1938) — охотский липолаг	ШбТок	Мп	0–6100 (58–69)
Osmeridae — корюшковые			
<i>Mallotus villosus catervarius</i> (Pennant, 1784) — тихоокеанская мойва	Аб	Н	0–400 (15–89)
<i>Osmerus mordax dentex</i> Steindachner, 1870 — тихоокеанская зубастая корюшка	Аб	ПН	0–290 (15–49)
Salmonidae — лососевые			
<i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792) — кета	ШбТок	ПЭп	0–250 (63–108)
Mycophidae — светящиеся анчоусы			
<i>Stenobranchius leucopsarus</i> (Eigenmann et Eigemann, 1890) — светлоперый стенобрах	ШбТок	Мп	0–3400 (266)
Gadidae — тресковые			
<i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774) — сайка	П	Н	0–731 (18–88)
<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius, 1810) — тихоокеанская навага	Аб	Э	0–300 (14–105)
<i>Gadus macrocephalus</i> Tilesius, 1810 — тихоокеанская треска	ШбТок	Э	0–1280 (14–252)
<i>Theragra chalcogramma</i> (Pallas, [1814]) — тихоокеанский минтай	ШбТок	Э	0–1280 (14–272)
Sebastidae — морские окуни			
<i>Sebastes alutus</i> (Gilbert, 1890) — тихоокеанский морской окунь	ШбТок	Мб	0–825 (39–272)
Anoplopomatidae — аноплопомовые			
<i>Anoplopoma fimbria</i> (Pallas, [1814]) — угольная	ШбТок	Мб	0–2560 (38–82)
Hexagrammidae — терпуговые			
<i>Hexagrammos lagocephalus</i> (Pallas, 1810) — зайцеголовый терпуг	ШбПаз	Э	0–596 (43)
<i>Hexagrammos octogrammus</i> (Pallas, 1810) — бурый терпуг	ШбТок	Сл	0–200 (15–64)
<i>Hexagrammos stelleri</i> Tilesius, 1810 — пятнистый терпуг	ШбТок	Сл	0–200 (23)
<i>Pleurogrammus monopterygius</i> (Pallas, 1810) — северный одноперый терпуг	ВбТок	Э	0–504 (17–252)
Cottidae — рогатковые			
<i>Arctiellus gomojunovi</i> Taranetz, 1933 — высоколобый крючкорог	ВбПаз	Э	37–520 (38–86)
<i>Enophrys diceraus</i> (Pallas, 1788) — двурогий бычок	ШбТок	Э	0–350 (15–122)
<i>Gymnacanthus detrisus</i> Gilbert et Burke, 1912 — широколобый шлемоносец	ШбПаз	Э	15–450 (30–197)
<i>Gymnacanthus galeatus</i> Bean, 1881 — узколобый шлемоносец	ШбТок	Э	0–579 (14–272)
<i>Gymnacanthus pistilliger</i> (Pallas, 1814) — нитчатый шлемоносец	Аб	Сл	0–325 (16–214)
<i>Gymnacanthus tricuspis</i> (Reinhardt, 1831) — арктический шлемоносец	А	Э	0–240 (15–38)
<i>Hemilepidotus gilberti</i> Jordan et Starks, 1904 — пестрый получешуйник	ШбПаз	Э	0–604 (48–113)
<i>Hemilepidotus jordani</i> Bean, 1881 — белобрюхий получешуйник	ШбТок	Э	0–579 (14–236)
<i>Icelus canaliculatus</i> Gilbert, 1896 — черноносый ицел	ШбПаз	Мб	20–1005 (45–266)
<i>Icelus spiniger</i> Gilbert, 1896 — колючий ицел	ВбТок	Э	31–770 (26–272)
<i>Melletes papilio</i> Bean, 1880 — бычок-бабочка	ШбПаз	Э	4–320 (16–272)
<i>Myoxocephalus jaok</i> (Cuvier in Cuvier et Valenciennes, 1829) — керчак-яок	ШбПаз	Э	0–680 (25–122)
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i> (Pallas, 1814) — многоиглый керчак	ШбПаз	Э	0–775 (14–272)
<i>Myoxocephalus stelleri</i> Tilesius, 1811 — мраморный керчак	ШбПаз	Сл	0–60 (34–183)
<i>Myoxocephalus verrucosus</i> (Bean, 1881) — бородавчатый керчак	Аб	Э	0–550 (14–236)
<i>Triglops forficatus</i> (Gilbert, 1896) — вильчатохвостый триглопс	ВбТок	Э	20–470 (25–144)
<i>Triglops pingelii</i> Reinhardt, 1837 — остроносый триглопс	Аб	Э	5–745 (15–182)
<i>Triglops szepticus</i> Gilbert, 1896 — большеглазый триглопс	ШбПаз	Э	25–925 (30–266)
Hemitripteridae — волосатковые			
<i>Blepsias bilobus</i> Cuvier in Cuvier et Valenciennes, 1829 — двулопастной бычок	ШбТок	Э	0–250 (16–30)
<i>Blepsias cirrhosus</i> (Pallas, [1814]) — трехлопастной бычок	ШбТок	Э	0–150 (38–43)

Продолжение табл. 1
Table 1 continued

Латинское и русское название семейств и видов	ЗК	БК	Глубина, м
<i>Hemitripteris villosus</i> (Pallas, [1814]) — бычок-ворон	ШбТок	Сл	0–540 (94–252)
<i>Nautichthys pribilovius</i> (Jordan et Gilbert in Jordan et Evermann, 1898) — короткошипый бычок-кораблик	ШбТок	Э	2–422 (15–113)
<i>Nautichthys robustus</i> Peden, 1970 — длинношипый бычок-кораблик	ВбПам	Сл	0–73 (26)
<i>Ulca bolini</i> (Myers, 1934) — улька	ВбТок	Э	30–800 (81–272)
Psychrolutidae — психролютовые			
<i>Dasycottus setiger</i> Bean, 1890 — щетинистый бычок	ШбТок	Мб	15–850 (182–272)
<i>Eurymen gyrinus</i> Gilbert et Burke, 1912 — красногубый эвримен	ШбПаз	Э	14–400 (38–102)
<i>Malacocottus zonurus</i> Bean, 1890 — черноперый бычок	ШбТок	Мб	27–1980 (57–272)
<i>Psychrolutes paradoxus</i> Günther, 1861 — мягкий психролют	ШбПаз	Э	0–1100 (69)
Agonidae — лисичковые			
<i>Aspidophoroides bartoni</i> Gilbert, 1896 — тихоокеанский щитонос	ШбПаз	Э	8–500 (17–270)
<i>Hypsogonus quadricornis</i> (Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1829) — северный гипсагон	ВбТок	Э	0–452 (41–252)
<i>Leptagonus decagonus</i> (Bloch et Schneider, 1801) — длинноусая лисичка	Аб	Э	0–930 (55)
<i>Ocella dodecaedron</i> (Tilesius, 1813) — двенадцатигранная лисичка	ШбПаз	Сл	0–92 (15)
<i>Pallasina aix</i> Starks, 1896 — игловидная лисичка	ВбТок	Сл	0–105 (21–50)
<i>Percis japonica</i> (Pallas, 1769) — японская лисичка	ШбПаз	Э	20–750 (41–272)
<i>Podothecus sturioides</i> (Guichenot, 1869) — дальневосточная лисичка	ШбПаз	Э	8–432 (35–252)
<i>Podothecus vetermus</i> Jordan et Starks, 1895 — малоусая лисичка	Аб	Э	10–605 (14–270)
<i>Sarritor frenatus</i> (Gilbert, 1896) — тонкохвостая лисичка	ШбПаз	Э	18–775 (15–272)
<i>Sarritor leptorhynchus</i> (Gilbert, 1896) — тонкорылая лисичка	ВбТок	Э	20–460 (15–215)
Cyclopteridae — круглופеровые			
<i>Aptocyclus ventricosus</i> (Pallas, 1769) — рыба-лягушка	ШбТок	Н	0–1700 (25–33)
<i>Eumicrotremus asperrimus</i> (Tanaka, 1912) — многошипый круглופер	ШбПаз	Э	20–900 (39–90)
<i>Eumicrotremus orbis</i> (Günther, 1861) — шаровидный круглופер	ВбТок	Э	0–575 (26–177)
Liparidae — липаровые, морские слизни			
<i>Careproctus colletti</i> Gilbert, 1896 — карепрокт Коллетта	ШбПаз	Мб	64–1350 (58–209)
<i>Careproctus cypselurus</i> (Jordan et Gilbert in Jordan et Evermann, 1898) — широколобый карепрокт	ШбТок	Бб	35–1270 (215–272)
<i>Careproctus rastrinus</i> Gilbert et Burke, 1912 — шершавый карепрокт	ШбПаз	Мб	55–913 (25–272)
<i>Crystallichthys mirabilis</i> (Jordan et Gilbert in Jordan et Evermann, 1898) — щелеглазый морской слизень	ВбТок	Мб	53–830 (215)
<i>Elassodiscus tremebundus</i> Gilbert et Burke, 1912 — короткоперый эласкодиск	ШбПаз	Мб	130–1800 (181)
<i>Liparis cyclopus</i> Günther, 1861 — круглופерый липарис	ВбТок	Э	0–183 (33–265)
<i>Liparis gibbus</i> Bean, 1881 — горбатый липарис	Аб	Э	0–647 (22–87)
<i>Liparis ochotensis</i> Schmidt, 1904 — охотский липарис	ШбПаз	Э	20–761 (22–109)
<i>Nectoliparis pelagicus</i> Gilbert et Burke, 1912 — пелагический морской слизень	ШбТок	Мп	0–3383 (80–214)
Caristiidae — гривачевые			
<i>Caristius macropus</i> (Bellotti, 1903) — длинноперый карист	К	Мб	200–610 (69–102)
Bathymasteridae — батимастеровые			
<i>Bathymaster signatus</i> Cope, 1873 — обозначенный батимастер	ШбТок	Э	35–380 (38–272)
Zoarcidae — бельдюговые			
<i>Bothrocara hollandi</i> (Jordan et Hubbs, 1925) — чешуйчатый аллолепис	НбПаз	Мб	140–1980 (272)
<i>Lycodes brevipes</i> Bean, 1890 — коротконогий ликод	ШбПам	Мб	27–973 (42–272)
<i>Lycodes diapterus</i> Gilbert, 1892 — двуперый ликод	ШбПам	Мб	13–1300 (270)
<i>Lycodes palearis</i> Gilbert, 1896 — гребенчатый ликод	ВбТок	Э	25–925 (105–215)
<i>Lycodes raridens</i> Taranetz et Andriashev, 1935 — редкозубый ликод	Аб	Э	30–187 (21–96)
Stichaeidae — стихеевые			
<i>Acantholumpenus mackayi</i> (Gilbert, 1896) — колючий люмпен	ШбПаз	Сл	0–150 (66)
<i>Anisarchus medius</i> (Reinhardt, 1837) — ильный люмпен	Аб	Э	10–300 (39)
<i>Chirolophis snyderi</i> (Taranetz, 1938) — северная мохоголовая собачка	ШбПаз	Сл	0–490 (39)

Окончание табл. 1
Table 1 finished

Латинское и русское название семейств и видов	ЗК	БК	Глубина, м
<i>Eumesogrammus praecisus</i> (Kröyer, 1837) — шипохвостый стихей	Аб	Э	5–240 (51–71)
<i>Leptoclinus maculatus diaphanocarus</i> (Schmidt, 1904) — тихоокеанский пятнистый люмпен	Аб	Э	6–245 (16–266)
<i>Lumpenella longirostris</i> (Evermann et Goldsborough, 1907) — длиннорылый люмпен	АтТок	Мб	25–1140 (215–272)
<i>Lumpenus fabricii</i> (Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1836) — люмпен Фабриция	Аб	Сл	0–235 (38–104)
<i>Lumpenus sagitta</i> Wilimovsky, 1956 — стреловидный люмпен	Аб	Сл	0–425 (16–182)
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (Tilesius, 1811) — глазчатый опистоцентр	ШбПаз	Сл	0–335 (21–177)
<i>Stichaeus punctatus</i> (Fabricius, 1780) — пятнистый стихей	Аб	Сл	0–100 (33–35)
Pholididae — масляковые			
<i>Pholis fasciata</i> (Bloch et Schneider, 1801) — полосатый масляк	Аб	Сл	0–94 (41–105)
Zaproridae — запроровые			
<i>Zaprora silenus</i> Jordan, 1896 — запрора	ШбТок	Э	0–675 (54–82)
Ammodytidae — песчанковые			
<i>Ammodytes hexapterus</i> Pallas, [1814] — тихоокеанская песчанка	Аб	Э	0–275 (15–85)
Pleuronectidae — камбаловые			
<i>Atheresthes evermanni</i> Jordan et Starks, 1904 — азиатский стрелозубый палтус	ШбПаз	Мб	20–1200 (54–272)
<i>Atheresthes stomias</i> Jordan et Gilbert, 1880 — американский стрелозубый палтус	ШбПам	Мб	18–950 (30–272)
<i>Glyptocephalus zachirus</i> Lockington, 1879 — длиннопёры малорот	ШбПам	Э	0–900 (80–272)
<i>Hippoglossoides elassodon</i> Jordan et Gilbert, 1880 — узкозубая палтусовидная камбала	ШбТок	Э	0–1050 (16–197)
<i>Hippoglossoides robustus</i> Gill et Townsend, 1897 — северная палтусовидная камбала	Аб	Э	2–425 (16–265)
<i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904 — тихоокеанский белоко-рый палтус	Аб	Э	0–1200 (17–272)
<i>Lepidopsetta polyxystra</i> Orr et Matarese, 2000 — северная двухли-нейная камбала	ВбТок	Э	0–700 (14–252)
<i>Limanda aspera</i> (Pallas, [1814]) — желтоперая камбала	Аб	Э	0–600 (15–108)
<i>Limanda sakhalinensis</i> Hubbs, 1915 — сахалинская камбала	ШбПаз	Э	10–360 (15–270)
<i>Myxopsetta proboscidea</i> (Gilbert, 1896) — хоботная камбала	ВбПаз	Сл	0–125 (14–181)
<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1788) — звездчатая камбала	Аб	Сл	0–375 (15–76)
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i> Pallas, [1814] — желтобрюхая камбала	ШбТок	Э	0–600 (14–272)
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i> Jordan et Snyder, 1901 — тихоокеанский черный палтус	ШбТок	Мб	10–2000 (42–270)

Примечания. ЗК — зоогеографическая категория; БК — биотопическая категория. Глубина обитания видов приведена по литературным данным (без скобок) и по данным рассматриваемых в настоящей работе учетных траловых съемок (в скобках). Обозначения видов: А — арктический, П — панарктический, Аб — арктическо-бореальный, Вб — высокобореальный, Шб — широкобореальный, Нб — низкобореальный, АтТок — атлантическо-тихоокеанский, К — космополит, Сл — сублиторальный, Э — элиторальный, Мб — мезобентальный, Бб — батибентальный, Н — неритический, ПН — проходной неритический, ПЭп — проходной эпипелагический, ПМп — проходной мезопелагический, Мп — мезопелагический. В обозначениях высоко-, широко- и низкобореальных видов: Паз — приазиатский, Пам — приамериканский, Ток — тихоокеанский.

