

УДК 591.9 (265.5)

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБИЛИЯ МАКРОФАУНЫ ПЕЛАГИАЛИ И БЕНТАЛИ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2016 г. В. П. Шунтов, И. В. Волвенко

*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, Владивосток, 690600  
E-mail: cheblukova@tinro.ru*

Поступила в редакцию 23.09.2015 г.

На основании многолетней информации (1977–2010 гг.), собранной в комплексных экспедициях ТИНРО и обобщенной в базах данных «траловой макрофауны» пелагиали и бентали, различные морские и океанические районы дальневосточных российских вод ранжируются по биомассам и плотности концентраций всей макрофауны, а также рыб и кальмаров. Средняя многолетняя биомасса (млн т) и плотность концентраций (т/км<sup>2</sup>) нектона в слое 0–1000 м оценены следующим образом: в океанских водах Курильских островов — соответственно 27,0 и 24,0, в Охотском море — 32,0 и 21,0, в Беринговом море — 11,2 и 16,0, в океанских водах Камчатки — 7,2 и 14,0, в Японском море — 3,7 и 9,0. В бентали (до глубины 2000 м) эти показатели составили: в океанских водах Курильских островов — соответственно 2,78 и 27,1, в океанских водах Камчатки — 3,74 и 25,7, в Беринговом море — 8,19 и 24,5, в Охотском море — 22,54 и 16,5, в Японском море — 1,38 и 11,7. В пелагиали абсолютно преобладали рыбы и кальмары. В макрофауне бентали весовая доля рыб и кальмаров соответственно составила: в Беринговом море — 55,4 и 1,5, в Охотском море — 60,1 и 1,3, в Японском море — 52,4 и 14,2, в океанских водах Камчатки — 32,0 и 4,3, в океанских водах Курильских островов — 63,0 и 33,1%. Обсуждается влияние рельефа дна, циркуляции вод и их гидрохимических характеристик на количественное распределение макрофауны.  
*Ключевые слова:* дальневосточные воды, пелагическая макрофауна, макрофауна бентали, рельеф дна, рыбы, беспозвоночные, биомасса, плотность концентраций.

### ВВЕДЕНИЕ

С самого начала широкомасштабных исследований биоты дальневосточных вод России и условий ее обитания (конец 1940-х — начало 1950-х гг.) одной из приоритетных задач помимо фаунистических и биогеографических вопросов была оценка био- и рыбопродукционного потенциала конкретных морей, ландшафтных зон и промысловых районов. Специалисты как АН СССР, так и рыбохозяйственной науки (ТИНРО) исходили при этом из данных о плотности концентраций планктона и бентоса, продукции (в основном фитопланктона), уловах рыб и других промысловых гидробионтов, а также о динамике вод и их гидрохимических ха-

рактеристик. Уже в начале второй половины прошлого столетия общая картина количественного распределения жизни в дальневосточных морях, впрочем, как и в Мировом океане в целом, была выявлена, что нашло отражение в большом количестве публикаций, в том числе российских исследователей (Зенкевич, 1963; Моисеев, 1969; Богоров, 1974; Гершанович и др., 1990). На основании больших массивов количественных данных также в середине и в начале второй половины прошлого столетия была сформирована концепция о биологической структуре океана — учении о количественном распределении жизни в океане относительно экваториальной и меридиональной осей симме-

трии, а также по вертикали от поверхности до абиссали (Зенкевич, 1948; Богоров, 1970).

Географические контуры каркаса биологической структуры океана определяют широтная и трансконтинентальная зональность, а механизмы их формирования обусловлены климатическими факторами, интенсивностью динамики вод и биогенным фоном в слое фотосинтеза. На атласных, т.е. весьма генерализованных, картах распределения биогенов, первичной продукции и зоопланктона океана, в том числе Северной Пацифики, выделяются зоны с повышенными значениями данных показателей. Они простираются вдоль краин океанов, частично захватывая моря. В этих же зонах располагаются основные промысловые районы.

Закономерности биопродуцирования и организации биоты в водной среде универсальны. Однако эффективность функционирования пищевых сетей в биоценозах на каждом трофическом уровне отличается в разных районах и бассейнах в зависимости от размера и объема водоема, рельефа его дна, а также состава гидробионтов. В конечном счете эти различия отражаются и на величине рыбопродукции (Моисеев, 1969). Это подтвердили последующие ранжирования дальневосточных вод по данным количественных оценок биомасс и продукции зоопланктона, бентоса, nekтона и nekтобентоса, полученных в экспедициях ТИНРО-Центра по экосистемному изучению биологических ресурсов дальневосточных российских вод (Моисеев, 1989; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). По плотности концентраций данных групп российские дальневосточные воды ранжировались первым автором статьи (Шунтов, 2001) следующим образом. На 1-м и 2-м местах по большинству показателей оказывались Охотское и Берингово моря. В то же время по запасам биогенов, как хорошо известно, первыми являются тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов. Но если прикурильские воды по количественному развитию некоторых групп биоты находятся на высоких и средних уровнях, то прикамчатские воды вместе с наиболее бед-

ным биогенами Японским морем занимают последние места. Важно и другое, а именно то, что наблюдается значительная асинхронность в динамике численности разных видов и групп. Так, при вспышках численности сардины-иваси *Sardinops melanostictus* рыбопродуктивность Японского моря может подниматься на короткое время почти до уровня Охотского и Берингова морей. Минтай *Theragra chalcogramma* — самая массовая промысловая рыба субарктических вод — в 1980-е гг. был многочисленным от зал. Аляска до Японского моря. В Японском море после этого и до сих пор он имеет невысокую численность. После 1990-х гг. в Беринговом море количество минтая находится на пониженном уровне, и только в Охотском море в 2000-е гг. обилие этого вида дважды поднималось до уровня 1980-х гг. Очевидно, что временные и региональные различия в численности таких массовых видов nekтона существенно отражаются на плотности его концентраций и, соответственно, на месте района при ранжировании. Аналогичная ситуация наблюдается и в планктонных сообществах. Например, концентрации зоопланктона в 1980-х гг. и начале 1990-х гг. в Охотском море были почти в два раза выше, чем в Беринговом море. Но во второй половине 1990-х — начале 2000-х гг. в Охотском море они понизились, а в Беринговом, хотя и незначительно, стали превышать охотоморский уровень (Шунтов, 2009; Шунтов, Темных, 2011а).

