

К ВОПРОСУ О ПЕРЕСТРОЙКАХ В ДОННЫХ И ПРИДОННЫХ ИХТИОЦЕНАХ РОССИЙСКИХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРОМЫСЛОВОГО ПРЕССА

© 2020 г. В. П. Шунтов, И. В. Волвенко

Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), г. Владивосток, 690091
E-mail: oknevllov@gmail.com

Поступила в редакцию 10.11.2020 г.

С экосистемных позиций рассматривается влияние различных факторов на флуктуации биомассы и смену видов-доминантов у демерсальных рыб в трех климатических зонах. В каждой из них на шельфе за последние 40-лет возросла плотность ихтиоцены (Анадырско-Наваринский район — с 13,7 до 35,5, Западнокамчатский — с 45,2 до 79,0, зал. Петра Великого — с 12,1 до 13,4 т/км²). Критикуются устаревшие, но до сих пор бытующие упрощенные представления о причинах и сценариях происходящих там биоценологических перестроек. В частности, о наличии жесткой пищевой конкуренции между массовыми обитателями бентали, а также о том, что при перепромысле ценных рыб, их экологические ниши занимают ранее малочисленные «сорные» виды прилова, и это необратимо снижает полезную рыбопродуктивность морских акваторий.

Ключевые слова: Берингово море; влияние промысла; водные биоресурсы; демерсальные рыбы; многолетняя динамика обилия; Охотское море; перестройки в ихтиоцены; пищевая конкуренция; смена доминантов; экологическая ниша; Японское море

ВВЕДЕНИЕ

Тема настоящей статьи приобрела актуальность в 1930-х гг. с началом тралового промысла камбал в зал. Петра Великого Японского моря (Моисеев, 1946, 1953), где преимущественно облавливались зимние скопления желтопёрой камбалы *Limanda aspera* на границе шельфа и свала глубин южнее о. Аскольд. Затем со снижением численности этого вида промысел сместился на теплое время года и меньшие глубины, на первое место по вылову вышла желтополобая *Pseudopleuronectes herzensteini*, за ней остроголовая *Cleisthenes herzensteini* камбала, а в 1940-е гг. в уловах стало преобладать несколько глубоководных видов (Моисеев, 1946; Фадеев, 1971а). В 1968–1974 гг. в связи с общим уменьшением запасов всех камбал в заливе их промысел был прекращен, а после запрета объем их ежегодного вылова

лимитировался 2,5–3,0 тыс. т. Считается, что в результате этого запасы камбал вновь увеличились, и в 1981–1986 гг. желтопёрая камбала вернула свои лидирующие позиции в камбальном населении (Минева, 1967; Иванкова, 1988).

Предполагаемую «конвейерную» замену в составе камбал многие ученые, начиная с П. А. Моисеева (1946, 1953), связывали с перераспределением освободившихся экологических ниш тех видов, численность которых сокращал промысел, между остальными. На это якобы указывали короткие промежутки времени (меньше продолжительности жизни одного поколения рыб), в течение которых происходила смена доминирующих видов. При этом никого не смущали эколого-морфологические особенности разных камбал, влияющие на их трофический статус, а, следовательно, и различия экологических ниш, если таковые существуют.

С конца 1970-х гг., когда в ТИНРО начались экосистемные исследования биологических ресурсов на значительной части российской экономической зоны с почти полной видовой идентификацией уловов (Шунтов, 1985; Благодёров, Колесова, 1985; Гаврилов и др., 1988; Борец, 1990; Шунтов и др., 1990; Вдовин и др., 2004), представления о составе донных и придонных ихтиоценов и о динамике численности доминирующих в них видов рыб принципиально изменились. Ранее об этом судили только по уловам промысловых судов или рыбе, сданной на рыбокомбинаты. В частности, было отмечено (Гаврилов и др., 1988), что по данным тотального учета в «камбальном» населении, желтопёрая камбала, будто бы вернувшая свои лидирующие позиции, в разных съёмках находилась на 2–7-м местах, составляя лишь 6,0–15,3% биомассы всех камбал. По официальной же промысловой статистике на ее долю приходилось 21,8–48,8%. Доля остроголовой камбалы при съёмках составляла 12,4–12,9, а по статистике — 3,5–3,9%, длиннорылой *Limanda punctatissima* — соответственно 14,4–20,0 и 3,8–5,3%. Проанализировав эти и другие результаты учетных съёмок, Л.А. Борец (1997) заключил, что «... существующая в течение многих лет практика регулирования промысла камбал зал. Петра Великого, в основу которой закладывались данные промысловой статистики, не имела под собой серьезной информационной и соответственно научной основы» (см. с. 131).

Тем не менее изначальные идеи о заполнении освободившихся экологических ниш камбал с зал. Петра Великого были перенесены на другие районы Японского, Охотского и Берингова морей (Тихонов, 1966; Полотов, 1967; Ковтун, 1968; Фадеев, 1971 а, б). При этом в качестве «заполнителей» стали фигурировать еще и так называемые виды прилова — различные непромысловые бычки, лисички, бельдюговые, липаровые и др. Н.С. Фадеев (1971 б) даже решил, что чрезмерный промысел камбал привел к коренному изменению видового состава всей донной ихтиофауны дальневосточных морей, проявившемуся в замене камбал вышеперечисленными

рыбами прилова. В дальнейшем аналогичный подход распространился и на интерпретацию перестроек пелагических сообществ, которые мы не рассматриваем в данной статье.