В отношении некоторых из представленных в уловах объектов получены новые данные о предельных глубинах их обитания по сравнению с указанными в литературе (Андрияшев, 1937, 1939, 1954; Барсуков, 1958, 2003; Федоров, 1973а, б; Eschmeyer et al., 1983; Kessler, 1985; Фадеев, 1987; Kramer, O'Connell, 1988; Андрияшев, Чернова, 1994; Kramer et al., 1995; Борец, 1997, 2000; Долганов, Тупоногов, 1999; Лапко и др., 1999; Шейко, Федоров, 2000; Борец и др., 2001; Пресноводные рыбы ..., 2001; Снытко, 2001; Черешнев и др., 2001; Глебов и др., 2003; Каталог ..., 2003; Макрофауна ..., 2012).

Известная глубина обитания тихоокеанской миноги *Lethenteron camtchaticum* варьирует в пределах 0–50 м (табл. 1). В 2005 г. в ходе учетных работ этот вид был обнаружен в наваринском районе в улове на глубине 118 м. Обычно тихоокеанская минога встречается в эпипелагиали, в связи с чем нельзя исключать, что в данном тралении она была поймана в момент выборки трала в поверхностном или подповерхностном горизонте. Также в 2005 г. в северо-западной части Берингова моря был обнаружен представитель семейства Caristiidae — длинноперый карист *Caristius macropus*. Находки данного объекта в рассматриваемом районе наиболее северные в пределах тихоокеанской части ареала. Указанный вид является космополитом, его батиметрический диапазон в Мировом океане включает глубины 200–610 м, тогда как в наших сборах он встречен на глубинах 69 и 102 м. По данным учетных съемок 2004 и 2005 гг. (табл. 1) шире, чем было известно ранее, диапазоны глубин обитания колючего ицела *Icelus spiniger* (новый минимум — 26 м), тонкохвостой лисички *Sarritor frenatus* (минимум — 15 м), тонкорылой лисички *Sarritor leptorhynchus* (минимум — 15 м), карепрокта Коллетта *Careproctus colletti* (минимум — 58 м), шершавого карепрокта *Careproctus rastrinus* (минимум — 25 м), редкозубого ликода *Lycodes raridens* (минимум — 21 м), мраморного керчака *Myoxocephalus stelleri* (максимум — 183 м), круглоперого липариса *Liparis cyclopus* (максимум — 265 м), полосатого масляка *Pholis fasciata* (максимум — 105 м), хоботной камбалы *Myzopsetta proboscidea* (максимум — 181 м).

По величине обилия по данным 2005 г. (рис. 2, А), когда была обследована максимальная площадь, список из 10 наиболее значимых в уловах объектов (95 % совокупной удельной биомассы всех видов в уловах) возглавляет минтай *Th. chalcogramma* (7416 кг/км²), за ним в порядке убывания следуют полярная акула *S. pacificus* (2102 кг/км²), треска *G. macrocephalus* (554 кг/км²), белобрюхий получешуйник *H. jordani* (271 кг/км²), многоиглый керчак *M. polyacanthocephalus* (215 кг/км²), сельдь *C. pallasii* (182 кг/км²), навага *E. gracilis* (135 кг/км²), палтусовидная камбала *H. robustus* (134 кг/км²), двухлинейная камбала *L. polyxustra* (132 кг/км²), желтобрюхая камбала *P. quadrituberculatus* (123 кг/км²).

По данным 2004 г. (рис. 2, В) при обследовании олюторско-наваринского района в списке 10 важнейших по биомассе видов (94 % совокупной удельной биомассы всех видов) присутствовали 7 из 10 видов, доминировавших в 2005 г.: *Th. chalcogramma* (13587 кг/км²), *G. macrocephalus* (3908 кг/км²), *E. gracilis* (3768 кг/км²), *H. jordani* (2054 кг/км²), *M. polyacanthocephalus* (991 кг/км²), *P. quadrituberculatus* (762 кг/км²), *L. polyxustra* (527 кг/км²). Кроме вышеуказанных в десятку входили бычок-бабочка *Melletes papilio* (1091 кг/км²), узколобий шлемоносец *Gymnacanthus galeatus* (741 кг/км²) и бородавчатый керчак *Myoxocephalus verrucosus* (423 кг/км²). В 2004 г. удельная биомасса большинства объектов была существенно выше, чем в 2005 г., поскольку в олюторско-наваринском районе доминирующие виды имеют более высокую плотность, чем в целом по северо-западной части моря. Также на результатах оценки сказалась разница в сроках проведения исследований (октябрь-ноябрь в 2004 г. и август-сентябрь в 2005 г.): у многих из вышеуказанных видов во второй половине осени начинаются зимовальные миграции, в ходе которых плотность скоплений возрастает по сравнению с летом, что прямо влияет на средний улов.

Наиболее широко на шельфе северо-западной части Берингова моря (табл. 2) были представлены донно-придонные рыбы элиторального (52,9 % всего числа видов в уловах), мезобентального (19,8 %) и сублиторального (16,0 %) комплексов. Совокупная доля пелагической группировки (неритические, проходные неритические, проходные эпи- и мезопелагические, мезопелагические) составила 11,3 %, но надо иметь в виду, что некоторые пелагические рыбы (как отмечено выше в случае с миногой) могут быть пойманы не в придонном слое, а в верхних слоях вод в ходе выборки трала после его отрыва от грунта. Данное соотношение биотопических группировок в общих чертах соответствует полученному ранее для западной части Берингова моря (Балькин, 2006; Балькин, Токранов, 2010). Элиторальные виды преобладали в уловах, поскольку шельф с глубинами 50–200 м был основным исследуемым биотопом. Наряду с этим была вы-

сока доля станций (свыше 27 % от их общего числа в 2004 и 2005 гг.) в прибрежном биотопе, на глубинах менее 50 м, где широко распространены сублиторальные формы. Высокая доля мезобентальных видов объясняется сезонной миграцией последних для нагула в летне-осенний период в область шельфа, в пределах которой выполнено в совокупности 96 % всех траловых станций.

Таблица 2

Распределение числа видов рыб, встреченных в уловах в северо-западной части Берингова моря в 2004 и 2005 гг., по биотопическим и зоогеографическим категориям

Table 2

Number of fish species in trawl catches obtained in the northwestern Bering Sea in 2004 and 2005, by biotopic complexes and zoogeographical groups

Биотопическая категория	Зоогеографическая категория								Всего	Доля, %
	А	П	Аб	Вб	Шб	Нб	АтТок	К		
Сл			6	3	8				17	16,0
Э	1		14	11	29			1	56	52,9
Мб				1	17	1	1	1	21	19,8
Бб					1				1	0,9
Н		1	2		1				4	3,8
ПН			1						1	0,9
ПЭп			1		1				2	1,9
ПМп					1				1	0,9
Мп					3				3	2,9
Всего	1	1	24	15	61	1	1	2	106	
Доля, %	0,9	0,9	22,7	14,2	57,6	0,9	0,9	1,9		100

Примечание. Обозначения видов как в табл. 1.

В зоогеографическом плане самыми многочисленными были представители широкобореальной фауны (57,6 % общего числа видов в уловах), арктическо-бореальные (22,7 %) и высокобореальные (14,2 %) виды (табл. 2). Данные о доминировании указанных зоогеографических комплексов в ихтиофауне западной части Берингова моря приводит и П.А. Балыкин (2006). В пределах обследованной акватории проходит северная граница распространения тихоокеанской бореальной ихтиофауны и располагается так называемый анадырский фаунистический барьер (Андрияшев, 1939), поэтому высокой была доля бореальных видов, а также арктическо-бореальных, преобладающих в районах, граничащих с арктической областью.

После построения корреляционной матрицы видовых структур уловов 2005 г. в рамках процедуры МНШ произведена оценка взаимного сходства всех представленных в ней переменных. По данным 2005 г. получена модель, в которой стресс достигает значения менее 0,05 при использовании в анализе не менее 13 осей. С уменьшением их количества до трех уровень стресса возрастает до 0,188, а при ограничении пространства двумя первыми осями шкалирования он увеличивается до 0,248. Последний вариант будет наиболее наглядным при визуальном анализе, однако в этом случае результат может иметь высокую вероятность ошибки (Clarke, 1993). Чтобы проверить, возможна ли при такой величине стресса корректная интерпретация данных, мы попытались выявить наличие закономерностей рассеяния точек на диаграмме в пространстве двух первых осей шкалирования, что подтвердило бы возможность достоверного толкования полученной модели.

При первом приближении сложно разделить полученную по результатам МНШ совокупность точек 2005 г. на кластеры, которые можно рассматривать в качестве отдельных донных сообществ (рис. 3). Провести однозначные четкие границы в пределах общего множества переменных нельзя. Тем не менее основная часть тралений, выполненных в прибрежной зоне (на глубинах менее 50 м), и большинство станций, расположенных вблизи материкового склона (глубже 150 м), разнесены в разные части диаграммы (рис. 3, А). Данная тенденция указывает на изменение состава фауны от берега в направлении свала глубин, что позволяет предполагать существование выра-

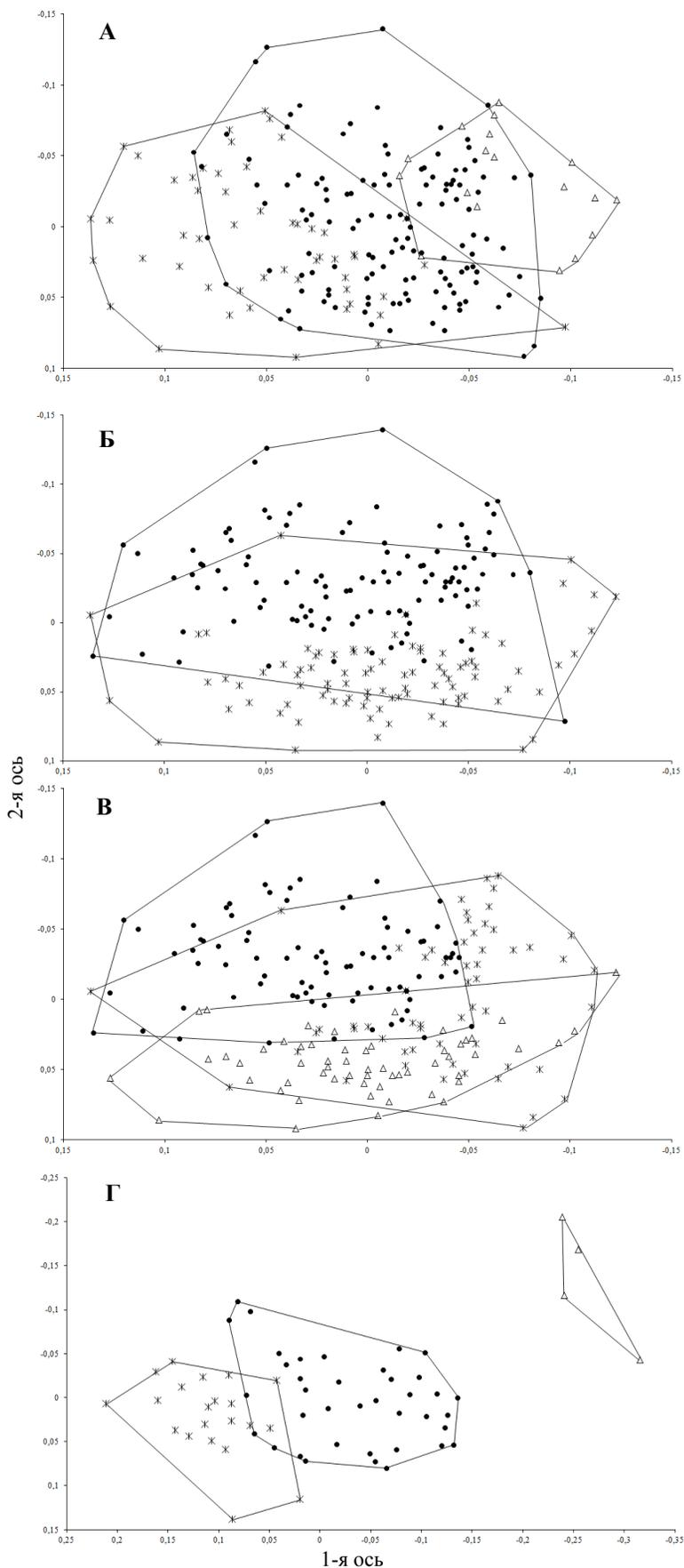


Рис. 3. Распределение переменных в пространстве двух первых осей неметрического шкалирования: **А–В** — 2005 г. (200 тралей); **Г** — 2004 г. (63 траления). Переменные оконтурены: **А, Г** — по диапазонам глубин (менее 50 м — звездочки, 50–150 м — кружки и более 150 м — треугольники); **Б** — по районам, выделенным Л.А. Борцом (1997) (анадырский — кружки, корякский — звездочки); **В** — по районам, выделенным П.А. Балыкиным (2006, 2009) (анадырский — кружки, наваринский — звездочки, корякский — треугольники)

Fig. 3. Non-parametric multidimensional scaling of fish species abundance in trawl catches (in space of the first two dimensions): **А–В** — for 2005 (200 trawls); **Г** — for 2004 (63 trawls); **А, Г** — depth ranges (> 50 m — asterisks, 50–150 m — circles, > 150 m — triangles); **Б** — areas by Borets, 1997 (Anadyr area — circles, Koryak area — asterisks); **В** — areas by Balykin, 2006, 2009 (Anadyr area — circles, Navarin area — asterisks, Koryak area — triangles)

женной вертикальной зональности в распределении рыб и поясной стратификации их видовой структуры. Также мы оценили возможность выделения совокупностей точек, дифференцированных друг от друга на диаграмме в зависимости от принадлежности к анадырскому и корякскому районам, как предложил Л.А. Борец (1997). Сгруппировав переменные по районам, выделенным исходя из особенностей количественного состава ихтиофауны, получили два сильно перекрывающихся «облака» (рис. 3, Б). Надо отметить, что существенное перекрывание точек разных районов возникло из-за единичных выпадающих станций, большинство же тралений довольно хорошо разнесены вдоль 2-й оси МНШ. Дифференциация 200 станций на три группы по районам, выделенным П.А. Балыкиным (2006, 2009), также свидетельствует о явных различиях видовой структуры рыб в пределах исследуемой акватории (рис. 3, В). По результатам оконтуривания станции, относящиеся к разным районам, хотя и были существенно смешаны, но основная масса точек корякского и наваринского районов лишь незначительно перекрывалась с точками анадырского района. В целом картина распределения переменных в пространстве осей МНШ демонстрирует векторное изменение биологических свойств изучаемых объектов в соответствии с основополагающими закономерностями распределения жизни в океане — принципами вертикальной и широтной зональности (Беляев и др., 1959; Виноградова, 1977; Кафанов, Кудряшов, 2000).