Отмеченные здесь обстоятельства показывают очевидную необходимость иметь обширную биостатистическую информацию с достоверными, при этом сравнимыми, рядами наблюдений. Без этого существенное уточнение представлений о закономерностях количественного развития жизни в различных морях и районах нереально.

Несколько позднее на более обширных данных, полученных в продолжающихся (хотя и в меньшем объеме) комплексных экспедициях ТИНРО-Центра, второй автор статьи в серии публикаций (Волвенко, 2009, 2014а, б; Volvenko, 2014) ранжировал

дальневосточные российские воды по плотности населения макрофауны, ее видовому богатству и разнообразию, выравниваемости видов по обилию и средней индивидуальной массе особей. Одним из результатов этого анализа стал вывод о закономерной связи перечисленных интегральных фаунистических характеристик друг с другом. Отсюда следовал вывод, что совокупность этих характеристик и определяет специфичность биоценологических региональных группировок. По плотности концентрации макрофауны ( $t/km^2$ ) дальневосточные районы в данном случае ранжировались в следующем порядке. В пелагиали: Охотское море → Берингово море → Японское море → северо-западная часть Тихого океана, а в бентали: северо-западная часть Тихого океана → Берингово море → Охотское море → Японское море. Здесь важно подчеркнуть, что этот анализ и ранжирование районов осуществлялись с использованием многолетней информации (1977–2010 гг.), содержащейся в двух базах данных траловых станций (Волвенко, Кулик, 2011; Волвенко, 2014а), основанных на материалах 305 экспедиций ТИНРО-Центра.

Несмотря на объемность баз, содержащаяся в них информация имеет слабые места, которые нужно учитывать при сопоставлении структуры и количественного развития сообществ разных морей и районов. Во-первых, количественная информация по макрофауне собиралась при помощи горизонтальных (редко ступенчатых) тралений. Поэтому для видов, обитающих в большой толще воды, особенно в мезопелагиали, полученные таким путем данные являются значительно заниженными. Во-вторых, в связи с обширностью акватории российской экономической зоны в некоторые периоды лет не удавалось охватить съемками целый ряд районов, что неизбежно отражалось при определении количественных данных за продолжительный период. В-третьих, при донных съемках, особенно на шельфе и верхней части свала глубин, в дневное время в уловах значительная часть (иногда преобладающая)

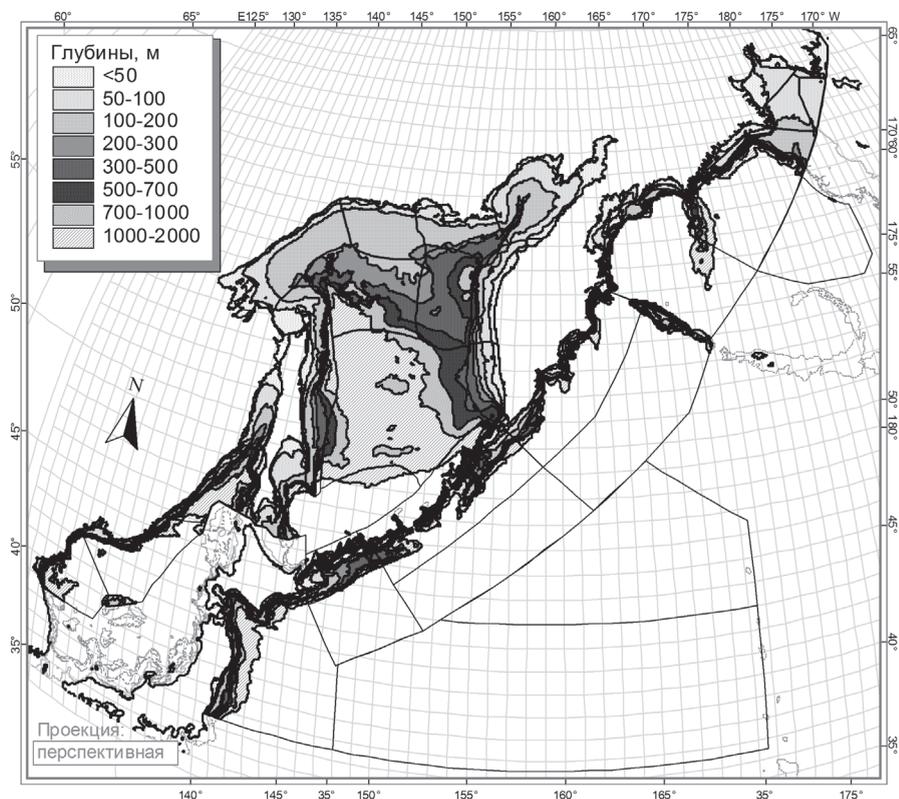
приходилась на долю пелагических видов (рыб, головоногих, медуз). Эти временные обитатели придонных слоев должны учитываться, но необходимо иметь в виду, что они (по крайней мере, часть их) повторно фигурируют и в пелагических учетах.

В настоящей статье с учетом указанных дефектов баз данных проводится сопоставление разных районов дальневосточных вод только по общей биомассе и плотности концентраций макрофауны. Основное внимание при этом уделяется более разнообразной макрофауне бентали. Анализ других интегральных характеристик макрофауны в настоящей статье не проводится.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Количественная информация комплексных экспедиций ТИНРО-Центра по «траловой» макрофауне пелагиали и бентали дальневосточных вод обобщена в двух базах данных (Волвенко, Кулик, 2011; Волвенко, 2014а). Эти базы использовались для подготовки серии из 8 томов табличных региональных справочников, в которых обобщены данные о видовом составе, встречаемости, численности и биомассе представителей макрофауны крупнее 1 см (Макрофауна ..., 2012а–в, 2014а–д).