Что же касается донных биоресурсов, то в настоящее время при их мониторинге большое внимание уделяется формированию урожайности поколений, выявлению лимитирующих факторов, функционированию трофических сетей, потокам вещества и энергии. Однако до сих, как и ранее, встречаются упрощенные толкования биоценотических перестроек. Так, например, Н.С. Фадеев (2005) уже в текущем столетии еще раз повторил версию о занятии экологической ниши желтопёрой камбалы другими видами камбал после сокращения ее запасов. Показательными в этом плане являются и наблюдения ВНИРО на японских промысловых судах в 1990-е гг. на шельфе западной Камчатки (Кузнецов, Кузнецова, 2002), по которым был сделан вывод о катастрофическом снижении количества главного промыслового вида этого района — минтая *Theragra chalcogramma*, а, следовательно, и освобождении его обширной экологической ниши. Как раз в это время дала кратковременную вспышку численности полупелагическая сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis*, которая даже стала для ведущих лов минтая промысловиков головной болью. Одновременно в связи с похолоданием стало больше других рыб, в том числе других видов камбал, тресковых, а также бычков и керчаков. По аналогии с исследованиями пресных водоемов 1940–1950-х гг. эти рыбы прилова, якобы занявшие нишу минтая, были квалифицированы как «сорные», снижающие полезную рыбопродуктивность западнокамчатского шельфа¹.

¹ Как будет показано ниже, что-либо похожее на катастрофу в динамике численности минтая в водах западной Камчатки не произошло. На высоком и среднем уровнях находится там и обилие ряда так называемых малоценных видов рыб. Сама же тема прилова должна рассматриваться с позиций многовидового рыболовства. Одним из путей его реализации является внедрение сблокированных квот.

Не принимая таких упрощенных трактовок механизмов перестроек сообществ (и входящих в них донных и придонных ихтиоценов) под влиянием промысла и давая им альтернативные объяснения, мы не утверждаем, что в этой теме не осталось вопросов. Однако сейчас, когда, по крайней мере в дальневосточных российских водах, накоплены 40-летние ряды учетных съемок, возможностей для понимания биоценологических перестроек стало больше. Тем более, что все они сопровождались сборами большого объема данных по питанию не только массовых, но и многих обычных видов nektonbentosа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В соответствии с программой экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных российских морей (Комплексная..., 2012) регулярным мониторингом охвачены воды от Берингова пролива на севере до зал. Петра Великого на юге. С 1977 по 2018 гг. на шельфе и свале глубин (до 2000 м) здесь в общей сложности выполнено более 40 тыс. донных тралений, но по многим районам, глубинам и временным периодам данных для анализа динамики обилия рыб собрано недостаточно (Volvenko, 2014). Это связано с обширностью акватории, неравномерностью и нерегулярностью ее обследования из-за сокращения финансирования морских экспедиционных работ, недоступностью для тралений мест со сложными грунтами или ледовым покровом в холодное время года, а также пространственной и временной изменчивостью в распределении рыб.

Как следствие в некоторых районах (даже тех, где учетные съемки делаются почти ежегодно, иногда с небольшими перерывами) многочисленны случаи, когда в смежные 2–3 года оценки обилия и промысловых, и непромысловых видов с многовозрастной структурой отличаются в несколько раз. Такие ситуации возможны только на транзитных участках, через которые проходят массовые миграции. В остальных районах, где

обитают стационарные локальные популяции, образующие единицы промысловых запасов, кратные различия в общей численности нескольких поколений (промыслового запаса и пополнения) не реальны. Это — артефакты, указывающие на нехватку первичных данных.

Для наглядности приведем несколько примеров. Так, летом при стандартной съемке в северо-западной части Берингова моря учитывалось липаровых в 1999 г. 1,1 тыс. т, в 2001 г. — 32,1 тыс. т, в 2002 г. — 6,7 тыс. т, бельдюговых в эти годы соответственно — 5,5, 30,5 и 26,9 тыс. т, а всех рыб в донных ихтиоценох — 159,2, 361,7 и 306,1 тыс. т (Глебов и др., 2003). Такую же кратность в данном районе по численности и биомассе щитоносного ската *Bathyraja parmifera*, трески *Gadus macrocephalus*, северной двухлинейной *Lepidopsetta polyxystra*, желтоперой и желтобрюхой *Pleuronectes quadrituberculatus* камбал показали учетные съемки в смежные в 2010–2017 гг. (Савин, 2018).

Более обширные сведения о динамике донных и придонных ихтиоценов накоплены по западнокамчатскому шельфу, одному из наиболее рыбопродуктивных районов дальневосточных вод России (Борец, 1997; Ильинский, Четвергов, 2001; Савин и др., 2011; Горбатенко, Савин, 2012). В перечисленных и других публикациях на рассматриваемую тему неизменно говорится не только о многолетних тенденциях в численности и соотношении видов рыб, но и о кратных различиях в смежные годы. Особенно этим грешат результаты учетов КамчатНИРО (Терентьев и др., 2013; Матвеев, Терентьев, 2016). Например, биомасса желтоперой камбалы в 2011 г. была оценена в 199,4, в 2012 г. — 73,1 тыс. т; двухлинейной в 2007 г. — 14,2, в 2008 г. — 136,6 тыс. т; наваги *Eleginus gracilis* в 2005 г. — 77,7, в 2007 г. — 177,1 тыс. т; минтая в 2011 г. — 285,7, в 2012 г. — 2590,1 тыс. т; стихеев *Stichaeidae* gen. spp. в 2010 г. — 2,5, в 2011 г. — 68,8 тыс. т; получешуйных бычков *Hemilepidotus* spp. в 2011 г. — 33,4, в 2012 г. — 7,3 тыс. т; много-

летняя биомасса рогатковых *Cottidae* gen. spp. изменялась в пределах 31,1–307,4 тыс. т.