Распределение видов в сообществах зависит главным образом не от видоспецифических отношений между ними, а от их отношений к факторам среды, с которыми все они встречаются (Несис, 1977). Важнейшими лимитирующими условиями, определяющими распространение морских организмов, являются температура и соленость (Левасту, Хела, 1974; Виленкин, 1977; Нейман и др., 1977; Хлебович, 1977; Кочкиков и др., 1986). Была проверена сила связи между координатами траловых станций в пространстве осей шкалирования и значениями придонных температуры и солености с целью оценки влияния последних на изменчивость видовой структуры уловов. Также оценили корреляцию координат осей с факторами, имеющими опосредованную связь с распространением гидробионтов: глубиной и географическими координатами (широтой и долготой).

По данным 2005 г. корреляция 1-й оси с температурой ($R = -0,129$) и соленостью ($R = -0,033$) отсутствовала, также не было связи между координатами 2-й оси и соленостью ($R = -0,161$) (табл. 3). С придонной температурой у 2-й оси обнаружена положительная связь средней силы ($R = 0,611$). Наибольший коэффициент корреляции с 1-й осью имела глубина расположения траловых станций ($R = -0,824$), со 2-й осью — широта расположения станций ($R = -0,733$). Все остальные переменные не имели достаточно сильной связи с координатами обеих осей ($R < 0,7$) или связь вообще отсутствовала ($R < 0,25$). Таким образом, сильная статистически значимая корреляция 1-й оси шкалирования с глубиной и 2-й оси с широтой подтверждает вывод о наличии батиметрической и широтно-зональной (зоогеографической) обусловленности видовой структуры ихтиоценоза.

На примере рассматриваемого ихтиоценоза можно сделать вывод, что влияние какого-либо отдельного физико-химического фактора (придонная температура или соленость) на видовую структуру сообществ больших морских районов не является определяющим. Однако следует принять во внимание, что сильная корреляция найдена с комплексными показателями (глубина и широта), имеющими опосредованную связь с распространением водных организмов в Мировом океане через параметры среды (температура, соленость, плотность, химический состав воды и др.). В связи с глубиной и широтным расположением участка акватории гидрологические характеристики меняются неодинаково, образуется некий спектр их комбинаций, поэтому те или иные виды рыб по-разному реагируют на его изменение. Возможно поэтому, пытаясь дать интегральную оценку пространственной изменчивости видовой структуры рыбных сообществ, мы получили ее более сильные корреляции с комплексными факторами, которые связаны с ней через множество абиотических показателей. Результаты синэкологических исследований показывают, что в морских биоценозах преобладают много-

Таблица 3

Значения коэффициента ранговой корреляции координат 1- и 2-й осей неметрического шкалирования с абиотическими факторами, глубиной и географическими координатами станций по данным 2005 г.

Table 3

Rank correlation coefficients of the 1st and 2nd coordinates for non-parametric scaling of fish species abundance in trawl catches with environmental parameters, depth, latitude and longitude of trawls (for 2005)

Фактор	Количество значений (n)	Коэффициент корреляции (R)	t-критерий (n-2)	Уровень значимости (p)
1-я ось				
Температура	179	-0,129	-1,7246	0,08635
Соленость	178	-0,033	-0,4375	0,66231
Глубина	200	-0,824	-20,4718	< 0,00001
Широта	200	0,004	0,0571	0,95456
Долгота	200	0,490	7,9044	< 0,00001
2-я ось				
Температура	179	0,611	10,2555	< 0,00001
Соленость	178	-0,161	-2,1675	0,03154
Глубина	200	-0,159	-2,2593	0,02496
Широта	200	-0,733	-15,1828	< 0,00001
Долгота	200	-0,527	-8,7203	< 0,00001

Примечание. Жирным шрифтом выделены переменные, имеющие $R > 0,7$ при уровне значимости $p < 0,05$.

факторные связи (Нейман, 1988; Бурковский и др., 1995; Barber et al., 1997; Озолиньш, 2000; Шунтов, Темных, 2008а, 2013). Насколько сложны и многообразны сообщества, настолько сложными должны быть взаимодействия между их компонентами (популяциями) и факторами среды. На наш взгляд, отсутствие сильной корреляции отдельных абиотических факторов с пространственной изменчивостью видовой структуры рыб в северо-западной части Берингова моря показывает не отсутствие между ними связи как таковой, а говорит о том, что в данном случае распространение и структура крупных донных сообществ определяются комплексом разнообразных условий, действие каждого из которых в отдельности не может быть в достаточной степени значимым из-за сложности структуры и многообразия всех воздействующих на сообщества факторов.

Количество, размеры и структура сообществ будут меняться в зависимости от выбранного пространственного масштаба (Бигон и др., 1989; Азовский и др., 2007). Следовательно, влияние тех или иных факторов на сообщества разного иерархического уровня также не может быть одинаковым. И если в масштабе обширной акватории северо-западной части Берингова моря основными индикаторами изменчивости структуры донных ихтиоценов будут глубина и широта, то с уменьшением масштаба изучаемого биотопа прямое влияние океанологических факторов на сообщества с более простой структурой может усилиться. Также очевидно, что биоценозы закономерно меняются не только в пространстве, но и во времени (Беклемишев, 1969), поэтому даже в пределах одного выбранного масштаба при существенном межгодовом или сезонном изменении фоновых условий обитания гидробионтов значение того или иного абиотического фактора, претерпевающего колебания, при формировании структуры сообществ может варьировать. И насколько динамичными будут такие колебания, насколько будет меняться совокупная значимость флюктуирующих факторов для функционирования сообщества, настолько динамичной может быть его структура.

Касааясь дифференцирующей роли вышеупомянутых факторов, отметим более четкое разделение множества исходных данных 2005 г. на группы по батиметрическому принципу ($R = -0,824$) и менее выраженную дифференциацию по широтно-зональному принципу ($R = -0,733$). Возможно, в данном пространственном масштабе фактор приуроченности рыб к определенному диапазону глубин оказывает большее влияние на формирование структуры сообществ, чем зоогеографическая принадлежность видов.

Можно предполагать, что с изменением масштаба изучения сообществ в большую сторону, например до уровня моря в целом, и расширением широтной протяженности исследуемого района можно столкнуться с увеличением значения зоогеографического фактора и соответственно при уменьшении размеров изучаемой акватории корреляция с широтой будет снижаться.

Данные 2004 г. дали модель, в которой значение стресса менее 0,05 можно получить при использовании не менее 9 осей. При уменьшении числа осей до двух стресс увеличивается до 0,142, хотя это также является приемлемым уровнем для последующего анализа (Clarke, 1993). По материалам 2004 г. расположение точек в пространстве первых осей шкалирования более четко дифференцировано по сравнению с данными 2005 г., в частности по глубине (рис. 3, Г). Анализ связей осей шкалирования показал (табл. 4), что корреляция 1-й оси с глубиной является наиболее высокой ($R = -0,921$). Также обнаружены сильная отрицательная связь 1-й оси с придонной соленостью ($R = -0,781$) и положительная связь средней силы с широтой ($R = 0,534$). Прочие факторы показали с данной осью лишь наличие слабых связей разного знака. Между 2-й осью и исследуемыми факторами сильных связей получено не было. Слабые корреляции ($0,25 < R < 0,50$) отмечены с долготой, широтой и соленостью, с остальными факторами связь не выявлена.

Таблица 4

Значения коэффициента ранговой корреляции координат 1- и 2-й осей неметрического шкалирования с абиотическими факторами, глубиной и географическими координатами станций по данным 2004 г.

Table 4

Rank correlation coefficients of the 1st and 2nd coordinates for non-parametric scaling of fish species abundance in trawl catches with environmental parameters, depth, latitude and longitude of trawls (for 2004)

Фактор	Количество значений (n)	Коэффициент корреляции (R)	t-критерий (n-2)	Уровень значимости (p)
1-я ось				
Температура	59	-0,413	-3,4211	0,00116
Соленость	59	-0,781	-9,4451	< 0,00001
Глубина	63	-0,921	-18,4376	< 0,00001
Широта	63	0,534	4,9271	0,00001
Долгота	63	0,245	1,9762	0,05266
2-я ось				
Температура	59	-0,220	-1,7054	0,09356
Соленость	59	-0,283	-2,2296	0,02973
Глубина	63	-0,177	-1,4040	0,16540
Широта	63	0,377	3,1773	0,00233
Долгота	63	0,407	3,4852	0,00092

Примечание. Жирным шрифтом выделены переменные, имеющие $R > 0,7$ при уровне значимости $p < 0,05$.

Данные 2004 г. свидетельствуют в пользу того, что глубина является фактором, имеющим наиболее сильную связь с пространственной изменчивостью видовой структуры донных рыб рассматриваемого района. Наличие наряду с этим сильной связи 1-й оси с изменчивостью солености показывает, что значение последней в динамике рыбных сообществ в середине — второй половине осени может возрастать в сравнении с летне-осенним периодом, в который была проведена траловая съемка 2005 г. Тем не менее глубина остается определяющим фактором, на что указывает более высокое значение коэффициента корреляции. Отметим, что по данным 2004 г. сильная связь с широтой не проявилась ни у одной из осей шкалирования. Видимо, с уменьшением масштаба акватории биогеографический фактор утрачивает свою дифференцирующую роль, что подтверждает высказанное выше предположение о его значимости лишь при достаточной широтной протяженности исследуемого района. Кроме этого, отсутствие

сильных связей между анализируемыми факторами и 2-й осью говорит о наличии других, неучтенных переменных, которые могли оказывать влияние на изменчивость видовой структуры сообществ осенью 2004 г.

Несмотря на критическое значение стресса, результаты распределения исходных данных 2005 г. в пространстве, ограниченном двумя первыми осями шкалирования, показали соответствие общим экологическим закономерностям и возможность адекватной интерпретации модели. Однако полученная в отношении 200 траловых станций картина слишком сложна для того, чтобы однозначно на основании визуального анализа выделить из общего множества точек отдельные группы. К.В. Беклемишев (1969) и Н.В. Парин (1988) замечают, что участки, различающиеся по своему населению, могут иметь границы, совпадающие с изолиниями фактора, который вызывает смену видов (изобатами, изотермами, изогалинами и т.д.). Тем не менее, как отмечено выше, общее множество точек 2005 г. нечетко дифференцируется, если производить группирование по принадлежности к заданному диапазону глубин (рис. 3, А) и по условно оконтуренным районам моря (рис. 3, Б, В). Хотя большинство траловых станций, представляющих отдельные батиметрические диапазоны или крупные районы, разнесены на диаграммах, из-за единичных выпадающих переменных «облака» точек разных групп в значительной степени перекрываются.

Исходя из принципа, что пары станций, видовые списки которых принадлежат одному сообществу, будут иметь наиболее высокие коэффициенты корреляции, на определенном уровне они могут быть формально объединены. В результате можно получить информационно сжатую и более удобную для анализа картину, которая позволит определить естественные группировки ихтиофауны, наиболее близкие между собой по видовой структуре.

В соответствии с этим обработка данных была проведена по следующей схеме. Использована рассмотренная ранее корреляционная матрица 2005 г. (200×200). Были отобраны наиболее сходные между собой пары тралений ($R \geq 0,7$, что в биологической статистике считается сильной связью), общее множество которых было ранжировано по величине коэффициента корреляции R . Первой выбрана пара тралений с его наиболее высокой величиной (максимальное значение $R = 0,99968$). Видовые структуры обоих тралений в указанной паре были объединены путем осреднения удельных биомасс по каждому виду. Вместо двух имеющих высокий уровень близости видовых структур получена одна новая обобщенная видовая структура. Затем выбиралась следующая по значению R пара, видовые списки которой также осреднялись, и так далее, пока не осталась последняя пара ($R = 0,701875$) с принятым нами минимально допустимым уровнем сходства. В случае, если видовая структура одного траления имела высокое сходство ($R \geq 0,7$) с несколькими тралениями, то для осреднения выбиралась пара с максимальным значением R , а остальные в расчет не принимались. Действуя таким образом, отобрали 56 пар тралений. В итоге из 200 переменных с различными вариантами соотношения видов в уловах осталось 144, из которых 56 появились в результате осреднения.