Методика проведения и обработки данных пелагических и донных траловых съемок подробно описана в этих справочниках. Здесь отметим только некоторые общие моменты. В базы включены данные об уловах 41596 тралений, в которых производилась полная разборка уловов (видовой состав, численность и биомасса всех видов или групп). Во всех случаях в кутец тралов вшивалась мелкая вставка (10–12 мм). Траления сопровождалось приборным контролем скорости и параметров раскрытия тралов. При расчетах численности и биомассы гидробионтов (площадным методом) использовались коэффициенты уловистости. Их величины указываются во всех таблицах справочников (Макрофауна ..., 2012а–в, 2014а–д), и в зависимости от размеров



**Рис. 1.** Участки, образованные пересечением восьми батиметрических диапазонов в бентали с 48 стандартными районами осреднения биостатистической информации для планктона и nekтона (Волвенко, 2014а).

и поведения гидробионтов они указываются в диапазоне 0,01–0,75.

Обобщение количественных данных по пелагиали осуществлялось по одноградусным трапециям и 48 биостатистическим стандартным районам, а по бентали по тем же районам и восьми батиметрическим диапазонам — до глубины 2025 м (рис. 1). Донными съемками была охвачена площадь около 2,0 млн км<sup>2</sup>, а пелагическими — около 6 млн км<sup>2</sup>.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Макрофауна пелагиали.* Информация по биомассам и плотности концентраций макрофауны из базы данных пелагических траловых станций была дополнена аналогичными данными по мезопелагическим видам, обитающим в большой толще воды. Для этого использовались данные некоторых экспедиций

ТИНРО, в которых облов nekтона проводился косыми тралениями в диапазонах 1000–500, 500–200, 200–0 м, а расчеты биомасс — объемным методом. Использовались также некоторые литературные (Gjisaeter, Kawaguchi, 1980; Veamish et al., 1999; Шунтов, Темных, 2011б; Шунтов, 2012).

В обобщенном среднемноголетнем виде биомасса и плотность концентрации nekтона (рыб и кальмаров, на долю которых приходится его преобладающая часть) в российских водах Дальнего Востока представлены в табл. 1. При таком подходе моря и районы по плотности концентраций ранжируются в другом порядке, чем это было получено на основе анализа только базы данных пелагической макрофауны (Макрофауна ..., 2012а–в). На первом месте оказался Прикурильский район во многом благодаря высокой численности мезопелагических рыб, а также субтропических рыб (особенно сар-

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБИЛИЯ МАКРОФАУНЫ

**Таблица 1.** Биомасса и плотность концентраций нектона в различных районах дальневосточных российских вод (Шунтов, 2012)

Район	Биомасса, млн т			Плотность концентраций 0–1000 м, т/км <sup>2</sup>
	0–200 м	201–1000 м	0–1000 м	
Охотское море	17,2	15,0	32,0	21,0
Берингово море	5,2	6,0	11,2	16,0
Японское море	2,7	< 1,0	3,7	9,0
Океанские воды Камчатки	1,2	6,0	7,2	14,0
Океанские воды Курильских островов	9,0	18,0	27,0	24,0

**Примечание.** В Беринговом и Японском морях — только российская часть.

дины) и кальмаров, мигрирующих сюда в теплое время года. Второе место остается за Охотским морем, где высокую численность имеют местные виды (минтай, серебрянка *Leuroglossus schmidti* и др.). В западной части Берингова моря, по плотности концентраций нектона занимающей третье место, также высокую численность имеют местные субарктические эпи- и мезопелагические виды (минтай, стенобрахи *Stenobrachius* spp. и др.). Занимающие четвертое и пятое места океанические воды Камчатки и Япон-

ское море между собой отличаются тем, что в первом случае основу биомассы нектона составляет мезопелагический (рыбы и кальмары), а во втором — эпипелагический нектон (также рыбы и кальмары). Относительно Японского моря следует добавить, что сравнительно высокая среднесезонная плотность концентраций, 9 т/км<sup>2</sup>, является несколько завышенной. Это связано с тем, что здесь больше всего съёмов выполнялось в 1980-е гг., т.е. во время массовых миграций на нагул сардины-иваси (Шунтов, 2012).

**Таблица 2.** Площадь поверхности дна различных районов дальневосточных российских вод, тыс. км<sup>2</sup> (Макрофауна ..., 2014а–д)

Район	Диапазон глубин, м				Всего
	> 200	201–500	501–1000	1001–2000	
Охотское море	614,8	231,4	221,7	306,9	1374,8
Берингово море	249,2	17,4	24,6	46,4	337,6
Японское море	83,3	17,4	26,2	39,0	166,2
Тихоокеанские воды Камчатки (67,7) * и Курильских островов (101,2) *	61,4	38,0	27,1	42,4	168,9
Всего	1008,7	304,5	299,6	434,7	2047,5

**Примечание.** \* Общая для всех диапазонов площадь поверхности дна.

Из табл. 1 видно, что более двух третей (59,0 млн т, 73%) биомассы nekтона в дальневосточных российских водах приходится на Охотское море и прикурильские океанические воды. Это обусловлено как высокой плотностью его концентрации (21,0 и 24,0 т/км<sup>2</sup>), так и обширностью этих регионов (рис. 1).

**Макрофауна бентали.** База данных по донной макрофауне (включая nekто-бентос) создавалась несколько позднее по сравнению с пелагической, и она пока мало освещена в печати. Поэтому на бонитировке донной биоты целесообразно остановиться несколько подробнее.

Донная фауна, как известно, более разнообразна по сравнению с пелагической. В нашей статье, как и в справочниках (Микрофауна ..., 2014а–д), количественная информация объединена по следующим группам: рыбы и круглоротые, головоногие, брюхоногие, двустворчатые моллюски, креветки и шримсы, крабы и крабоиды, морские ежи, голотурии, медузы и гребневники, прочие беспозвоночные (офиуры, морские звезды, перья и лилии, губки, актинии, асцидии, кораллы, полихеты, усонogie раки, раки-отшельники и др.).