В связи с этим возникают вопросы о качестве или дефектах наработанных методик траловых съемок. Точность учетов, конечно, зависит от профессионализма исполнителей (в том числе траловых бригад), оснастки тралов, скорости тралений. А при разборке уловов бывают трудности в идентификации прилова, на долю которого приходится значительная часть видового состава рыб и беспозвоночных. Однако благодаря многолетнему опыту, влияние перечисленных причин на качество съемок, к настоящему времени сведено к минимуму.

На наш взгляд, в большинстве случаев главной причиной низкой точности оценок является недостаточность величины выборки (Волвенко, 1998, 2009). Несомненно, что ситуацию усугубляет агрегированность (мозаичность) в пространственном распределении почти всех видов, ведь результат оценки их обилия зависит от попадания тралений на участки с большими или малыми концентрациями. Казалось бы, эти проблемы могут быть сняты при помощи адекватного увеличения частоты сетки траловых станций, но этот формально легкий путь в настоящее время не может даже обсуждаться из-за крайнего дефицита средств².

С учетом сказанного для анализа данных выбраны три полигона (рис. 1), где в течение длительного времени регулярно выполнялось много траловых съемок, и собраны наибольшие массивы данных. Они расположены в трех климатических зонах: 1) зал. Петра Великого — в южнобореальной; 2) Западно-камчатский район — в умереннобореальной; 3) Анадырский залив, точнее, Анадырско-наваринский район — в северобореальной (по существу, он является «воротами» в Арктику).

² Тем более, что морские экспедиции всегда были и остаются очень дорогими мероприятиями, и сейчас по существу невыполнимой задачей является удержаться хотя бы на прежнем уровне учётных работ.

Кроме того, для минимизации влияния фактора случайности и лучшей сравнимости данных мы ограничились глубинами до 200 м и только летне-осенним периодом, когда большая часть шельфовых рыб ушла со свала глубин. С этой же целью сравнение плотностных показателей проводилось не по годам, а по периодам лет, в пределах которых осреднялись ежегодные данные. Получаемые таким путем средние показатели должны более объективно отражать тенденции увеличения и снижения концентраций рыб.

Расчеты выполнены по ранее описанной (Макрофауна..., 2014 а-в) стандартной методике. Для каждого полигона в таблицы 1–3 включены обобщенные показатели концентраций наиболее многочисленных и обычных (точность видовой идентификации которых не вызывает сомнений) для него видов из камбаловых *Pleuronectidae*, тресковых *Gadidae* и рогатковых, а также суммы всех прочих донных и придонных рыб.

Для всех видов и групп видов каждой таблицы вычислены парные коэффициенты корреляции Пирсона r и соответствующие им r -значения. Первые указывают направление и силу связи, вторые — ее статистическую достоверность. При интерпретации результатов корреляционного анализа (рис. 2) имеется ввиду то, что на общепринятом в биологии доверительном уровне, r достоверно отличается от нуля при $p < 0,050$. Статистически незначимые корреляции в данной статье не обсуждаются.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нахождение выбранных полигонов в различных климатических зонах накладывает некоторый биогеографический отпечаток на состав доминирующих в них видов. В связи с основным контекстом настоящей статьи в первую очередь имеет значение не это, а степень изоляции разных полигонов от смежных вод.

В Анадырском заливе значительная часть биомассы рыб приходится на активно мигрирующих сюда на нагул из восточной

и центральной частей Берингова моря минтая, треску, сельдь *Clupea pallasii*, тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp., возможно сайки *Boreogadus saida* и мойвы *Mallotus villosus*. Существуют в теплое время года и значительно более ограниченные миграции рыб в Анадырско-наваринский район из вод Корякского района. Кроме того, из восточной половины Берингова моря в Наваринский район заносятся икра, личинки и молодь палтусов и других видов рыб.

Существенность дрейфа с течениями из юго-восточной части Берингова моря в северо-западную донных рыб на ранних стадиях онтогенеза особенно наглядно демонстрирует американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias*. В зал. Аляска его

биомасса с 400 тыс. т в 1960 г. к 2015 г. увеличилась до 2 млн. т (Ruzicka et al., 2019). В юго-восточной части Берингова моря в конце 1980-х гг. биомасса этого вида оценивалась около 400 тыс. т, в середине 1990-х гг. — 600 тыс. т, а в 2010 г. — более 1 млн. т (Zador et al., 2011). В северо-западной части Берингова моря (Корякско-анадырский район) на шельфе в 2012 г. было учтено 14,34 тыс. т азиатского стрелозубого палтуса *Atheresthes evermanni* и 21,98 тыс. т американского. Но в 2015 г. азиатского только 7,67 тыс. т, а американского — 6,08 тыс. т (Савин, Глебов, 2016). Однако в этом районе в 2017 г. на глубинах 20–386 м было учтено 40,63 тыс. т американского и только 21,54 тыс. т азиатского стрелозубых палту-