Данный подход является итерационной процедурой. На следующем этапе была построена матрица 2-го уровня, включающая 144 вышеуказанных переменных. Действия по отбору наиболее скоррелированных пар были проведены в соответствии с описанным выше алгоритмом. Так же, как в отношении начальной матрицы, объединяли пары тралений с коэффициентом корреляции выше 0,7, в итоге получая осредненные видовые структуры. Число объединенных пар переменных было меньшим (23), чем на начальном этапе. Таким образом, общее число переменных сократилось до 121. После этого выполнено еще 4 аналогичных итерации, по их окончании получено 105 переменных, из которых только 72 представляли собой первичные видовые структуры отдельных тралений 2005 г. Вновь полученные переменные в результате серии осреднений видовых списков включали в себя от 2 до 18 исходных переменных — траловых станций. Общее число переменных, таким образом, сократилось на 47,5 % от первоначального. Построение новой матрицы 7-го уровня не выявило ни одной пары с $R \geq 0,7$, на этом итерационная процедура была остановлена.

Следующим шагом было проведение процедуры МНШ в отношении итоговой матрицы из 105 полученных переменных. По ее результатам уровень стресса мало изменился по сравнению со значением такового при анализе 200 переменных (стресс < 0,05 при числе осей, равном 13; при числе осей = 2 стресс = 0,257), однако, как и ожидалось, картина пространственной изменчивости видовой структуры с учетом объединенных уловов стала более отчетливой.

На диаграмме можно выделить три кластера (рис. 4, А), которые, согласно карте исследуемого района, соответствуют районам с разными батиметрическими характеристиками (рис. 4, Б). В состав кластера 1 вошли траления, расположенные преимущественно в прибрежных водах (на рис. 4, Б район, занимаемый ими, имеет белый фон). Глубина станций в его составе находилась в пределах от 16 до 88 м, большинство станций (75 %) лежало в диапазоне 25–66 м, средняя глубина составила 45 м. Кластер 2, основное число станций которого располагалось в элиторальной зоне (на карте имеет светло-серую окраску), имел батиметрический диапазон от 14 до 236 м, 75 % его станций находилось в пределах 48–122 м, средняя глубина составила 87 м. Кластер 3 был самым глубоководным (на карте окрашен в темно-серый цвет) и включал в себя зону нижней части шельфа и верхнюю часть материкового склона с глубинами 136–265 м, при этом 75 % станций располагались в диапазоне 148–214 м, а средняя составила 186 м. Минимальная и максимальная вертикальные границы кластеров ограничены диапазоном охваченных траловой съемкой глубин (14–265 м), поэтому крайние границы сообществ могут быть шире. Исходя из полученных результатов, можно говорить о том, что в распределении донных сообществ рыб проявляется вертикальная поясность.

Взяв за основу терминологию, использованную в схеме вертикальной зональности океана (Кафанов, Кудряшов, 2000; Шунтов, 2001), рассмотренные выше группировки рыб обозначили как сублиторальное (или же верхнесублиторальное), элиторальное (нижнесублиторальное) и верхнебатиальное сообщества. Граница между сублиторальным и элиторальным сообществами проходила в среднем по изобате 57 м, между элиторальным и верхнебатиальным — в среднем по изобате 186 м. Это в целом соответствует схеме вертикальной зональности для умеренных вод, согласно которой граница между верхней и нижней сублиторалью проходит в пределах изобат 30–50 м (до 70 м), а между шельфом и батиальной зоной — в пределах 130–250 м, приблизительно по 200-метровой изобате (Шунтов, 2001). Также выделенные границы сопоставимы с границами водных масс Берингова моря, которые между поверхностным и холодным промежуточным слоями располагаются в диапазоне 25–50 м, а между холодным и теплым промежуточными слоями — в диапазоне 150–250 м (Арсеньев, 1967).

Поскольку на диаграмме, построенной по данным 2005 г., выявлена тенденция широтно-зональной изменчивости видового состава (см. рис. 3, Б, В), можно предположить, что вышеуказанные сообщества могут включать в себя группировки с более низким иерархическим статусом, соответствующие отдельным районам северо-западной части Берингова моря. При оценке возможности дифференциации кластеров на подгруппы с учетом зоогеографической неоднородности рассматриваемой акватории мы опирались на имеющиеся материалы зоогеографического районирования как по ихтиофауне, так и по макробентосу (моллюски и ракообразные), поскольку обычно в одном районе изменение условий обитания обуславливает сходные закономерности распределения у разных таксономических групп.

В основополагающей работе, посвященной зоогеографическому анализу берингоморских рыб (Андряшев, 1939), была впервые описана резкая граница, которая делит северо-западную часть Берингова моря на районы с преимущественно арктической и бореальной фаунами. Граница была проведена от устья Анадырского лимана на юго-восток в направлении участка, лежащего к северу от о. Св. Матвея. Сходное положение границы, разделяющей фауну арктической и бореальной областей, было подтверждено Л.Г. Виноградовым (1948) в отношении десятиногих ракообразных, Н.Г. Виноградовой (1954) и А.А. Нейман (1963) в отношении бентосных сообществ

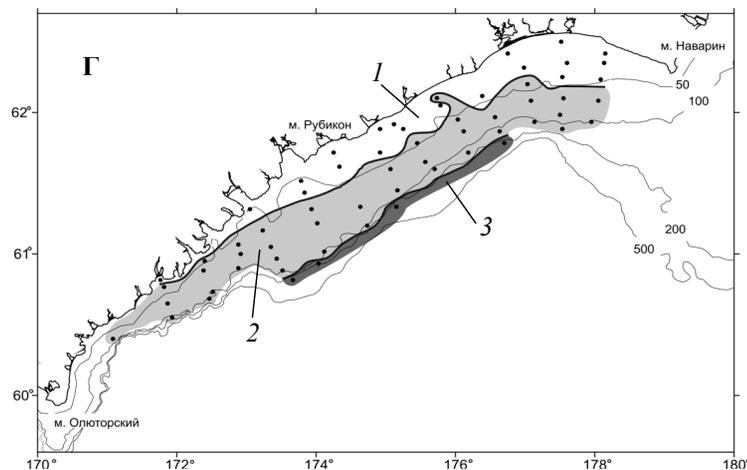
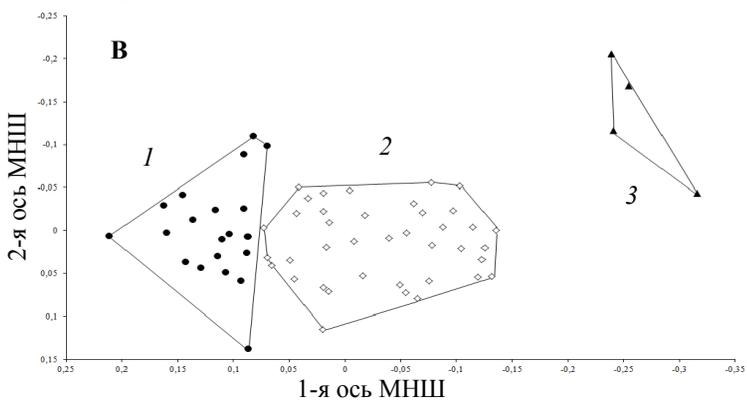
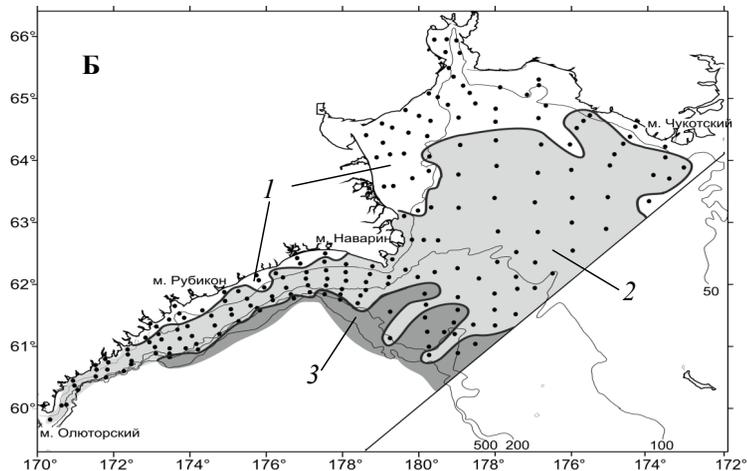
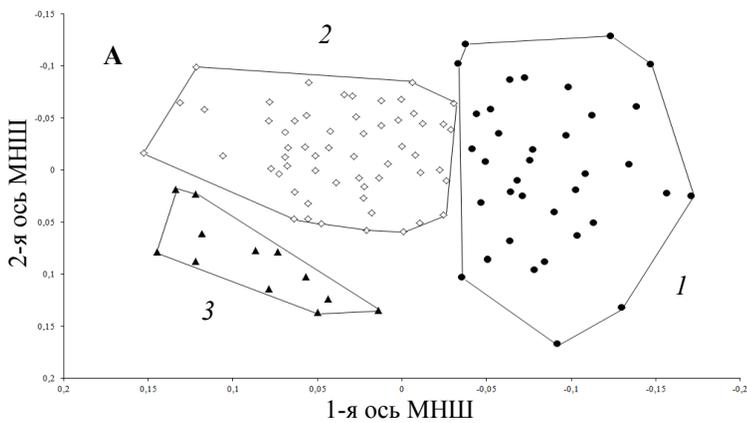


Рис. 4. Распределение переменных в пространстве двух первых осей шкалирования (А, В) и пространственное распространение донных сообществ (Б, Г) в 2005 г. (А, Б) и 2004 г. (В, Г): 1 — sublittoralное сообщество, 2 — элитторальное сообщество, 3 — верхне-батиальное сообщество. На рис. Б, Г жирные линии — границы между сообществами

Fig. 4. Non-parametric multidimensional scaling of fish species abundance in trawl catches (variables in space of the first two dimensions) (А, В) and spatial distribution of demersal fish communities (Б, Г) in 2005 (А, Б) and 2004 (В, Г). 1 — sublittoral community, 2 — elittoral community, 3 — upper-bathyal community, solid lines — the borders between communities

донных беспозвоночных, Ю.И. Галкиным (1955) в отношении брюхоногих моллюсков семейства Trochidae. Более южное расположение границы (от участка выше мыса Наварин на юго-восток к о. Св. Матвея) предложил В.Н. Горячев (1978), изучавший распространение берингоморских брюхоногих моллюсков рода Neptunea. Исследуя пространственное распространение и зоогеографическую принадлежность брюхоногих моллюсков подсемейства Vuccininae, А.Н. Голиков (1980) провел границу между арктической и бореальной фаунами в северо-западной части Берингова моря также от мыса Наварин, но в северо-восточном направлении к мысу Ном ($64^{\circ}43'$ с.ш. $165^{\circ}01'$ з.д.) на американском побережье. О.А. Скарлато (1981) на основании анализа распространения фауны двустворчатых моллюсков умеренных вод, как и предыдущие исследователи, разделил рассматриваемую акваторию на два основных района, границу между которыми провел от мыса Наварин в юго-восточном направлении, при этом оба отнес к разным округам высокобореальной области. Через 10 лет А.И. Кафанов (1991) произвел фаунистическое районирование северной Пацифики в отношении двустворчатых моллюсков с учетом новых, более подробных данных, однако его схема в северо-западной части Берингова моря не отличается от предложенной О.А. Скарлато (1981). Ю.И. Кантор (1990), анализирувавший распределение брюхоногих моллюсков подсемейства Volutopsiinae, и В.В. Петряшев (2005), выполнивший биогеографическое районирование по фауне Mysidacea и Anomura (Decapoda), не выделили в пределах данной части моря какие-либо структурные подрайоны.

Разделение рассматриваемого района на две области по зоогеографическому принципу соотносится с районированием, основанным на географической обособленности и однородности условий обитания рыб, которое предложил Л.А. Борец (1997). Принятое им деление шельфа северо-западной части Берингова моря на два участка по линии, идущей на юго-восток от мыса Наварин, ближе всего схемам, приведенным В.Н. Горячевым (1978) и О.А. Скарлато (1981). Районирование П.А. Балькина (2006, 2009), предполагающее разделение северо-западной части Берингова моря на три рыбопромысловых района, не соответствует ни одной из известных схем зоогеографического районирования. Однако поскольку оно учитывает кроме данных о составе ихтиоценов еще и сведения по распределению и популяционному составу некоторых массовых видов рыб, то, возможно, это дало основание его автору разделить область между мысами Наварин и Олюторский на два отдельных района — корякский и наваринский.

Таким образом, согласно большинству рассмотренных выше материалов, в северо-западной части Берингова моря можно выделить два основных зоогеографических района, граница между которыми проходит от материкового побережья Азии (от мыса Наварин или от устья Анадырского лимана) в направлении различных участков в американских водах. В соответствии с указанными вариантами местоположения зоогеографической границы рассматриваемую часть моря можно подразделить на два района: олюторско-наваринский и анадырский, первый из которых находится к юго-западу, а второй — к северо-востоку от этой границы.

Учитывая известные схемы зоогеографического районирования и наличие широтно-зональной обусловленности состава уловов рыб, мы попытались выделить в сублиторальном, элиторальном и верхнебатиальном кластерах анадырскую и олюторско-наваринскую группировки. Распределение станций по подгруппам будет напрямую зависеть от того, где будет проведена граница между названными районами. Согласно полученной карте распространения сообществ (рис. 4, Б), район, занимаемый сублиторальной группировкой (обозначен цифрой 1), уже территориально четко разделен и состоит из двух изолированных участков к северо-востоку и к юго-западу от мыса Наварин. Оконтурив эти точки на диаграмме (рис. 5, А), получим два «облака», которые можно считать соответствующими анадырскому и олюторско-наваринскому сообществам. Данные «облака» имеют область, где они перекрываются, в ней находится 37 % от всего числа переменных. Тем не менее большинство тралений (63 %) четко дифференцированы по районам в зависимости от количественного соотношения в уловах разных видов ихтиофауны.