Размер площади дна водоема и его рельеф, от чего зависит соотношение участков с разными глубинами, имеют большое значение для количественного развития донной фауны. Рассматриваемые районы дальневосточных вод в этом смысле заметно различаются (рис. 1, табл. 2). Особенно

выделяется среди других районов донный рельеф Охотского моря, для северной половины которого характерны пологие и обширные шельф и свал глубин. За исключением отдельных участков (например, Анадырское, Олюторско-Карагинское и Анивское мелководья) другие районы имеют в основном узкие шельфы и крутые пересеченные свалы глубин.

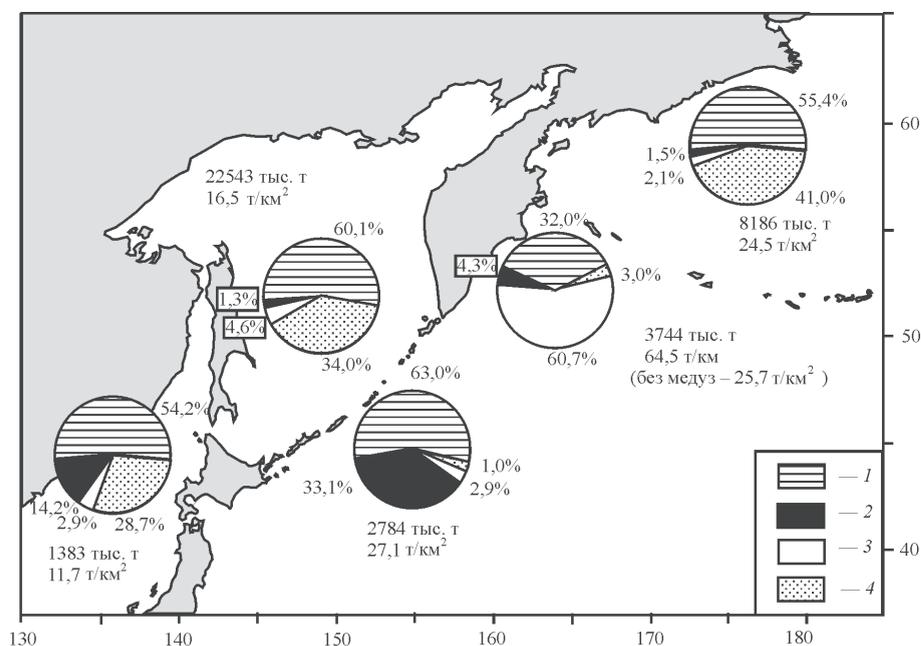
Общая биомасса макрофауны в бентали российских вод составила 38,64 млн т, из них 16,84 млн т — беспозвоночные (табл. 3). Цифры эти нельзя признать очень значительными. К примеру, общая биомасса дочерпательного бентоса здесь в результате многолетних исследований академических и рыбохозяйственных институтов была оценена примерно в 500 млн т. При этом она не сильно изменяется в многолетнем плане (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). А количество nekтона, как уже показано выше, в слое 0–1000 м по среднепогодным данным превышает 80 млн т (табл. 1).

Немного больше половины общей биомассы макрофауны в бентали пришлось на рыб (56,4%, по районам — 54–63%). Исключение составил только Восточнокамчатский район, где доля рыб составила всего 32% (рис. 2). Но в этом районе съемки в ограниченном количестве выполнялись только в 1980-е гг., когда на шельфе на глубинах 40–150 м было получено несколько уловов сцифоидных медуз по 0,8–12,0 т за 1 ч траления. Вряд ли такая ситуация бывает для данного района закономерной.

**Таблица 3.** Среднепогодная биомасса траловой макрофауны в бентали дальневосточных российских вод (Макрофауна ..., 2014а–д; Шунтов, Волвенко, 2015)

Группа животных											
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
21804	1664	184	294	323	1050	458	436	3617	8810	16836	38640
56,4	4,3	0,5	0,8	0,8	2,7	1,2	1,4	9,4	22,8	43,6	100,0

**Примечание.** 1 — рыбы и круглоротые, 2 — головоногие, 3 — брюхоногие, 4 — двустворчатые, 5 — креветки и шримсы, 6 — крабы и крабоиды, 7 — морские ежи, 8 — голотурии, 9 — медузы и гребневники, 10 — прочие беспозвоночные, 11 — все беспозвоночные, 12 — вся макрофауна; над чертой — биомасса, тыс. т, под чертой — доля, %.