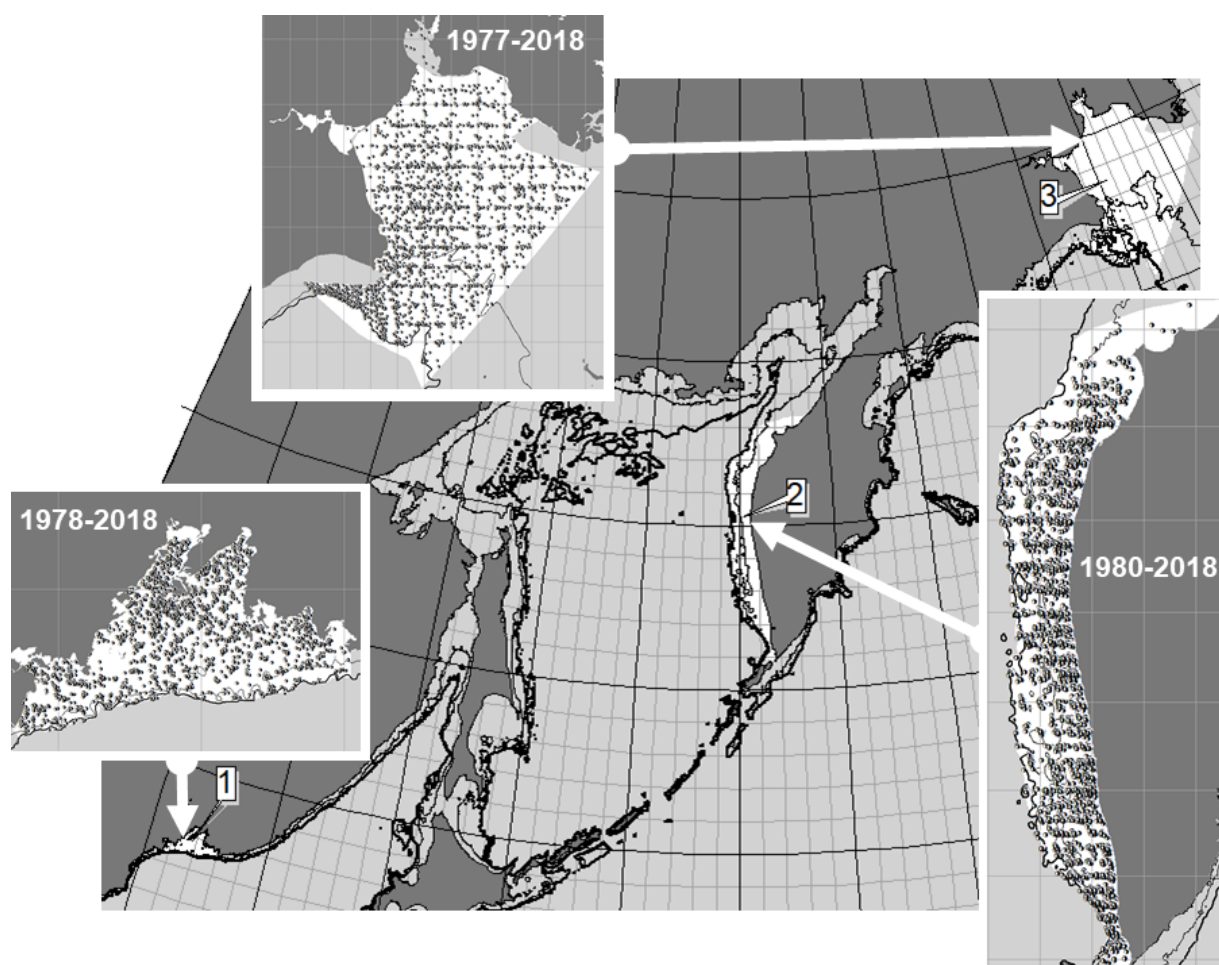


Рис. 1. Расположение трех полигонов (1–3), бенталь которых наиболее тщательно обследована в 1977–2018 гг., а также 3118 донных траловых станций в зал. Петра Великого (1), 5011 — у западного побережья Камчатки (2) и 2649 — в Анадырско-наваринском районе (3).

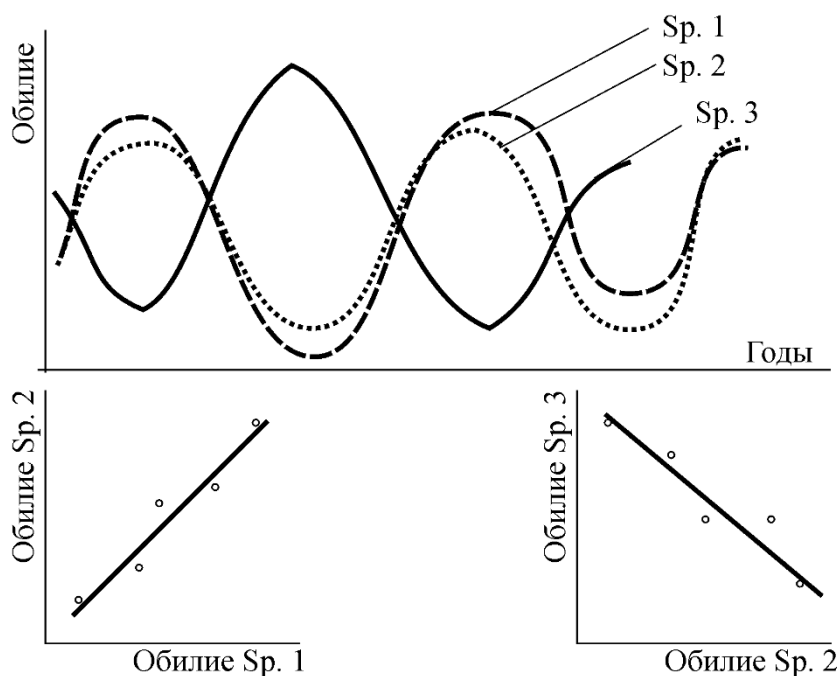


Рис. 2. Колебания обилия трех условных видов (по Волвенко, 2004): Sp.1 и Sp.2 синхронные и однофазные (однаправленные), Sp.3 в противофазе с ними. Пары видов типа Sp.1—Sp.3 и Sp.2—Sp.3 можно считать альтернативными ($r < 0$, $p < 0,05$), а типа Sp.1—Sp.2 — комплементарными ($r > 0$, $p < 0,05$), в остальных ситуациях — независимыми ($r \approx 0$, $p > 0,05$).

сов (Савин, 2018). Оба вида размножаются в северо-западной части Берингова моря. Но опережающий рост численности американского относительно азиатского вида есть основание связывать и с увеличением привноса его ранних стадий присваловым течением с востока моря.