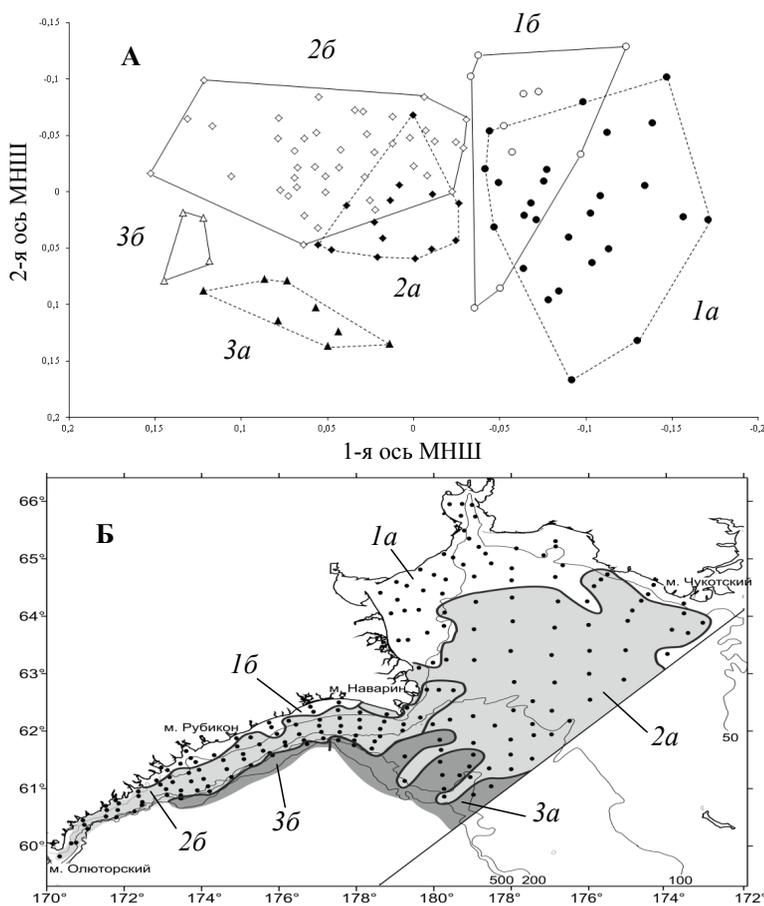


Рис. 5. Распределение переменных в пространстве двух первых осей шкалирования (А) и пространственное распространение 6 сообществ (Б) в 2005 г.: 1а — сублиторальное сообщество анадырского района, 1б — сублиторальное сообщество олюторско-наваринского района, 2а — элиторальное сообщество анадырского района, 2б — элиторальное сообщество олюторско-наваринского района, 3а — верхнебатиальное сообщество анадырского района, 3б — верхнебатиальное сообщество олюторско-наваринского района. На рис. Б жирные линии — границы между сообществами

Fig. 5. Non-parametric multidimensional scaling of fish species abundance in trawl catches

(variables in space of the first two dimensions) (A) and spatial distribution of demersal fish communities (B) in 2005: 1а — sublittoral community of the Anadyr Bay, 1б — sublittoral community of the Olutorsky-Navarin area, 2а — elittoral community of the Anadyr Bay, 2б — elittoral community of the Olutorsky-Navarin area, 3а — upper-bathyal community of the Anadyr Bay, 3б — upper-bathyal community of the Olutorsky-Navarin area, solid lines — the borders between communities

При выделении в элиторальном и верхнебатиальном кластерах анадырской и олюторско-наваринской группировок станций границу между ними на карте проводили южнее 63° с.ш., так как к северу (вплоть до устья Анадырского лимана) располагались станции сублиторального кластера (рис. 5, Б). Границу подбирали в пределах акватории, ограниченной квадратом 63°00'–60°30' с.ш. и 177°00' в.д. — 177°00' з.д. Разделение множества точек каждого кластера осуществляли так, чтобы зона перекрытия двух подгрупп на диаграмме имела как можно меньшие размеры и минимальное количество оказавшихся в ней переменных при условии, что группируемые переменные на диаграмме будут включать траления, расположенные как можно ближе согласно карте станций. В пределах верхнебатиального сообщества станции анадырского и олюторско-наваринского районов оказались четко дифференцированы (рис. 5). В элиторальном кластере полной дифференциации достичь не удалось, наблюдалось перекрытие станций. Доля перекрывающихся друг с другом точек составляет 23 % от всего числа.

Таким образом, согласно данным 2005 г. в границах донного ихтиоценона шельфа северо-западной части Берингова моря по вертикальной зональности выделены три крупных сообщества (сублиторальное, элиторальное и верхнебатиальное), при этом каждое в свою очередь можно подразделить на сообщества анадырского и олюторско-наваринского районов (рис. 5). Границы между большинством сообществ хорошо выражены. Наряду с этим часть тралений (23 % в пределах элиторального кластера и

37 % в пределах сублиторального кластера) имеют сходный видовой состав рыб в олюторско-наваринском и анадырском районах, что не позволяет их четко разграничивать.

Классификация множества исходных данных 2004 г. показала, как и в 2005 г., три четко выделенные батиметрические группировки (сообщества) рыб (см. рис. 4, В, Г). При этом, как отмечено выше, широтно-зональная изменчивость в масштабе олюторско-наваринского района не проявляется, хотя все полученные кластеры были хорошо разделены в вертикальном диапазоне. В составе кластера с преимущественно прибрежными станциями, который по аналогии с 2005 г. назван сублиторальным, оказались траления, выполненные в диапазоне 15–49 м (в среднем 33 м), в составе элиторального — станции от 54 до 121 м (среднее 86 м), в составе наиболее глубоководного верхнебатиального кластера — станции с глубинами 215–272 м (среднее 256 м). Поскольку работами не был охвачен вертикальный диапазон 122–214 м, в состав элиторального и верхнебатиального кластеров предположительно могли входить участки из нижней части шельфа. Материалы 2004 г. свидетельствуют об устойчивости числа выявленных по данным 2005 г. группировок рыб и сопоставимых батиметрических характеристиках и участках акватории, занимаемых данными сообществами в разные годы.

В разных сообществах в разные годы общее число видов рыб и рыбообразных варьировало от 30 до 72 (табл. 5). Наибольшее видовое богатство отмечено в элиторальном сообществе олюторско-наваринского района — 72 вида в 2005 г. и 63 вида в 2004 г. Минимальным количеством видов характеризуются видовые списки верхнебатиальных сообществ олюторско-наваринского (30 видов) и анадырского (35 видов) районов в 2005 г. Также в 2005 г. был относительно бедным видовой состав сублиторального сообщества олюторско-наваринского района (39 видов). Зависимость числа видов в сообществах имела сильную связь ($R^2 > 0,9$) с количеством станций, входящих в кластеры. Так, наиболее богатое видами сообщество включало максимальное по сравнению с остальными число траловых станций (73), а наиболее бедные сообщества образованы наименьшим по сравнению с прочими количеством выборок-тралений (от 4 до 15). Поскольку видовое богатство уловов зависит от размеров обследованной акватории, при значительных различиях в числе проб (станций), характеризующих видовую структуру сообществ, нельзя выполнить корректное сравнение пространственной изменчивости видового богатства, используя в качестве показателя число видов. В связи с этим видовое разнообразие в сообществах оценивали с помощью индекса полидоминантности (S), который дает независимые от величины пробы оценки (Песенко, 1982). В качестве характеристики обилия видов при расчетах была использована их удельная биомасса.

Таблица 5

Некоторые интегральные характеристики донных сообществ рыб северо-западной части Берингова моря в 2004 и 2005 гг.

Table 5

Some integral characteristics of demersal fish communities in the northwestern Bering Sea in 2004 and 2005

Год	Сообщество	Общее число видов	Индекс полидоминантности	Удельная биомасса, кг/км ²
2005	СА	46	2,458	5500
	ЭА	49	2,310	12242
	ВБА	35	1,948	7434
	СОН	39	3,607	2111
	ЭОН	72	2,955	13307
	ВБОН	30	2,017	102772
2004	СОН	56	4,028	20039
	ЭОН	63	3,706	36658
	ВБОН	43	4,419	11346

Примечание. Обозначения сообществ: СА — сублиторальное анадырского района, ЭА — элиторальное анадырского района, ВБА — верхнебатиальное анадырского района, СОН — сублиторальное олюторско-наваринского района, ЭОН — элиторальное олюторско-наваринского района, ВБОН — верхнебатиальное олюторско-наваринского района.

По материалам 2005 г. (табл. 5) наибольшего значения видовое разнообразие рыб достигает в сублиторальном сообществе олюторско-наваринского района ($S = 3,607$). Значения индекса убывали от побережья к свалу глубин: в олюторско-наваринском районе от 3,607 до 2,017, в анадырском районе от 2,458 до 1,948. Можно отметить повышенные показатели разнообразия в олюторско-наваринском районе по отношению к анадырскому. В 2004 г. значения индексов в сообществах олюторско-наваринского района были выше, чем в 2005 г., при этом наибольшими величинами характеризовались верхнебатиальное ($S = 4,419$) и сублиторальное ($S = 4,028$) сообщества. Сопоставление индекса видового разнообразия с удельной биомассой сообщества показало, что ни в 2005, ни в 2004 г. данные показатели не коррелировали между собой (табл. 5).

Одной из основных причин более высоких осенних показателей разнообразия в сообществах морских рыб являются сезонные миграции видов из одного биотопа в другой. Исследования рыбных сообществ в морях Дальнего Востока показывают, что подобные миграции могут быть связаны с нагулом, размножением или уходом от неблагоприятных условий (Дударев и др., 2000; Ким Сен Ток, Шепелева, 2001; Колпаков, 2005; Суханов, Иванов, 2008). В северных широтах сезонности в значительной мере подвержены прибрежные ихтиоцены, где в течение годового цикла условия среды наиболее изменчивы. В летне-осенний период прибрежные воды олюторско-наваринского района, где в 2005 г. значение S было наибольшим, становятся одним из наиболее прогреваемых участков северо-западной части Берингова моря с придонными температурами 2,0–7,5 °C при средней 5,2 °C (табл. 6). Средняя глубина на участке, занимаемом сублиторальным сообществом, составляла 39 м, что соответствует области преимущественного обитания видов сублиторального комплекса, для которых глубины до 50 м являются резидентным биотопом. Однако доля сублиторальных рыб среди всех встреченных объектов была относительно небольшой, всего 15,4 % в 2005 г. и 16,1 % в 2004 г. Наиболее широко здесь были представлены виды-транзиторы, к числу которых относятся элиторальные и мезобентальные формы (табл. 7). Как в сентябре 2005 г., так и в октябре-ноябре 2004 г. элиторальные объекты абсолютно доминировали среди рыб сублиторального сообщества олюторско-наваринского района (соответственно 74,4 и 66,1 %), мезобентальные формы отмечены в составе сообщества только в 2004 г. (10,7 %).

Таблица 6

Количественное распределение траловых станций в градиенте придонных температуры и солености на участках донных сообществ рыб в северо-западной части Берингова моря в 2004 и 2005 гг., %

Table 6

Percentage of trawls in ranges of water temperature and salinity at the sea bottom, by demersal fish communities

Год	Сообщество	Придонная температура, °C							Придонная соленость, ‰				
		<u>-1,9</u> -0,1	<u>0,0</u> 1,9	<u>2,0</u> 3,9	<u>4,0</u> 5,9	<u>6,0</u> 7,9	<u>8,0</u> 9,9	Средняя температура	<u>27,0</u> 28,9	<u>29,0</u> 30,9	<u>31,0</u> 32,9	<u>33,0</u> 34,9	Средняя соленость
2005	СА	54,6	13,6	20,4		4,6	6,8	<u>0,1*</u> 8,1*	4,5	6,8	9,1	79,6	<u>29,0*</u> 33,5*
	ЭА	4,0	56,0	38,0	2,0			1,8			38,0	62,0	33,0
	ВБА		58,3	41,7				2,0				100,0	33,3
	СОН			18,2	45,4	36,4		5,2		9,1	72,7	18,2	32,1
	ЭОН		3,3	75,0	13,4	8,3		3,5		1,6	21,7	76,7	33,1
	ВБОН			100,0				3,4				100,0	33,6
2004	СОН	11,1	44,4	38,9	5,6			2,1		22,2	66,7	11,1	31,9
	ЭОН		10,5	84,2	5,3			3,2			31,6	68,4	33,0
	ВБОН			100,0				3,5				100,0	33,6

Примечания. Обозначения сообществ как в табл. 5. * Поскольку вариационный ряд значений в сообществе СА имел выраженный бимодальный характер, отдельно приведены средняя температура для диапазонов менее и более 4,0 °C и средняя соленость для диапазонов менее и более 31,0 ‰ (соответственно над и под чертой).

Таблица 7

Распределение видов рыб по биотопическим категориям в донных сообществах северо-западной части Берингова моря в 2004 и 2005 гг., %

Table 7

Percentage of fish species belonged to certain biotopes, by demersal fish communities

Год	Сообщество	Сл	Э	Мб	Бб	Н	ПН	ПЭп	ПМп	Мп
2005	СА	15,2	65,2	10,9	0	6,5	2,2	0	0	0
	ЭА	14,3	59,2	16,4	0	6,1	0	2,0	0	2,0
	ВБА	11,4	51,4	34,3	0	2,9	0	0	0	0
	СОН	15,4	74,4	0	0	7,7	2,5	0	0	0
	ЭОН	15,3	59,7	15,3	0	4,1	0	2,8	1,4	1,4
2004	ВБОН	10,0	50,0	33,4	0	3,3	0	0	0	3,3
	СОН	16,1	66,1	10,7	0	5,3	1,8	0	0	0
	ЭОН	9,5	71,4	14,3	0	3,2	0	0	1,6	0
	ВБОН	0	53,5	39,6	2,3	0	0	0	2,3	2,3

Примечание. Обозначения видов как в табл. 1. Обозначения сообществ как в табл. 5.