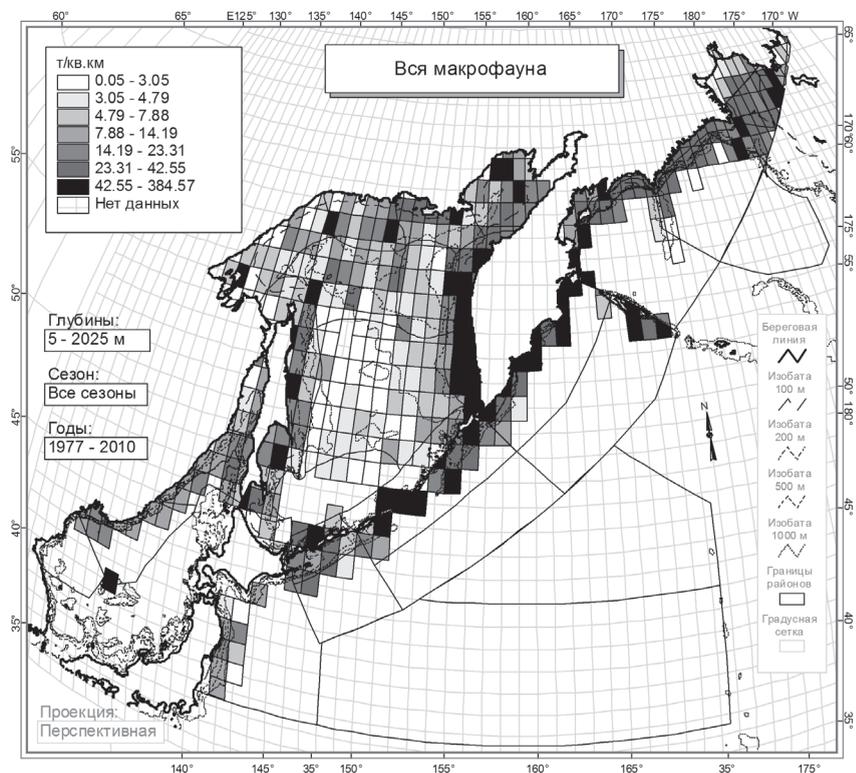


**Рис. 2.** Соотношение различных групп макрофауны в бентали дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана: 1 – рыбы и рыбообразные, 2 – головоногие, 3 – медузы и гребневники, 4 – прочие беспозвоночные.

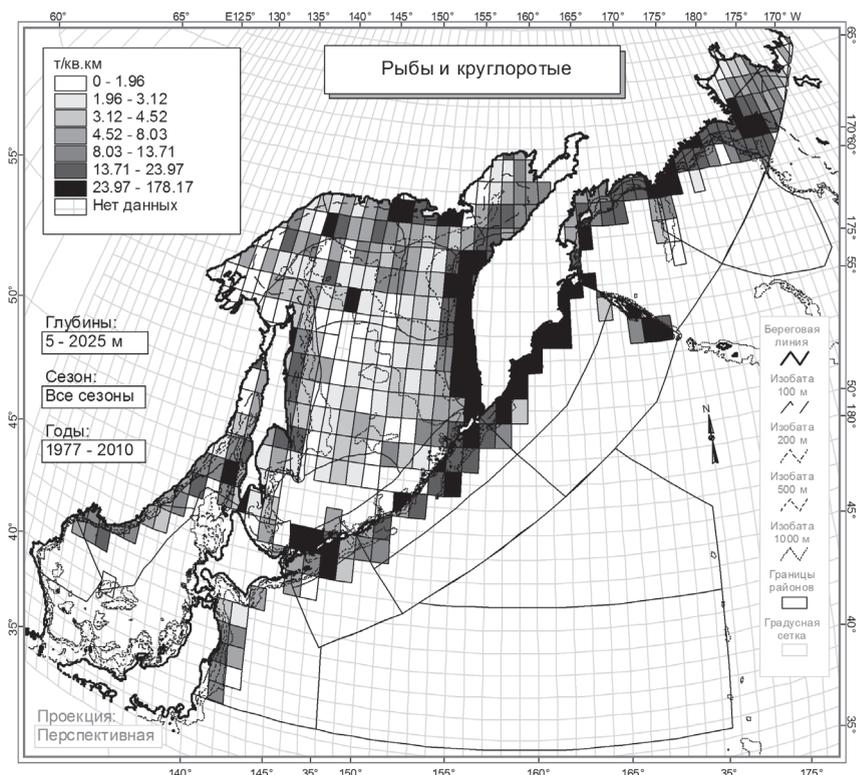
Большая часть (30,7 млн т, 79%) хорошо просматривается на схемах плотности концентрации — как общей для всей макрофауны (рис. 3), так и ее компонентов (рис. 4, 5), хотя при этом следует учитывать и плотность населения донных гидробионтов на разных глубинах. В этом смысле показательными являются данные табл. 4, из которых видно, что во всех районах, кроме Охотского моря, наиболее значительные концентрации донных и придонных видов

**Таблица 4.** Плотность концентраций (т/км²) траловой макрофауны в бентали на разных глубинах (Шунтов, Волвенко, 2015)

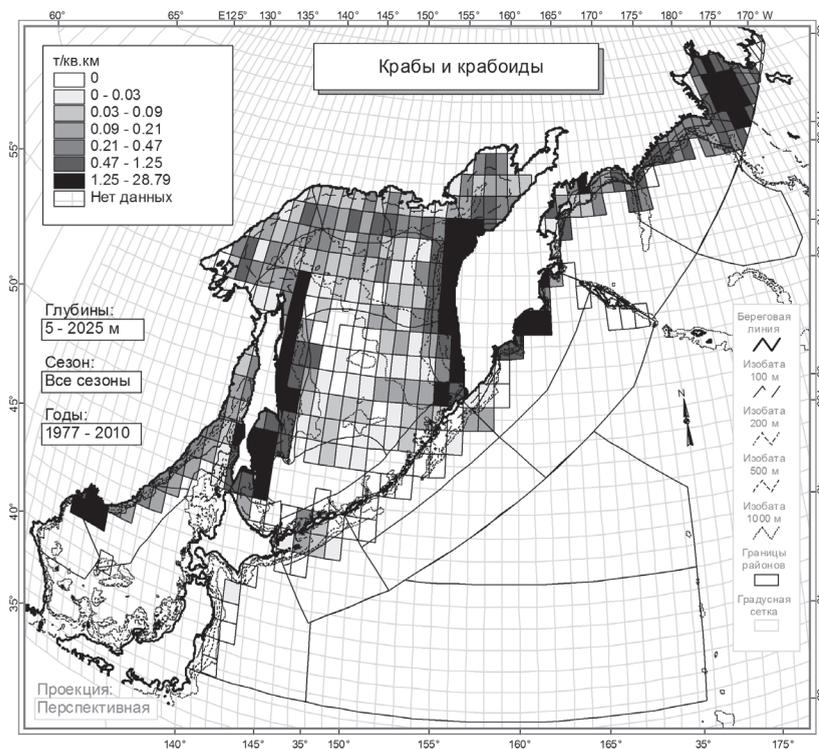
Район	Диапазон глубин, м				Всего
	< 200	201–500	501–1000	1001–2000	
Берингово море	27,7	32,3	24,5	7,2	24,5
Охотское море	27,8	13,3	5,7	3,9	16,5
Японское море	9,8	15,2	11,2	Нет данных	11,7
Тихоокеанские воды Камчатки	121,6 (12,3 без медуз)	31,5	16,6	7,7	64,5 (25,7 без медуз)
Тихоокеанские воды Курильских островов	28,3	41,4	16,7	17,7	27,1



**Рис. 3.** Среднегодовое (1977–2010 гг.) распределение всей макрофауны бентали в дальневосточных российских водах, т/км<sup>2</sup>.