Все это вполне вписывается в особенности экологического фона северной части Берингова моря: благоприятные условия для размножения в более теплой восточной части моря и хорошие условия нагула в холодной северо-западной части Берингова моря благодаря высоким биомассам зоопланктона и бентоса (Шунтов, 2001).

Западнокамчатский шельф со стороны Охотского моря не имеет непреодолимых границ для перемещения рыб. Многочисленный здесь минтай после нереста широко рассеивается в северную и центральную глубоководную части моря. Тем не менее, годовые циклы большинства видов рыб проходят в основном в пределах шельфа и смежного

свала глубин. За эти пределы заметно выходят кроме минтая частично треска, чёрный палтус и сельдь³.

В зал. Петра Великого большая часть видов рыб в заметных количествах не проникает севернее м. Поворотного. Вдоль шельфа и свала глубин мигрирует минтай, который также выходит в глубоководную часть моря. В теплое время года в залив мигрирует много южных видов рыб, но почти все они пелагические⁴.

Таким образом, в донных и придонных биотопах только Анадырского залива значительная доля биомассы принадлежит видам, размножающимся в смежных во-

³ И, конечно, лососи, фактически не имеющие отношения к придонным и донным ихтиоценозам.

⁴ Концентрация дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* на пике волн численности здесь может быть высокой. Однако она, как и другие южные пелагические рыбы, не связана с донными биотопами.

Таблица 1. Плотность концентраций рыб в донных и придонных биотопах на шельфе Анадырского залива и наваринского района летом и осенью в разные периоды лет, т/км²

Вид, группа	1977–1990	1991–1995	1996–2005	2007–2010	2012–2018
<i>Gymnocanthus</i> spp.	0,005	0,006	0,039	0,003	0,029
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0,020	0,004	0,003	0,004	<0,001
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0,055	0,355	0,168	0,048	0,068
<i>Hemilepidotus papilio</i>	0,046	0,008	0,059	0,004	0,032
<i>Myoxocephalus jaok</i>	0,058	0,003	0,062	<0,001	0,001
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0,333	0,193	0,288	0,420	0,464
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	0,027	0,030	0,123	0,021	0,079
<i>Triglops forficatus</i>	0,013	0,003	0,062	0,115	0,044
<i>Hippoglossoides</i> spp.	0,153	0,312	0,575	0,408	0,604
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0,040	0,050	0,339	0,176	0,076
<i>Limanda aspera</i>	0,002	0,002	0,001	0,009	0,010
<i>Limanda proboscidea</i>	<0,001	<0,001	0,002	0,002	0,005
<i>Limanda sakhalinensis</i>	0,003	<0,001	0,012	0,008	0,020
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0,097	0,178	0,442	0,505	0,632
<i>Boreogadus saida</i>	0,031	0,555	0,037	0,460	0,099
<i>Eleginus gracilis</i>	0,002	0,008	0,005	0,004	0,025
<i>Gadus macrocephalus</i>	1,752	3,438	1,640	2,307	5,328
<i>Theragra chalcogramma</i>	10,160	9,499	17,337	9,138	22,049
Всего (18 видов, родов)	12,797	14,644	21,194	13,632	29,565
Прочие виды рыб	0,878	0,765	1,896	2,886	5,903
Все виды рыб	13,675	15,409	23,090	16,518	35,468
Все рыбы без минтая	3,515	5,910	5,753	7,380	13,419
Число тралений	1243	113	657	275	361

Примечание. Площадь полигона 152,2 тыс. км².

дах — центральной и юго-восточной частях Берингова моря. На шельфе западной Камчатки и в зал. Петра Великого основу ихтиомассы дна и придонного слоя воды составляют местные популяции.

Анадырско-наваринский полигон. Большая часть площади этого района отличается суровым гидрологическим режимом с длительным ледовым периодом. В центре его находится холодное пятно придонных вод с отрицательной температурой. В 1930-е

гг. А. П. Андрияшев (1939) южную границу этого пятна назвал Анадырским фаунистическим барьером, который ограничивал распространение на север некоторых бореальных рыб. И в настоящее время доля донных и придонных видов с высокой и повышенной численностью в этом районе значительно меньше, чем в зал. Петра Великого и на шельфе западной Камчатки.

Как видно из данных таблицы 1, абсолютно преобладают на Анадырско-на-

варинском полигоне минтай и треска, значительная часть которых мигрирует сюда на нагул из восточной и центральной частей Берингова моря и в меньшей степени из коряжских и олюторско-карагинских вод. Заметных концентраций здесь достигают также широко распространенные палтусовидные *Hippoglossoides* spp., желтобрюхая камбалы и многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*.

Наиболее заселенными донные и придонные биотопы в рассматриваемом полигоне были во втором десятилетии текущего столетия. Во многом это связано с минтаем. В этот период его численность на востоке Берингова моря находилась на повышенном уровне, который обеспечивали высоко- и среднеурожайные поколения (Берингоморская..., 2020). Часть мелкого, среднеразмерного и крупного минтая совершает нагульные миграции в Анадырско-наваринский район, а крупноразмерного при высокой численности также в глубоководные котловины. Сверхкрупный минтай, подобно треске, ведет в основном придонный образ жизни. По шельфу из восточной части Берингова моря он проникает в западную и северную части. В 2019 и 2020 гг. по неопубликованным данным К. М. Горбатенко и А. Ю. Шейбака заметные его концентрации обнаружены экспедициями ТИНРО в Чукотском море.