В сублиторальном сообществе анадырского района видовое разнообразие было ниже. В отличие от олюторско-наваринского района, занимаемый сублиторальным сообществом участок не отличается благоприятным термическим режимом для преобладающих в северо-западной части Берингова моря бореальных видов. Он находится под воздействием преимущественно холодных придонных водных масс северо-западной части Анадырского залива и зал. Креста, где температура у дна колебалась в летне-осенний период 2005 г. в пределах от минус 1,7 до 2,7 °С при средней 0,1 °С (см. табл. 6). Более половины акватории на этом участке занимали придонные воды с отрицательной температурой, часть станций находилась в зоне распресненных вод стока р. Анадырь и других береговых источников, где температура хоть и была относительно высока (от 7,5 до 8,6 °С со средней 8,1 °С), но соленость не превышала 30,1 ‰ (табл. 6). Такие условия, по всей видимости, должны резко ограничивать заход на мелководье анадырского района многих морских рыб. С другой стороны, анадырский район занимает обширную акваторию, прибрежная зона которой значительно удалена от районов нижнего шельфа и свала глубин, что, в свою очередь, является препятствием для массовых миграций резидентных представителей элиторали и верхней батии с низкой плавательной активностью. Тем не менее при низкой величине видового разнообразия доли видов-транзиторов элиторального (65,2 %) и мезобентального (10,9 %) комплексов были в сублиторальном сообществе анадырского района на уровне олюторско-наваринского района (табл. 7).

С увеличением глубины видовое разнообразие в элиторальном и верхнебатииальном сообществах снижалось. Это может являться следствием того, что поток видов-транзиторов в августе-сентябре был направлен из области материкового склона в сторону мелководных участков. В целом в августе-сентябре 2005 г. в северо-западной части моря большинство сообществ характеризовалось небольшим видовым разнообразием, что, на наш взгляд, связано с небольшим количеством сезонных мигрантов в их составе.

В октябре-ноябре, как показывают материалы 2004 г., процесс начинает меняться на обратный, происходит существенный рост видового разнообразия сообществ (см. табл. 5). В это время в прибрежных водах в связи с интенсивным конвективным перемешиванием начинаются процессы зимнего выхолаживания, в прибрежье олюторско-наваринского района распространяются отрицательные температуры (табл. 6) и многие теплолюбивые бореальные формы начинают миграцию в сторону нижнего шельфа и свала глубин. Отток видов происходит из сублиторали в направлении области, занимаемой верхнебатииальным ихтиоценом, при этом возрастает видовое разнообразие всех сообществ, в том числе элиторали, которая служит транзитным участком для гидробионтов, мигрирующих в глубоководные районы.

Еще в середине прошлого века на основании анализа состава уловов рыб из более чем двух десятков различных районов Мирового океана и отечественных морей было замечено, что резкое доминирование небольшого количества видов в ихтиоценозе является правилом (Шорыгин, 1955). Как известно, лишь немногие виды, входящие в состав того или иного сообщества, оказывают на него определяющее воздействие (Одум, 1975), при этом видовая структура ихтиоценоза и его стабильность определяются особенностями экологии именно массовых видов (Борец, 1997).

В северо-западной части Берингова моря «видовой облик» ихтиофауны, по совокупным данным двух лет, определяют 28 доминирующих видов, под которыми понимали объекты, доля которых превышает 1 % от общей удельной ихтиомассы в сообществе. В разных сообществах число таких видов варьирует от 2 до 15, в среднем составляя 9 (табл. 8, 9). Доминирующие виды относятся к 11 семействам, на них приходится от 91,9 до 97,9 % удельной биомассы рыб. Ю.А. Песенко (1972) предложил считать «ядром» сообществ виды, доля которых по обилию превышает 6 %. В рассматриваемых группах такими видами-эдификаторами являются представители тресковых (*Th. chalcogramma*, *G. macrocephalus*, *E. gracilis*), камбаловых (*P. quadrituberculatus* и американский стрелозубый палтус *A. stomias*) и рогатковых (*H. jordani*, *M. papilio*), а также *S. pacificus*, черноперый бычок *Malacocottus zonurus* и малоусая лисичка *Podothecus veterinus*. Среди перечисленных видов лишь *Th. chalcogramma* и *G. macrocephalus* были общими для всех выделенных сообществ (последний вид — за исключением верхнебатиального сообщества олюторско-наваринского района в 2004 и 2005 гг.), при этом *Th. chalcogramma* в большинстве из них имел определяющее значение в уловах.

Рассматривая состав доминирующих рыб в сообществах олюторско-наваринского и анадырского районов по данным 2005 г., можно отметить, что в первом присутствовало 17 видов из 6 семейств, во втором — 14 видов из 6 семейств (табл. 8). Общими для этих районов были 7 доминирующих видов из трех основных по биомассе семейств рыб северо-западной части Берингова моря: тресковых (*Th. chalcogramma* и *G. macrocephalus*), камбаловых (*H. robustus*, *L. polyxystra* и *P. quadrituberculatus*) и рогатковых (*M. polyacanthocephalus* и *M. verrucosus*). В анадырском районе «ядро» ихтиоценоза было представлено исключительно минтаем, доля которого не была менее 75,3 % от удельной биомассы всех рыб в разных сообществах. В олюторско-наваринском районе видовой облик отдельных сообществ формировали 6 видов (минтай, треска, навага, желтобрюхая камбала, полярная акула и малоусая лисичка).

Существенные перестройки видового состава доминирующих рыб описываемых сообществ происходят в зависимости от глубины. В наиболее мелководном сублиторальном сообществе олюторско-наваринского района в 2005 г. среди 15 доминирующих видов присутствовали 7 видов камбаловых, 5 видов рогатковых и 3 вида тресковых рыб. В элиторальном сообществе олюторско-наваринского района из 7 доминирующих в прибрежном сообществе видов камбаловых остается только двухлинейная камбала. За счет резкого (в 40 раз) возрастания с глубиной биомассы минтая в числе доминирующих видов сообщества среди рогатковых присутствовали многоиглый керчак и белобрюхий получешуйник, удельная биомасса которых увеличилась с глубиной соответственно в 25 и 11 раз. Еще более разительные перемены отмечались в области свала глубин, где абсолютно преобладали полярная акула и минтай, причем в отношении акулы такие изменения произошли благодаря значительному, более чем 200-кратному, росту ее удельной биомассы в сравнении с шельфовой зоной данного района.

В Анадырском заливе наблюдались менее значительные батиметрические изменения структуры доминирующих видов в составе донных сообществ. Практически постоянным был состав доминирующих видов среди тресковых и камбаловых, с той лишь разницей, что массовые виды камбал (*L. polyxystra*, *P. quadrituberculatus*, *H. robustus*) с удалением от мелководья замещались американским и азиатским стрелозубыми палтусами (*A. stomias* и *Atheresthes evermanni*) и узкозубой палтусовидной камбалой *Hippoglossoides elassodon*. Также надо отметить выпадение из доминирующих видов по

Таблица 8

Доминирующие по удельной биомассе виды рыб в донных сообществах северо-западной части Берингова моря в 2005 г.

Table 8

Fish species dominating in demersal fish communities by their biomass in 2005

Сообщество	Вид	Удельная биомасса, кг/км ²	Доля, %
Сублиторальное анадырского района	<i>Theragra chalcogramma</i>	4485	81,5
	<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	264	4,8
	<i>Gadus macrocephalus</i>	214	3,9
	<i>Hippoglossoides robustus</i>	119	2,2
	<i>Hemilepidotus gilberti</i>	70	1,3
	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	63	1,1
	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	61	1,1
Элиторальное анадырского района	<i>Theragra chalcogramma</i>	9219	75,3
	<i>Gadus macrocephalus</i>	698	5,7
	<i>Clupea pallasii</i>	551	4,5
	<i>Hippoglossoides robustus</i>	368	3,0
	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	240	2,0
	<i>Atheresthes stomias</i>	234	1,9
	<i>Bathyraja aleutica</i>	175	1,4
	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	135	1,1
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	118	1,0	
Верхнебатиальное анадырского района	<i>Theragra chalcogramma</i>	6008	80,8
	<i>Atheresthes stomias</i>	266	3,6
	<i>Bathyraja aleutica</i>	243	3,3
	<i>Careproctus colletti</i>	157	2,1
	<i>Gadus macrocephalus</i>	153	2,1
	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	127	1,7
	<i>Atheresthes evermanni</i>	75	1,0
Сублиторальное олюторско-наваринского района	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	614	29,1
	<i>Eleginus gracilis</i>	247	11,7
	<i>Theragra chalcogramma</i>	242	11,5
	<i>Gadus macrocephalus</i>	201	9,5
	<i>Podothecus veterinus</i>	135	6,4
	<i>Limanda sakhalinensis</i>	97	4,6
	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	96	4,6
	<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	86	4,1
	<i>Lycodes raridens</i>	63	3,0
	<i>Melletes papilio</i>	62	3,0
	<i>Hemilepidotus jordani</i>	61	2,9
	<i>Myzopsetta proboscidea</i>	32	1,5
	<i>Platichthys stellatus</i>	25	1,2
	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	23	1,1
<i>Hippoglossoides robustus</i>	21	1,0	
Элиторальное олюторско-наваринского района	<i>Theragra chalcogramma</i>	9758	73,6
	<i>Gadus macrocephalus</i>	821	6,2
	<i>Hemilepidotus jordani</i>	688	5,0
	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	463	3,5
	<i>Somniosus pacificus</i>	451	3,4
	<i>Eleginus gracilis</i>	316	2,4
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	130	1,0	
Верхнебатиальное олюторско-наваринского района	<i>Somniosus pacificus</i>	96714	94,1
	<i>Theragra chalcogramma</i>	3908	3,8

Примечание. Здесь и в табл. 9 приведены виды, доля которых в траловых уловах превышала 1,0 %. Жирным шрифтом выделены виды, составляющие «ядро» сообщества, доля которых превышала 6,0 %.

Таблица 9

Доминирующие по удельной биомассе виды рыб в донных сообществах северо-западной части Берингова моря в 2004 г.

Table 9

Fish species dominating in demersal fish communities by their biomass in 2004

Сообщество	Вид	Удельная биомасса, кг/км ²	Доля, %
Сублиторальное олюторско-наваринского района	<i>Eleginus gracilis</i>	5807	29,0
	<i>Gadus macrocephalus</i>	2732	13,6
	<i>Theragra chalcogramma</i>	2653	13,2
	<i>Melletes papilio</i>	2594	12,9
	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	2057	10,3
	<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	1102	5,5
	<i>Limanda sakhalinensis</i>	637	3,2
	<i>Lycodes ravidens</i>	414	2,1
	<i>Myzopsetta proboscidea</i>	351	1,8
	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	301	1,5
	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	295	1,5
	<i>Gymnacanthus galeatus</i>	257	1,3
<i>Platichthys stellatus</i>	204	1,0	
Элиторальное олюторско-наваринского района	<i>Theragra chalcogramma</i>	20242	55,2
	<i>Gadus macrocephalus</i>	4906	13,4
	<i>Hemilepidotus jordani</i>	3290	9,0
	<i>Eleginus gracilis</i>	3108	8,5
	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	1411	3,8
	<i>Gymnacanthus galeatus</i>	1060	2,9
	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	807	2,2
	<i>Melletes papilio</i>	432	1,2
Верхнебатиальное олюторско-наваринского района	<i>Theragra chalcogramma</i>	3375	29,7
	<i>Somniosus pacificus</i>	3261	28,7
	<i>Malacocottus zonurus</i>	893	7,9
	<i>Atheresthes stomias</i>	798	7,0
	<i>Bathyraja aleutica</i>	478	4,3
	<i>Dasycottus setiger</i>	439	3,9
	<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	377	3,3
	<i>Lumpenella longirostris</i>	289	2,5
	<i>Atheresthes evermanni</i>	280	2,5
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	238	2,1	

мере увеличения глубины рогатковых и возрастающую роль алеутского ската *Bathyraja aleutica*. Стоит также выделить сельдь, которая имеет высокое значение в элиторальном сообществе анадырского района.

В целом с удалением от берега и увеличением глубины в сообществах рыб разных районов доля сублиторальных видов уменьшается с 15,2–15,4 до 10,0–11,4 %, элиторальных — с 65,2–74,4 до 50,0–51,4 %, тогда как доля мезобентальных возрастает с 10,9 до 34,3 % в анадырском районе и от нуля до 33,4 % в олюторско-наваринском районе (см. табл. 7). Можно отметить снижение с глубиной доли неритических и проходных неритических рыб, которые чаще могут быть встречены в донных сообществах шельфа и прибрежной зоны на участках соприкосновения донного и пелагического комплексов рыб. Представленные выше изменения пространственной структуры ихтиоценоза соотносятся с имеющимися данными о батиметрическом распределении массовых рыб западной части Берингова моря (Токранов, 1985; Борец, 1997; Датский, Андронов, 2007; Золотов, 2010; Дьяков, 2011), когда с глубиной происходит постепенное замещение шельфовых видов глубоководными.

Также существует батиметрическая зависимость соотношения видов, принадлежащих разным зоогеографическим комплексам. Совокупная доля арктическо-боре-

альных, панарктических и арктических видов наиболее велика в прибрежных сообществах анадырского и олюторско-наваринского районов, где она варьирует в пределах 37,0–38,5 % (табл. 10). С глубиной она уменьшается до 28,6–29,2 % в элиторальных сообществах обоих районов и до 11,4–23,3 % в верхнебатиальных сообществах. Наши результаты соотносятся с выводом П.А. Балыкина и А.М. Токранова (2010) об обитании арктических и арктическо-бореальных видов исключительно в шельфовой зоне северо-западной части Берингова моря, где наиболее выражено зимнее выхолаживание. Пропорционально возрастает доля группировки, включающей высоко- и широкобореальные виды, с 61,5–63,0 % на мелководье до 76,7–85,7 % в присваловой области. Эти значения близки к приведенным А.П. Андрияшевым (1939), который указывал для фауны рыб северной части Берингова моря смешение бореальных и арктических (включая арктическо-бореальные) элементов в приблизительном соотношении 70 к 30 %.