**Рис. 4.** Среднегодовое (1977–2010 гг.) распределение рыб и круглоротых в бентали дальневосточных российских вод, т/км<sup>2</sup>.



**Рис. 5.** Среднегодовое (1977–2010 гг.) распределение крабов и крабоидов в бентали дальневосточных российских вод, т/км<sup>2</sup>.

находятся в верхней части (200–500 м) свала глубин. В Охотском море самые высокие концентрации макрофауны бентали тяготеют к шельфу. Более низкий уровень концентраций во всех диапазонах свала глубин здесь вполне соотносится с его пологостью и обширностью (табл. 2). Исключение в этом смысле представляет только южная часть моря.

Распределение плотности концентраций рыб по диапазонам глубин в целом повторяет картину, описанную для всей макрофауны бентали, т.е. за исключением Охотского моря повышенными концентрациями выделяется также верхняя часть свала глубин – 200–500 м (табл. 5).

Из изложенного выше видно, что по плотности концентраций макрофауны бента-

**Таблица 5.** Плотность концентраций (т/км<sup>2</sup>) рыб и круглоротых в бентали на разных глубинах (Шунтов, Волвенко, 2015)

Район	Диапазон глубин, м				Всего
	< 200	201–500	501–1000	1001–2000	
Берингово море	14,6	19,3	14,4	5,7	13,6
Охотское море	15,8	8,6	4,0	3,4	9,9
Японское море	5,8	9,6	3,6	Нет данных	5,9
Тихоокеанские воды Камчатки	26,9	26,9	14,7	7,4	20,6
Тихоокеанские воды Курильских остров	18,5	21,9	9,5	15,7	17,1

ли, в том числе рыб, два первых места занимают Прикурильский и Восточнокамчатский океанические районы. Берингово и Охотское моря по этому показателю занимают соответственно третье и четвертое места, а Японское море — пятое. По-видимому, нельзя напрямую данное ранжирование связывать с концентрациями биогенов в рассматриваемых районах. Но факты остаются фактами и они давно известны: из рассматриваемых районов наиболее значительными запасами питательных веществ для первичной продукции отличаются океанские воды, омывающие Курильские острова и Камчатку. Затем следует назвать Берингово море, которое благодаря широкому водообмену с океаном иногда называют его заливом. Охотское море более изолировано от океана, но благодаря глубоким проливам, а также мощным апвеллингам (Ионо-Кашеваровскому, Ямскому, Прикурильским и др.), острого дефицита биогенов в зоне фотосинтеза здесь, по-видимому, не бывает или бывает не часто. Японское море из-за мелководности не имеет прямой связи с глубинными океанскими водами. Пониженный уровень биогенов в этом море общеизвестен, при этом давно.

Действительно, помимо гидрохимических факторов на биопродуктивность вод (в том числе продуцирование первичной продукции) оказывают условия (биотические и абиотические) размножения и динамика вод, во многом зависящая от рельефа дна водоемов. Как было показано выше, во всех районах, кроме северной части Охотского моря, наиболее плотные концентрации макрофауны бентали тяготеют к переходной вертикальной зоне между шельфом и большими глубинами, т.е. к верхней части материкового или островного склонов. Чаще всего это районы с не очень широким шельфом, крутым и сложным свалом глубин. На эти закономерности было обращено внимание еще в середине прошлого столетия, а позднее нашло подтверждение на примере многих животных (Гершанович, 1966; Моисеев, 1969; Шунтов, 1972; Новиков, 1974; Гершанович и др., 1990; Сапожников, 1995; Springer et

al., 1996). При этом было показано, что влияние рельефа на количественное распределение планктона, нектона и нектобентоса в зоне свала глубин (в том числе в нижней половине шельфа) опосредуется через особенности вертикальной и горизонтальной циркуляции вод. В местах с хорошо выраженным изломом дна и крутыми склонами (тем более с каньонами) возрастает интенсивность вертикального перемешивания вод, в результате чего происходит обогащение зоны фотосинтеза биогенными элементами не только над свалом глубин, но также над внешней частью шельфа и сопредельными глубоководными акваториями. Кроме того, в таких районах в системе местных круговоротов и локальных фронтов происходит накопление фито- и зоопланктона — основных компонентов первых трофических уровней.

Однако описанная выше картина количественного распределения макрофауны бентали в разных районах и на разных глубинах не является универсальной для всех групп животных. Сходное ранжирование районов по плотности концентраций всей макрофауны и рыб во многом определяется тем, что на долю рыб в траловых уловах приходится больше половины, а кроме того, оттер-тралы именно для рыб являются более эффективным орудием лова.

Итак, по плотности концентраций всей макрофауны и рыб в бентали рассматриваемые районы ранжируются в следующем порядке: прикурильские воды → прикамчатские воды → Берингово море → Охотское море → Японское море. Без рыб эти районы выстраиваются по-другому: Берингово море → прикурильские воды → Охотское море → Японское море → прикамчатские воды (без медуз). При этом по плотности населения беспозвоночных мало отличаются Берингово море и прикурильские воды (10,9 и 10,0 т/км<sup>2</sup>), а также Охотское, Японское моря и восточнокамчатские воды (6,6; 5,8; 5,1 т/км<sup>2</sup>). Очевидно, что виды и группы гидробионтов специфичны в своих требованиях к разным факторам среды, в том числе к характеристикам водных масс, глубинам

и грунтам. У головоногих (в данном случае это в основном кальмары), например, очевидно тяготение к глубоководным районам. Наиболее заселенными этой группой оказались прикурильские и восточнокамчатские воды, а также Японское море (9,0; 3,0; 1,5 т/км<sup>2</sup>). В Беринговом и Охотском морях плотность их концентраций на порядок ниже (0,3 и 0,2 т/км<sup>2</sup>). По плотности концентраций морских ежей выделяются (в основном за счет шельфа) Восточнокамчатский район и Берингово море (2,0 и 1,2 т/км<sup>2</sup>), голотурий — Охотское и Японское моря (0,5 и 0,3 т/км<sup>2</sup>), брюхоногих — Берингово и Охотское моря (по 0,11 т/км<sup>2</sup>), двустворчатых — Охотское, Японское моря и восточнокамчатские воды (0,3; 0,18; 0,13 т/км<sup>2</sup>), крабов и крабидов — Берингово и Японское моря, восточнокамчатские воды и Охотское море (0,7; 0,6; 0,6; 0,5 т/км<sup>2</sup>).