Однако и без минтая во втором десятилетии текущего столетия плотность концентраций рыб в Анадырско-наваринском районе была в 1,8–3,8 раза выше, чем в предыдущие годы. И если количество минтая и отчасти трески здесь в первую очередь зависит от численности восточно-берингоморских популяций, то большая часть других видов — от условий местного воспроизводства. С уровня 1980-х — первой половины 1990-х гг. в последующие три периода поступательно увеличилась плотность концентраций многоиглого керчака, палтусовидных и желтобрюхой камбал, трески и минтая. При этом у всех этих видов максимальные значения пришлось на вто-

рое десятилетие текущего столетия. В этом и, по-видимому, в упомянутом выше проникновении сверхкрупного минтая в Чукотское море следует видеть отклик некоторых видов на происходящее потепление в северных широтах.

В то же время даже среди ограниченного числа включенных в таблицу 1 видов преобладают рыбы с низкой плотностью. В таблицу, кроме того, не включены десятки малочисленных и просто редких видов. Часть их может быть холодолюбивыми или видами с ограниченным биотическим потенциалом. Увидеть в представленных рядах данных нечто похожее на конвейерную смену видов с занятием освободившихся экологических ниш не представляется возможным. В частности, при самом значительном снижении биомассы минтая в период 2007–2010 гг., никто не занял его нишу, поскольку:

1) Плотность даже всех вместе взятых рыб без минтая не смогла достичь хотя бы минимальных показателей, характерных для этого вида за все время наблюдений в данном районе, что должно было бы произойти в случае занятия ими освободившейся части ниши.

2) В следующий сразу за этим период 2012–2018 гг. плотность минтая достигла рекордных значений, что не могло бы произойти, будь его ниша занята другими видами.

3) Плотность минтая сильно и статистически достоверно положительно коррелирует с плотностью сахалинской камбалы ($r=0,915$, $p=0,030$) и суммарной плотностью всех 18-ти видов и родов, перечисленных в верхних строках табл. 2 ($r=0,981$, $p<0,003$). То есть изменения их обилия происходили синхронно и однонаправленно, а не альтернативно (противофазно). При этом ни одной достоверной отрицательной связи плотности минтая с плотностью любого другого вида из таблицы 1 не обнаружено, что должно было бы наблюдаться в случае конкурентной замены одного вида другими.

Таблица 2. Плотность концентраций рыб в донных и придонных биотопах на шельфе западной Камчатки летом и осенью в разные периоды лет, т/км²

Вид, группа	1980–1990	1996–2005	2007–2010	2011–2018
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0,306	0,511	0,618	0,954
<i>Gymnocanthus pistiliger</i>	0,394	0,242	0,284	0,299
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0,095	0,082	0,073	0,189
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0,041	0,069	0,129	0,342
<i>Hemilepidotus papilio</i>	0,010	0,047	0,087	0,037
<i>Myoxocephalus jaok</i>	1,308	1,044	0,992	1,211
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	1,619	1,063	1,914	2,750
<i>Hippoglossoides</i> spp.	1,171	1,621	1,922	2,227
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0,209	0,614	1,327	1,332
<i>Limanda aspera</i>	5,694	6,311	3,811	4,753
<i>Limanda proboscidea</i>	0,634	0,937	0,838	0,722
<i>Limanda sakhalinensis</i>	1,348	1,824	2,564	5,481
<i>Platichthus stellatus</i>	0,323	0,797	0,450	0,551
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	1,393	2,439	1,261	1,812
<i>Eleginus gracilis</i>	0,652	2,340	2,966	5,409
<i>Gadus macrocephalus</i>	3,184	2,221	1,799	1,534
<i>Theragra chalcogramma</i>	24,638	24,480	38,860	38,964
Всего (17 видов, родов)	43,019	46,642	59,895	68,567
Прочие виды рыб	2,132	6,108	5,696	10,435
Все виды рыб	45,151	52,750	65,591	79,002
Все рыбы без минтая	20,513	28,270	26,731	40,038
Число тралений	1396	1503	810	1302

Примечание: Площадь полигона 67,6 тыс. км².

Достоверно положительно связаны между собой изменения обилия шлемоносцев *Gymnocanthus* spp. и бородавчатого керчака *Myoxocephalus verrucosus* ($r=0,990$, $p=0,001$), трески и наваги ($r=0,950$, $p=0,013$), а также всех рассмотренных камбал — палтусовидных и желтобрюхой ($r=0,896$, $p=0,040$), сахалинской и желтобрюхой ($r=0,893$, $p=0,041$), хоботной *Limanda proboscidea* и желтобрюхой ($r=0,923$, $p=0,025$), хоботной и сахалинской ($r=0,971$, $p=0,006$). Это значит, что их плотности возрастали и убывали не последовательно (конвейерно), а одновременно и одинаково.

Единственная достоверно отрицательная связь, свидетельствующая о противофазности изменения плотности видов, обнаружена здесь для сайки и бычка-бабочки *Hemilepidotus papilio* ($r=-0,928$, $p=0,023$). Первый из них — арктический циркумполярный, второй — широкобореальный приазиатский вид, наиболее многочисленный в Охотском море (Токранов, Орлов, 2008). Маловероятно, что это виды-конкуренты. Скорее всего их требования к среде обитания противоположны.

В связи с этим напомним, что в течение всего периода экосистемных исследований биоресурсов дальневосточных вод

России изменения в состоянии запасов и воспроизводства рыб в донных и придонных биотопах Анадырско-наваринского района рассматривалось в первую очередь в связи с динамикой естественных климато-океанологических и гидробиологических условий, а также популяционных факторов. Как правило, промысловый пресс в данном районе не превышает рекомендуемые квоты (Борец и др., 2001; Глебов и др., 2003; Шунтов, Свиридов, 2005; Савин, Глебов, 2016; Савин, 2018).

Западнокамчатский полигон.

Западнокамчатский шельф занимает особое место среди других дальневосточных акваторий России. В условиях относительно мягкого климато-океанологического режима здесь достигают высокой численности многие виды рыб и беспозвоночных. По съему рыбопродукции этот район многие десятилетия лидирует на российском Дальнем Востоке.