Таблица 10

Распределение видов рыб по зоогеографическим категориям в донных сообществах северо-западной части Берингова моря в 2004 и 2005 гг., %

Table 10

Percentage of fish species belonged to certain zoogeographical groups, by demersal fish communities

Год	Сообщество	А	П	Аб	Вб	Шб	Нб	АтТок	К
2005	СА	2,2	2,2	32,6	15,2	47,8	0	0	0
	ЭА	0	2,0	26,6	12,2	59,2	0	0	0
	ВБА	0	0	11,4	17,1	68,6	0	0	2,9
	СОН	0	2,6	35,9	15,4	46,1	0	0	0
	ЭОН	0	1,4	27,8	12,5	56,9	0	0	1,4
	ВБОН	0	0	23,3	10,0	66,7	0	0	0
2004	СОН	1,9	0	32,7	13,5	51,9	0	0	0
	ЭОН	0	0	23,8	17,5	58,7	0	0	0
	ВБОН	0	0	7,0	14,0	74,4	2,3	2,3	0

Примечание. Обозначения видов как в табл. 1. Обозначения сообществ как в табл. 5.

В 2004 г. перечень доминирующих рыб в сообществах олюторско-наваринского района был представлен 23 видами из 8 семейств (см. табл. 9). Преобладающими по числу видов были камбаловые (9 видов), рогатковые (5 видов) и тресковые (3 вида). Сопоставление видового списка доминирующих видов с таковым в данном районе в 2005 г. показало, что общими для двух лет были 15 видов (60 % совокупного видового списка), при этом 2 вида, отмеченные в 2005 г., отсутствовали в 2004 г., а 8 видов, отмеченных в 2004 г., отсутствовали в 2005 г. «Ядро» ихтиоцены в 2004 г. формировали 9 видов (минтай, треска, навага, желтобрюхая камбала, азиатский стрелозубый палтус, полярная акула, белобрюхий получешуйник, бычок-бабочка и черноперый бычок). Из них 5 видов (минтай, треска, навага, желтобрюхая камбала, полярная акула), или 56 % объединенного видового списка двух лет, были общими в «ядре» сообществ как в 2004, так и в 2005 г.

В прибрежном сообществе в 2004 г. доминировали рыбы из наибольших по совокупной биомассе семейств — камбаловых (5 видов), рогатковых (4 вида) и тресковых (3 вида), что подтверждает результаты 2005 г. С глубиной наблюдался рост удельной биомассы самого многочисленного вида тресковых — минтая, из-за которого, как и в 2005 г., суммарная доля прочих видов и количество доминирующих видов в элиторальном сообществе сократились. При увеличении глубины произошла смена состава доминирующих видов камбаловых, число которых в элиторальном сообществе уменьшилось до одного (двухлинейная камбала), среди рогатковых более чем в 60 раз возросла удельная биомасса белобрюхого получешуйника и более чем в 4 раза — удельная биомасса многоиглого керчака и узколобого шлемоносца. В верхнебатиальном сообществе элиторальные виды-доминанты в основном сменялись мезобентальными видами — мягким бычком, полярной акулой, стрелозубыми палтусами, алеутским скатом, щетинистым бычком *Dasycottus setiger*.

Как и в 2005 г., с глубиной наблюдались закономерные изменения соотношения рыб, принадлежащих различным биотопическим и зоогеографическим комплексам (см. табл. 7, 10). От сублиторального к верхнебатиальному сообществу снижалась доля сублиторальных видов (с 16,1 % до нуля), а также неритической и проходной неритической группировок (с 7,1 % до нуля), при этом возрастала доля мезобентальных (с 10,7 до 39,6 %) и проходных мезопелагических рыб (с нуля до 2,3 %). Элиторальные виды, достигающие на шельфе 66,1–71,4 %, в верхнебатиальной зоне занимали чуть более половины общего числа видов в сообществе. Арктическо-бореальные рыбы, входящие в число доминирующих в прибрежье (32,7 %), на участках в присваловой области составляли не более 7,0 % общего видового списка сообщества, при этом увеличивалась доля широкобореальной группировки (с 51,9 до 74,4 %). Таким образом, прослеживается соответствие закономерностей пространственного распределения и структуры донных сообществ рыб по данным 2004 и 2005 гг.

Основной причиной биогеографической дифференциации морских организмов считаются экологические, главным образом температурные, факторы (Несис, 1982; Перестенко, 1982; Кафанов, 1991; Кафанов, Кудряшов, 2000; Шунтов, 2001). Был оценен уровень сходства рыб различной зоогеографической принадлежности по термохалинным условиям в местах их обитания. Использовали данные 2005 г. по 27 видам (11 арктическо-бореальных, 1 панарктический, 3 высокобореальных и 12 широкобореальных), представленным в уловах с частотой встречаемости не менее 10 %. Данные объекты отмечены при температуре от минус 1,7 до 8,6 °С и солености 27,0–34,2 ‰. Рассчитана их встречаемость в градиенте диапазонов придонных температур (с интервалом 1 °С), каждый из которых, в свою очередь, был подразделен на диапазоны солености (через 1 ‰). Всего выделено 23 варианта различных сочетаний термохалинных условий. Была построена матрица, по столбцам которой располагались виды, а по строкам — частота их встречаемости в уловах в соответствии с градиентами температуры и солености. Для каждого объекта получен свой уникальный спектр встречаемости в 23-мерном пространстве. Затем провели попарное сравнение встречаемости разных рыб в градиенте факторов, используя коэффициент корреляции Спирмена, после чего матрица попарного сходства была обработана путем неметрического шкалирования. В результате выявлены виды, имеющие наименьшие различия между собой по вышеуказанным гидрологическим характеристикам.

В пространстве двух первых осей шкалирования четкого разделения видов на группы нет (рис. 6). Тем не менее точки, соответствующие панарктическому и арктическо-бореальным видам, в общем «облаке» точек оказались расположены по периферии диаграммы, в то время как высоко- и широкобореальные объекты были сгруппированы преимущественно в центре. Оценка связи между осями шкалирования и средними показателями температуры и солености встречаемости каждого из 27 анализируемых видов выявила сильную связь между 1-й осью и придонной температурой, тогда как значимой корреляции с соленостью получено не было (табл. 11).

На рис. 6 видно, что арктическо-бореальные виды хорошо приспособлены к экстремальным условиям, встречаясь как на самых прогреваемых участках прибрежной зоны (при температуре свыше 6–8 °С), так и при отрицательных температурах. При этом отсутствие единого пула точек может указывать на внутреннюю неоднородность данной зоогеографической группировки. Среди них присутствуют как виды, предпочитающие термический режим арктической зоны, хотя и встречающиеся при более мягких бореальных условиях, так и рыбы, обитающие главным образом при положительных температурах, но способные заходить в воды с отрицательной температурой. К первым можно отнести мойву *Mallotus villosus catervarius*, редкозубого ликода *L. raridens*, тихоокеанского пятнистого люмпена *Leptoclinus maculatus diaphanocarus*, нитчатого шлемоносца *Gymnacanthus pistilliger*, тихоокеанскую песчанку *Ammodytes hexapterus* и бородавчатого бычка, ко вторым — навагу, желтоперую камбалу *Limanda aspera*, белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, малоусую лисичку и сельдь. Большинство из них имеют сравнительно широкий диапазон переживаемых температур, т.е. являются эвритермными, однако у первых термический оптимум сдвинут в сторону арктических

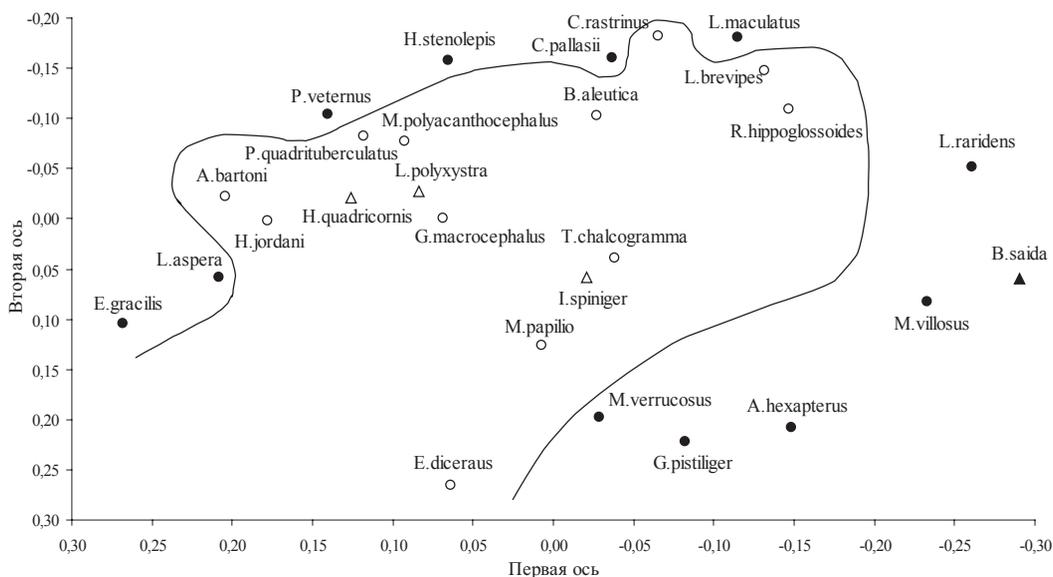


Рис. 6. Расположение видов рыб в пространстве осей многомерного шкалирования по результатам оценки сходства по термохалинным условиям в местах их обитания: широкобореальные — белые кружки; высокобореальные — белые треугольники; арктическо-бореальные — черные кружки; панарктический — черный треугольник. Линией отделены широко- и высокобореальные виды от арктическо-бореальных и панарктического видов

Fig. 6. Non-parametric multidimensional scaling of fish species abundance in trawl catches (in space of the first two dimensions). The species with similar temperature and salinity of their habitat are shown by the symbols: wide-boreal — white circles; high-boreal — white triangles; arctic-boreal — black circles; panarctic — black triangle. The wide-boreal and high-boreal species are separated by line from the arctic-boreal and panarctic ones

Таблица 11

Значения коэффициента ранговой корреляции координат 1- и 2-й осей неметрического шкалирования с придонными температурой и соленостью в местах обитания 27 массовых видов рыб

Table 11

Rank correlation coefficients of the 1st and 2nd coordinates for non-parametric scaling of fish species abundance in trawl catches with water temperature and salinity at the sea bottom in habitats of 27 mass species

Фактор	Количество значений (n)	Коэффициент корреляции (R)	t-критерий (n-2)	Уровень значимости (p)
1-я ось				
Температура	27	0,918	11,5346	< 0,0001
Соленость	27	-0,051	-0,2573	0,7991
2-я ось				
Температура	27	0,091	0,4571	0,6515
Соленость	27	0,051	0,2573	0,7991

Примечание. Жирным шрифтом выделены переменные, имеющие $R > 0,7$ при уровне значимости $p < 0,05$.

условий среды обитания, у вторых — в сторону бореальных. Арктическо-бореальные виды рыб, как правило, представляют собой эврибионтные формы, особенно в отношении термического режима (Андрияшев, 1939), поэтому увеличение их доли к берегу свидетельствует об их устойчивости к существенным сезонным изменениям термических и иных условий прибрежной зоны. Среди видов, представляющих бореальную группировку, также присутствуют эврибионты, встречающиеся в довольно широком термическом диапазоне, однако в целом уменьшение доли бореальной фауны от батимальной зоны в сторону шельфа и прибрежных вод говорит о меньшей ее толерантности

к таким условиям, в связи с чем представителями данных зоогеографических группировок в большей мере населены биотопы, характеризующиеся меньшими сезонными колебаниями абиотических условий (Балькин, Токранов, 2010).

Заключение

В результате комплексных учетных траловых съемок в 2004 и 2005 гг. (всего 265 станций) в шельфовых водах северо-западной части Берингова моря (включая 12-мильную зону), отмечено 110 видов рыб и рыбообразных из 27 семейств. Наибольшим числом видов характеризовались семейства рогатковых, камбаловых, стихеевых, лисичковых, липаровых, волосатковых и бельдюговых, на которые в сумме пришлось 66 % общего числа видов. Наиболее широко были представлены донно-придонные рыбы элиторального, мезобентального и сублиторального комплексов (в целом 88,7 % общего числа видов в уловах). В зоогеографическом плане самыми многочисленными были представители широкобореальной фауны, арктическо-бореальные и высокобореальные виды (94,5 % всех видов в уловах). Наиболее значимые по величине обилия в уловах объекты — минтай, тихоокеанская полярная акула, тихоокеанская треска, белобрюхий получешуйник, многоиглый керчак, тихоокеанская сельдь, тихоокеанская навага, северная палтусовидная камбала, северная двухлинейная камбала, желтобрюхая камбала, бычок-бабочка, узколобый шлемоносец и бородавчатый керчак.

Анализ изменчивости видовой структуры ихтиоценов северо-западной части Берингова моря путем оценки уровня сходства траловых станций в пространстве осей МНШ по данным 2005 г. выявил, что пространственное изменение видовой структуры происходит в соответствии с основополагающими закономерностями распределения жизни в океане — принципами вертикальной и широтной зональности. Это подтверждает сильная статистически значимая корреляция полученных осей шкалирования с глубиной и широтой точек взятия проб. С абиотическими факторами (придонные температура и соленость) сильной корреляции видовой структуры сообщества не обнаружено. Распространение и структура крупных донных сообществ определяются комплексом разнообразных условий, действие каждого из которых в отдельности, по-видимому, не может быть в достаточной степени значимым из-за сложности структуры и многообразия всех воздействующих на сообщества факторов. Результаты, полученные на примере ихтиоценов северо-западной части Берингова моря, позволяют предполагать, что с уменьшением масштаба изучаемого биотопа прямое влияние океанологических факторов на формирование видовой структуры рыбного сообщества усиливается, а роль зоогеографического фактора, наоборот, снижается.

Основной из проанализированных факторов, влияющий на пространственную изменчивость донных ихтиоценов, — глубина. В общем множестве видовых структур исследуемого района можно четко выделить три кластера, соответствующие различным батиметрическим диапазонам. В состав сублиторального кластера по совокупным данным 2004 и 2005 гг. вошли траления, выполненные преимущественно в прибрежных водах (15–88 м), в состав элиторального — станции, расположенные на глубинах 14–236 м, в состав верхнебатиального — траления в батиметрическом диапазоне 136–272 м. Эти кластеры можно рассматривать как отдельные сообщества. Граница между сублиторальным и элиторальным сообществами по данным 2005 г. проходила в среднем по изобате 57 м, между элиторальным и верхнебатиальным сообществами — в среднем по изобате 186 м. Эти значения соотносятся с границами зон в схеме вертикальной зональности для умеренных вод, а также с вертикальными границами водных масс Берингова моря. Попытка дифференциации общего множества точек с учетом зоогеографической неоднородности акватории позволила выделить в каждом из перечисленных кластеров подгруппы станций, расположенных в олюторско-наваринском и анадырском районах, которые можно рассматривать как сообщества с более низким иерархическим статусом. Между тем не для всех из них можно установить четкие границы, что свидетельствует об отсутствии на участках их локализации резкой смены условий среды и наличия областей со сходным видовым составом.