Углубляться в данную тему в настоящей статье нецелесообразно. Как уже замечено выше, рыбные оттер-тралы не являются лучшим орудием лова для многих гидробионтов. Кроме того, недостаточно облавливаются животные на сложных, в том числе задевистых, грунтах. Часть таких районов и участков вообще недоступны для донных тралений.

Напомним, что обилие бентоса и его состав во многом и даже прежде всего зависят от грунтов, динамики придонных вод, режима осадконакопления, а также количества у дна органической взвеси. Под влиянием этих факторов формируются так называемые трофические зоны (Савилов, 1961; Нейман, 1965, 1988; Кузнецов, 1980). В этом кон-

тексте можно уверенно предполагать, что на участках, не доступных для донных тралений, должна быть более значительной доля фильтраторов-обрастателей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ количественного распределения плотности концентраций макрофауны в пелагиали и бентали в дальневосточных водах не во всех случаях обнаруживает сходную картину (табл. 6).

В пелагиали районы выстраиваются в «привычном» порядке, т.е. в соответствии с представлениями о масштабах био- и рыбопродуктивности их вод. В бентали этот порядок «нарушают» в первую очередь главный российский рыбопромысловый бассейн — Охотское море, а также Восточнокамчатский район. Последний оказывается на втором месте, что соответствует благоприятному для развития биоты рельефу: неширокий шельф — крутой, а также сложный свал глубин. Предпоследнее место Охотского моря связано с обширными и пологими шельфом и свалом глубин. Но, как показано выше, в нем за счет большой площади формируется наиболее значительная общая биомасса донной макрофауны.

В базе данных о донной макрофауне бентали учтены все животные, которые присутствовали в уловах донных тралений, в том числе массовые пелагические. Как это может сказаться на общих биомассах и плотности концентраций, выше было показано на примере медуз в Восточнокамчатском рай-

**Таблица 6.** Ранжирование районов дальневосточных вод по плотности концентраций макрофауны (т/км<sup>2</sup>) в пелагиали и бентали

Пелагиаль	Бенталь
Прикурильские воды (24,0)	Прикурильские воды (27,1)
Охотское море (21,0)	Восточнокамчатские воды (25,7)
Берингово море (16,0)	Берингово море (24,5)
Восточнокамчатские воды (14,0)	Охотское море (16,5)
Японское море (9,0)	Японское море (11,7)

оне. Кроме медуз значительная доля в уловах также приходится на минтая, сельдь *Clupea pallasii*, мойву *Mallotus villosus*, корюшек *Osmerus mordax dentex* и др., некоторых кальмаров, мезопелагических рыб и других видов. Все они являются не случайным, хотя и временным, компонентом донных сообществ, поэтому при сопоставлении количественных показателей их нельзя не учитывать. Без пелагических видов рыб и кальмаров сопоставление разных дальневосточных районов нами уже рассматривалось ранее (Шунтов, Волвенко, 2015). Как видно из табл. 7, цифры плотности концентраций рыб и кальмаров в бентали без пелагических видов заметно ниже.

В то же время видно, что в бентали три первых места в том же порядке сохранили те же районы, т.е. при учете пелагических видов и без них. Изменилось только положение Японского и Охотского морей. Охотское море оказалось на последнем месте. Связано это с тем, что в рассматриваемый более чем 30-летний период минтай именно в Охотском море чаще, чем в других районах, имел очень высокую численность. Соответственно и в бентали за счет него доля пелагических видов была выше. Съемки по учету численности и биомассы макрофауны дальневосточ-

ных вод охватывали акваторию до 6 млн км<sup>2</sup>, в пределах которой площадь дна до 2 км занимает только третью часть. Данное обстоятельство почти пропорционально отразилось и на биомассе, и на плотности концентраций рыб и кальмаров пелагических и донных биотопах. То есть при ранжировании районов по плотности концентраций сохранился порядок, определяемый по пелагической макрофауне (табл. 7; колонки 1, 4).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богоров В.Г. Биологическая продуктивность океана и особенности ее географического распределения // *Вопр. географии*. 1970. № 84. С. 80–102.
- Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.
- Волвенко И.В. Сравнительный статус дальневосточных морей и северо-западной Пацифики по совокупности интегральных характеристик макрофауны пелагиали // *Изв. ТИНРО*. 2009. Т. 159. С. 35–42.
- Волвенко И.В. Новая база данных траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1977–2010 гг. // Там же. 2014а. Т. 177. С. 3–24.