Отечественный траловый промысел здесь начался в 1929 г. (Борец, 1997) и увеличился после работ большой Тихоокеанской комплексной экспедиции, проведенной на нескольких судах в 1932–1933 гг. Замысел ее состоял в комплексном изучении дальневосточных морей и обнаружении новых значительных запасов рыб для тралового рыболовства. Надежды на это подкреплялись сведениями о результатах экспедиций авторитетного японского профессора Марукавы, который утверждал, что на юго-западном шельфе Камчатки находятся «лучшие в мире тресковые рыболовные участки» (Дерюгин, 2018). Из этого заключения следовало, что треска там имеет как минимум промысловую численность. Но как тогда, так и сейчас, трески в Северной Атлантике на порядок больше, чем в Северной Пацифике. Достаточных для трескового промысла концентраций этого вида Тихоокеанская экспедиция не обнаружила, но как на шельфе западной Камчатки, так и в других районах, были открыты скопления камбал и сопутствующих им рыб.

Российский камбалный промысел на западнокамчатском шельфе развивался постепенно. Масштабы его заметно увели-

чились только в 1950-е гг., и максимальный вылов — 121 тыс. т. — был достигнут в 1959 г. После этого уловы стали снижаться, хотя увеличилась добыча наваги и бычков. К середине 1960-х гг. был сокращен промысел камбал на зимних банках (Тихонов, 1966; Фадеев, 1971 б; Борец, 1997), но в начале 1960-х гг. активизировался японский промысел, который через несколько лет сравнялся с российским⁵. В тот же период окончательно сложились и представления о коренных перестройках в донных ихтиоценозах в связи с перепромыслом камбал (особенно желтоперой), о чем говорилось в начале статьи.

В 1950–1960-е гг. Камчатский филиал ТИНРО проводил учетные съемки в рассматриваемом районе. Однако достаточная их достоверность вызывает сомнение. Особенно неполно учитывались многие виды прилова. Даже промысловый вид — сахалинскую камбалу в те времена принимали за колючую *Acanthopsetta nadeshnyi*, которая в данном районе вообще не встречается. Вообще же об обитании здесь сахалинской камбалы было известно еще в 1950-е гг. по результатам японской экспедиции (Maeda, 1958), но только в начале 1980-х гг. по данным экспедиции ТИНРО эта камбала на западнокамчатском шельфе была признана многочисленной, хотя при этом первое место среди камбал, как и ранее, занимала желтоперая камбала (Благодёров и др., 1982; Благодёров, Колесова, 1985; Борец, 1997).

Накопленную в 1980-е гг. количественную информацию о составе и соотношении обилия донных рыб на западнокамчатском шельфе трудно было сравнивать с данными фрагментарного мониторинга 1950–1970-х гг. Имея это в виду, Л. А. Борец (1997) в своей обобщающей сводке все же вынужден был заключить, что такое соотношение видов в донных ихтиоценозах было и в допромысловый период, и в период мак-

⁵ Он был прекращен после введения в 1976 г. 200-мильной рыболовной зоны.

симальных промысловых нагрузок, и во время последующего восстановления запасов⁶.

К сожалению, в связи с социально-экономическим кризисом мониторинг состояния донных сообществ западнокамчатского шельфа в 1991–1995 гг. был прерван и возобновлен только в 1996 г., но при этом были сохранены методические подходы 1980-х гг. Поэтому три очередных периода с середины 1990-х гг. вполне сравнимы с периодом 1980–1990-х гг. (табл. 2). Первое, на что обращается внимание, это наиболее высокие значения плотности концентраций всех рыб вместе с придонным минтаем (65,60 т/км² и 79,00 т/км²) и без него (26,73 т/км² и 40,04 т/км²) в два последних периода. Такой неуклонный рост ихтиомассы был бы невозможен при недостатке кормовых ресурсов, что опровергает распространенное мнение о наличии здесь жесткой конкуренции за пищу. Интересно, что плотность прочих рыб, т.е. в основном редких и малочисленных (по-видимому, с ослабленным биотическим потенциалом) тоже увеличилась, хоть и незначительно: 2,13–6,11 т/км² — до 2005 г., 5,70–10,44 т/км² — после 2006 г.

В таблицу 2 включены только виды из трех таксономических групп, которые всегда в первую очередь имелись в виду при обсуждении перестроек в донных ихтиоценозах благодаря своей массовости. Это — камбалы, тресковые и рогатковые (бычки и керчаки). Из бычков только у двух видов плотность концентраций плавно увеличивалась в течение всех четырех периодов — у широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* и получешуйника Джордана *Hemilepidotus jordani*. У камбал поступательный рост в течение всех периодов был у палтусовидных, двухлинейной, и особенно у сахалинской. Если не считать полупелагическую сахалинскую в последний период (5,48 т/км²), то среди других

видов камбал на первом месте находится, как и ранее, желтопёрая, хотя относительно двух первых периодов ее стало меньше. Заметен поступательный рост количества наваги при таком же снижении количества трески. Максимальной плотности достиг донный минтай, обилие которого в предстоящие годы может уменьшиться.

На наш взгляд, данные таблицы 2 демонстрируют изменения в донных ихтиоценозах, связанные в первую очередь с динамикой естественных условий (климато-океанологических и биоценологических на разных стадиях онтогенеза). Что-либо похожее на поступательную конвейерную динамику чередования видов, как и в Беринговом море, заметить не представляется возможным.