В конце лета — начале осени в северо-западной части Берингова моря большинство сообществ характеризовалось небольшим видовым разнообразием. В середине — второй половине осени происходит существенный рост видового разнообразия сообществ, что может быть связано с увеличением количества сезонных мигрантов в их составе. «Видовой облик» ихтиофауны, по данным 2004 и 2005 гг., определяют 28 доминирующих видов. В разных сообществах число таких видов варьирует от 2 до 15, при этом в каждом сообществе на них приходится от 91,9 до 97,9 % удельной биомассы рыб. «Ядро» сообществ было представлено тресковыми (минтай, треска, навага), камбаловыми (желтобрюхая камбала, американский стрелозубый палтус), рогатковыми (белобрюхий полчешуйник, бычок-бабочка), а также полярной акулой, черноперым бычком и малоусой лисичкой. В большинстве сообществ определяющее значение в уловах имел минтай. В олюторско-наваринском районе «ядро» ихтиоцены формировали 6 видов (минтай, треска, навага, желтобрюхая камбала, полярная акула и малоусая лисичка), тогда как в анадырском районе оно было представлено исключительно минтаем.

Прослеживается соответствие закономерностей пространственного распределения и структуры донных сообществ рыб по данным 2004 и 2005 гг.

С удалением от берега и увеличением глубины доля сублиторальных и элиторальных видов в сообществах уменьшается, доля мезобентальных — возрастает. В том же направлении уменьшается совокупная доля арктическо-бореальных, панарктических и арктических видов, при этом пропорционально возрастает доля группировки, включающей высоко- и широкобореальные виды. Оценка уровня сходства рыб различной зоогеографической принадлежности по термохалинным условиям в местах их обитания показала, что арктическо-бореальные виды хорошо приспособлены к экстремальным условиям, так как встречаются и на самых прогреваемых участках прибрежной зоны, и на участках с отрицательной температурой. Данная зоогеографическая группировка внутренне неоднородна: большинство видов имеют сравнительно широкий диапазон переживаемых температур, т.е. являются эвритермными, но у одних термический оптимум сдвинут в сторону арктических условий среды обитания, у других — в сторону бореальных. Среди видов, представляющих бореальную группировку, также присутствуют эврибионты, встречающиеся в довольно широком термическом диапазоне, однако в целом уменьшение доли бореальной фауны от батинальной зоны в сторону шельфа и прибрежных вод говорит о меньшей ее толерантности к более суровым и изменчивым условиям мелководной зоны шельфа.

Список литературы

Азовский А.И., Бурковский И.В., Колобов М.Ю. и др. О самоподобном характере пространственной структуры сообществ литорального макро- и микробентоса // Журн. общ. биол. — 2007. — Т. 68, № 3. — С. 180–194.

Андряшев А.П. К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей // Исследования морей СССР. — 1937. — Вып. 25. — С. 292–355.

Андряшев А.П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод : монография. — Л. : ЛГУ, 1939. — 185 с.

Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР : монография. — М. ; Л. : АН СССР, 1954. — 566 с.

Андряшев А.П., Чернова Н.В. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, № 4. — С. 435–456.

Арсеньев В.С. Течения и водные массы Берингова моря : монография. — М. : Наука, 1967. — 135 с.

Балыкин П.А. Ихтиоцены западной части Берингова моря: состав, промысловая значимость и состояние запасов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2006. — 51 с.

Балыкин П.А. К вопросу о промысловом районировании западной части Берингова моря // Вопр. рыб-ва. — 2009. — Т. 10, № 1. — С. 135–149.

Балыкин П.А., Токранов А.М. Ихтиофауна и рыболовство северо-западной части Берингова моря // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 17. — С. 48–65.

- Барсуков В.В.** Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана : Тр. ЗИН РАН. — 2003. — Т. 295. — 319 с.
- Барсуков В.В.** Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. — 1958. — Т. 25. — С. 130–163.
- Беклемишев К.В.** Экология и биогеография пелагиали : монография. — М. : Наука, 1969. — 291 с.
- Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г. и др.** О схеме вертикальной биологической зональности океана // ДАН СССР. — 1959. — Т. 129, № 3. — С. 658–661.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества : монография. — М. : Мир, 1989. — Т. 2. — 477 с.
- Борец Л.А.** Аннотированный список рыб дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2000. — 192 с.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Борец Л.А., Савин А.Б., Бомко С.П., Пальм С.А.** Состояние донных ихтиоценов в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 2(6). — С. 242–257.
- Бочаров Л.Н., Шунтов В.П.** Состояние и задачи современного этапа экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 3–15.
- Бурковский И.В., Азовский А.И., Столяров А.П., Обридко С.В.** Структура макробентоса беломорской литорали при выраженном градиенте факторов среды // Журн. общ. биол. — 1995. — Т. 56, № 1. — С. 59–70.
- Виленкин Б.Я.** Влияние температуры на морских животных // Океанология. Биология океана. — М. : Наука, 1977. — Т. 1. — С. 18–26.
- Виноградов Л.Г.** О зоогеографическом районировании дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 162–164.
- Виноградова Н.Г.** Материалы по количественному учету донной фауны некоторых заливов Охотского и Берингова морей // Тр. ИОАН СССР. — 1954. — Т. 9. — С. 136–158.
- Виноградова Н.Г.** Фауна шельфа, материкового склона и абиссали // Океанология. Биология океана. — М. : Наука, 1977. — Т. 1. — С. 178–198.
- Галкин Ю.И.** Брюхоногие моллюски трохиды дальневосточных и северных морей СССР (Семейство Trochidae) : монография. — М. : АН СССР, 1955. — 132 с.
- Глебов И.И., Гаврилов Г.М., Старовойтов А.Н., Свиридов В.В.** Структура и межгодовая изменчивость состава донных ихтиоценов северо-западной части Берингова моря // Вопр. рыб-ва. — 2003. — Т. 4, № 4(16). — С. 575–589.
- Голиков А.Н.** Моллюски Vuccininae Мирового океана : монография. — Л. : Наука, 1980. — 508 с. (Фауна СССР. Моллюски; т. 5, вып. 2.)
- Горячев В.Н.** Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Röding Берингова моря : монография. — М. : Наука, 1978. — 92 с.
- Датский А.В., Андронов П.Ю.** Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря : монография. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — 261 с.
- Долганов В.Н., Тупоногов В.Н.** Определительные таблицы скатов родов *Bathyraja* и *Rhinoraja* (сем. Rajidae) дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 657–664.
- Дударев В.А., Измятинский Д.В., Калчугин П.В.** Некоторые аспекты пространственной и временной изменчивости сообществ донных рыб северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 109–118.
- Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.
- Дьяков Ю.П.** Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций) : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 433 с.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю.** Многомерный анализ биологических данных. Учебное пособие. — СПб. : ВИЗР, 2008. — 86 с.
- Золотов А.О.** Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — 20 с.
- Иванов О.А., Суханов В.В.** Структура нектонных сообществ прикурильских вод : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 154 с.

- Кантор Ю.И.** Брюхоногие моллюски Мирового океана: Подсемейство Волутопсиина : монография. — М. : Наука, 1990. — 180 с.
- Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря** / В.В. Федоров, И.А. Черешнев, М.В. Назаркин и др. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — 204 с.
- Кафанов А.И.** Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография Северной Пацифики : монография. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 196 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.** Морская биогеография. Учебное пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.
- Ким Сен Ток, Шепелева О.Н.** Структура шельфовых ихтиоценов северо-восточного Сахалина и залива Терпения // *Вопр. ихтиол.* — 2001. — Т. 41, № 6. — С. 750–760.
- Колпаков Н.В.** Разнообразие и сезонная динамика ихтиоценов циркумлиторали бухты Русская (северное Приморье) // *Вопр. ихтиол.* — 2005. — Т. 45, № 6. — С. 782–791.
- Кочиков В.Н., Гершанович Д.Е., Богданов М.А.** Промыслово-океанографическое значение гидрологических факторов морской среды // *Промысловая океанография.* — М. : Агропромиздат, 1986. — С. 53–76.
- Лапко В.В., Степаненко М.А., Гаврилов Г.М. и др.** Состав и биомасса нектона в придонных горизонтах в северо-западной части Берингова моря осенью 1998 г. // *Изв. ТИНРО.* — 1999. — Т. 126. — С. 145–154.
- Левасту Т., Хела И.** Промысловая океанография : монография. — Л. : Гидрометеиздат, 1974. — 295 с.
- Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 803 с.
- Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 479 с.
- Нейман А.А.** Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря // *Тр. ВНИРО.* — Т. 48 : *Изв. ТИНРО.* — Т. 50. — 1963. — С. 145–205.
- Нейман А.А.** Количественное распределение и трофическая структура бентоса шельфов Мирового океана. Научный отчет. — М. : ВНИРО, 1988. — 101 с.
- Нейман А.А., Зезина О.Н., Семенов В.Н.** Донная фауна шельфа и материкового склона // *Океанология. Биология океана.* — М. : Наука, 1977. — Т. 1. — С. 269–281.
- Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.
- Несис К.Н.** Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // *Морская биогеография.* — М. : Наука, 1982. — С. 114–134.
- Несис К.Н.** Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // *Океанология. Биология океана.* — М. : Наука, 1977. — Т. 2. — С. 5–14.
- Одум Ю.** Основы экологии : монография. — М. : Мир, 1975. — 740 с.
- Озолиньш А.В.** Факторы, определяющие пространственную структуру бентосных сообществ мелководной бухты // *Биол. моря.* — 2000. — Т. 26, № 4. — С. 231–239.
- Парин Н.В.** Рыбы открытого океана : монография. — М. : Наука, 1988. — 272 с.
- Перестенко Л.П.** О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // *Морская биогеография.* — М. : Наука, 1982. — С. 99–114.
- Песенко Ю.А.** Номограмма для распределения видов животных по классам относительного изобилия, построенная на основе пятибалльной логарифмической шкалы // *Зоол. журн.* — 1972. — Т. 61, вып. 12. — С. 1875–1878.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : монография. — М. : Наука, 1982. — 288 с.
- Песенко Ю.А., Боголюбов А.Г.** Оценка выровненности видов по обилию и сравнительный анализ основных индексов разнообразия // *Журн. общ. биол.* — 1979. — Т. 40, № 1. — С. 104–117.
- Петряшев В.В.** Биогеографическое районирование сублиторали и верхней батии северной части Тихого океана по фауне Mysidacea и Anomura (Crustacea) // *Биол. моря.* — 2005. — Т. 31, № 4. — С. 233–250.
- Пресноводные рыбы Анадырского бассейна** : монография / И.А. Черешнев, А.В. Шестаков, М.Б. Скопец и др. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — 336 с.
- Скарлато О.А.** Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана : монография. — Л. : Наука, 1981. — 480 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; № 126.)

- Снытко В.А.** Морские окуни северной части Тихого океана : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 468 с.
- Суханов В.В., Иванов О.А.** Динамика видовой структуры пелагического нектона северо-западной части Японского моря // Современное состояние водных биоресурсов : науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 271–276.
- Суханов В.В., Иванов О.А.** Сообщества нектона в северо-западной части Японского моря : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — 282 с.
- Токранов А.М.** Биология массовых видов рогатковых (семейство Cottidae) прикамчатских вод : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — 22 с.
- Фадеев Н.С.** Северо-тихоокеанские камбалы : монография. — М. : Агропромиздат, 1987. — 175 с.
- Федоров В.В.** Ихтиофауна материкового склона Берингова моря и некоторые аспекты её происхождения и формирования // Изв. ТИНРО. — 1973а. — Т. 87. — С. 3–41.
- Федоров В.В.** Список рыб Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1973б. — Т. 87. — С. 42–71.
- Хлебович В.В.** Приспособления животных к изменениям солёности и ионного состава воды // Океанология. Биология океана. — М. : Наука, 1977. — Т. 1. — С. 26–35.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б.** Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — 129 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.** Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holosephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2000. — С. 7–69.
- Шорыгин А.А.** О биоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1955. — Т. 60, вып. 6. — С. 87–98.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П.** Современное состояние, био- и рыбопродуктивность экосистемы Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 358–387.
- 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 и 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. 33–65.
- Яржомбек А.А., Датский А.В.** К вопросу об уловистости орудий лова // Рыб. хоз-во. — 2014. — № 1. — С. 82–85.
- Barber W.E., Smith R.L., Vallarino M. and Meyer R.M.** Demersal fish assemblages of the northeastern Chukchi Sea, Alaska // Fish. Bull. — 1997. — Vol. 95(2). — P. 195–208.
- Clarke K.R.** Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Australian J. of Ecology. — 1993. — Vol. 18. — P. 117–143.
- Eschmeyer W.N., Herald E.S. and Hamman H.** A field guide to Pacific Coast Fishes of North America. — Boston, USA : Houghton Mifflin Company, 1983. — 336 p.
- Kessler D.W.** Alaska's saltwater fishes and other sea life: a field guide. — Anchorage, Alaska : Alaska Northwest Publishing Co., 1985. — 358 p.
- Kramer D.E., Barss W.H., Paust B.C. and Bracken B.E.** Guide to Northeast Pacific Flatfishes: Families Bothidae, Cynoglossidae and Pleuronectidae : Mar. Advisory Bull. — 1995. — № 47. — 104 p.
- Kramer D.E., O'Connell V.M.** Guide to Northeast Pacific Rockfishes Genera Sebastes and Sebastolobus : Mar. Advisory Bull. — 1988. — № 25. — 78 p.

Поступила в редакцию 22.01.14 г.