**Таблица 7.** Ранжирование районов дальневосточных вод по плотности концентрации рыб и кальмаров (т/км<sup>2</sup>) в пелагиали и бентали (Шунтов, Волвенко, 2015 с дополнениями)

Пелагиаль	Бенталь		Пелагиаль и бенталь
	с пелагическими видами	без них	
Прикурильские воды (24,0)	Прикурильские воды (26,5)	Прикурильские воды (19,7)	Прикурильские воды (25,8)
Охотское море (21,0)	Восточнокамчатские воды (23,6)	Восточнокамчатские воды (9,1)	Охотское море (25,0)
Берингово море (16,0)	Берингово море (13,9)	Берингово море (6,2)	Берингово море (19,0)
Восточнокамчатские воды (14,0)	Охотское море (10,1)	Японское море (4,7)	Восточнокамчатские воды (15,1)
Японское море (9,0)	Японское море (7,4)	Охотское море (4,5)	Японское море (14,5)

- Волвенко И. В.* Сравнение дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по интегральным характеристикам траловой макрофауны пелагиали и дна // Там же. 2014б. Т. 178. С. 58–67.
- Волвенко И. В., Кулик В. В.* Обновленная и дополненная база данных пелагических траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1979–2009 гг. // Там же. 2011. Т. 164. С. 3–26.
- Гершанович Д. Е.* О принципах классификации шельфовой зоны // Тр. ВНИРО. 1966. Т. 60. С. 79–87.
- Гершанович Д. Е., Елизаров А. А., Сапожников В. В.* Биопродуктивность океана. М.: Агропромиздат, 1990. 237 с.
- Дулепова Е. П.* Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. 273 с.
- Зенкевич Л. А.* Биологическая структура океана // Зоол. журн. 1948. Т. 27. № 2. С. 113–124.
- Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.
- Кузнецов А. П.* Экология донных сообществ Мирового океана. М.: Наука, 1980. 244 с.
- Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-центр, 2012а. 479 с.
- Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-центр, 2012б. 800 с.
- Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-центр, 2012в. 616 с.
- Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014а. 307 с.
- Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014б. 803 с.
- Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014в. 1052 с.
- Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014г. 554 с.
- Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010 /Под ред. Шунтова В. П., Бочарова Л. Н. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014д. 748 с.
- Моисеев П. А.* Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Пищ. пром-сть, 1969. 338 с.
- Моисеев П. А.* Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Агропромиздат, 1989. 368 с.
- Нейман А. А.* Некоторые закономерности количественного распределения бентоса на шельфах Северной Пацифики // Тр. ВНИРО. 1965. Т. 57. С. 447–451.
- Нейман А. А.* Количественное распределение и трофическая структура бентоса шельфов Мирового океана. М.: ВНИРО, 1988. 101 с.
- Новиков Н. П.* Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 308 с.
- Савилов А. И.* Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. 1961. Т. 46. С. 3–84.
- Сапожников В. В.* Мезомасштабные антициклонические вихри над материковым

склоном и их влияние на формирование гидрохимической структуры Берингова моря // Комплексные исследования экосистем Берингова моря. М.: ВНИРО, 1995. С. 149–155.

Шунтов В. П. Морские птицы и биологическая структура океана. Владивосток: Дальневост. книж. изд-во, 1972. 378 с.

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

Шунтов В. П. Состояние биоты и биоресурсов морских макроэкосистем дальневосточной экономической зоны России // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2009. С. 242–251.

Шунтов В. П. Опыт тотальной количественной оценки ихтиоценозов дальневосточных российских вод // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-центр, 2012. С. 84–90.

Шунтов В. П., Волвенко И. В. Генерализованные оценки состава, количественного распределения и биомассы макрофауны бентали на шельфе и свале глубин в дальневосточных российских водах // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 3–24.

Шунтов В. П., Темных О. С. Со-

временные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-центр, 2011а. С. 49–64.

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

Beamish R. J., Leask K. D., Ivanov O. A. et al. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres // Progr. Oceanogr. 1999. V. 43. № 2–4. С. 399–442.

Gjisaeter J., Kawaguchi K. A review of the world resources of mesopelagic fish. Food and agricultural organization of the United Nations // Fish. Tech. Paper. 1980. № 193. P. 1–151.

Springer A. M., McRoy C. P., Flint M. V. The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production // Fish. Oceanogr. 1996. V. 5. № 3/4. P. 205–223.

Volvenko I. V. General patterns of spatial distribution of the integral characteristics of benthic macrofauna of the northwestern Pacific and biological structure of ocean // Open J. Ecol. 2014. V. 4. № 4. P. 196–213.

## COMPARATIVE ANALYSIS OF THE ABUNDANCE OF BENTIC AND PELAGIC MACROFAUNA IN THE FAR EAST SEAS AND ADJACENT WATERS OF THE PACIFIC OCEAN

© 2016 y. V. P. Shuntov, I. V. Volvenko

*Pacific Research Fisheries Center, Vladivostok, 690091*

Based on long-term data (1977–2010), which were collected in complex expeditions of TINRO and generalized in databases, the various marine and oceanic areas of the Far Eastern Russian waters are ranked according to the biomass and density of macrofauna concentration in total as well as according to the biomass and density of fish and squid. Average long-term nekton biomass (mln t) and the density of nekton concentrations (t/km<sup>2</sup>) in the layer 0–1000 m were evaluated respectively as: in the ocean waters of the Kuril Islands – 27.0 and 24.0, in the Okhotsk Sea – 32.0 and 210, in the Bering Sea – 11.2 and 16.0, in the ocean

waters of Kamchatka — 7,2 and 14.0, in the Sea of Japan — 3.7 and 9.0. In the benthic (to a depth of 2000 m), these figures were estimated respectively as: in the ocean waters of the Kuril Islands, — 2.78 and 27.1, in the ocean waters of Kamchatka — 3.74 and 25.7, in the Bering Sea — 8.19 and 24, 5, in the Sea of Okhotsk — 22.54 and 16.5, in the Sea of Japan — 1.38 and 11.7. Fishes and squids dominated in the pelagic macrofauna. In the benthic macrofauna weight share (%) of fish and squid, respectively, were as follows: in the Bering Sea — 55.4 and 1.5%, in the Okhotsk Sea — 60.1 and 1.3%, in the Sea of Japan — 52.4 and 14, 2% in the ocean waters of Kamchatka — 32.0 and 4.3% in the ocean waters of the Kuril Islands — 63.0 and 33.1%. The influence of bottom topography, water circulation and hydro-chemical characteristics on the quantitative distribution of macrofauna are discussed.

*Keywords:* Far wates, pelagic macrofauna, bentic macrofauna, bottom topography, fishes, invertebrates, biomass, density concentrations.