На это указывает преобладание достоверных положительных корреляций в динамике обилия рассмотренных видов. Сила этих положительных связей весьма велика: у широколобого шлемоносца с получешуйником Джордана ($r=0,965$, $p=0,035$), палтусовидными камбалами ($r=0,967$, $p=0,033$), сахалинской камбалой ($r=0,969$, $p=0,031$) и навагой ($r=0,999$, $p=0,001$); у получешуйника Джордана с сахалинской камбалой ($r>0,999$, $p<0,001$) и навагой ($r=0,956$, $p=0,044$); у палтусовидных камбал с северной двухлинейной ($r=0,953$, $p=0,047$) и навагой ($r=0,969$, $p=0,031$); у северной двухлинейной камбалы с минтаем ($r=0,952$, $p=0,048$); у сахалинской камбалы с навагой ($r=0,960$, $p=0,040$).

Достоверная отрицательная корреляция, свидетельствующая о противоположных тенденциях в динамике обилия, связывает только треску с палтусовидными ($r=-0,982$, $p=0,018$) и северной двухлинейной камбалой ($r=-0,951$, $p=0,049$).

Залив Петра Великого. Как не покажется странным, но в этом южно-бореальном районе в течение большинства рассматриваемых периодов плотность концентраций рыб в донных и придонных биотопах находилась примерно на одном уровне с Анадырско-наваринским районом. В абсолютном большинстве здесь преобладают

⁶ Отрицая необратимые коренные перестройки, он, тем не менее, отмечал наличие изменений численности, в том числе в связи с динамикой естественных условий, особенно заметной у тресковых.

местные рыбы, а в составе мигрантов в зал. Петра Великого — эпипелагические, в том числе южные виды. В целом же из-за пониженной концентрацией биогенов био- и рыбопродуктивность Японского моря ниже, чем Охотского, Берингового морей и СЗТО. Однако зал. Петра Великого представляет в этом смысле некоторое исключение. Многочисленные в нем бухты и заливы второго и третьего порядков создают благоприятные условия для размножения рыб, а реки приносят в шельфовую зону дополнительные запасы биогенов.

Очевидно, однако, что абсолютная биомасса биоресурсов зал. Петра Великого невелика в связи с тем, что его площадь в 19 раз меньше, площади Анадырско-наваринского полигона (8,2 тыс. км² против 152,2 тыс. км²). В такой ситуации биологические ресурсы в целом и конкретные популяции промысловых видов из-за доступности более уязвимы для промышленного и любительского рыболовного пресса.

Во втором десятилетии текущего столетия ОДУ и ВВ рыб приморских вод, частью которых является зал. Петра Великого, находился в пределах 73,70–99,96 тыс. т (Материалы к прогнозу ..., 2020). Часть этих довольно скромных объемов составляют пелагические виды южного происхождения, которые по существу не входят в состав сырьевой базы (это только потенциально промысловые объекты). Вылов же традиционных объектов (камбалы, одноперый терпуг, минтай, навага, бычки и др.) не выходил за пределы 11–26 тыс. т (в среднем 22 тыс. т). В эти скромные цифры включен и вылов в зал. Петра Великого.

Как видно из данных таблицы 3, средняя плотность концентраций рыб в донных и придонных биотопах в заливе в течение 40-летнего периода находилась примерно на одном уровне (12,1–14,5 т/км²). Двукратное ее снижение (7,9 т/км²) пришлось на 1996–2005 гг. Это произошло в первую очередь за счет камбал, особенно японской *Pseudopleuronectes yokohamae* (с 3,15 до 0,67 т/км²). В меньшей степени в свя-

зи с уменьшением количества других видов (в том числе прочих с 4,28 до 2,76 т/км²). Большинство камбал (кроме южной палтусовидной *Hippoglossoides dubius*) остались на низком уровне численности и в первой декаде текущего столетия (2006–2010 гг.). Незначительно увеличилось также количество рогатковых, и кратно увеличилась численность наваги и минтая. На предыдущий уровень «вернулись» и виды из группы прочих (с 2,76 до 4,25 т/км²). Это по-видимому стало началом дальнейшего роста обилия рыб в заливе во втором десятилетии текущего столетия (с 12,41 до 13,43 т/км²). Из камбал это в первую очередь японская, желтополосая и длиннорылая, а из рогатковых — керчак яок *Myoxocephalus jaok*. Уменьшили, но сохранили в это время повышенную численность навага и минтай.

В связи с тем, что зал. Петра Великого является в дальневосточных морях России районом наиболее длительного тралового промышленного рыболовства, изначально изменение в запасах рыб здесь связывали с промысловым прессом. Но, как подчеркнуто выше, в результате многолетнего мониторинга состояния биологических ресурсов, проводимого ТИНРО в водах Приморья, выяснено, что не только промысел и другие виды антропогенного воздействия, являются факторами, определяющими перестройки в сообществах и в состоянии запасов биологических ресурсов. Здесь также наблюдаются флуктуации численности, связанные с естественной динамикой условий воспроизводства минтая, трески, наваги, терпуга и др. видов.

Рассматривая последние 40 лет, важно подчеркнуть, что промысел в заливе был наиболее интенсивным до 1995 г. При этом в общем вылове биоресурсов на долю рыб приходилось 80% и только 20% на беспозвоночных. Со второй половины 1990-х гг. соотношение изменилось в пользу беспозвоночных с аналогичной пропорцией (Калчугин и др., 2015). Нужно заметить, что в заливе любительский и браконьерский пресс на биоресурсы, особенно рыбные, не уступает

официальному промысловому. Это в частности было показано (Ким, 2009) на примере наиболее рыбного Уссурийского залива. Нельзя не отметить и то, что в начале 1990-х гг. в связи с кризисом государственной системы было ослаблено и регулирование рыболовства.

Таким образом, сохранение рыбных ресурсов в целом на относительно высоком уровне в период интенсивного рыболовства (до 1995 г.) как будто говорит о солидном запасе прочности слагающих его основных популяций. С другой стороны, низкий уровень численности камбал в два смежных периода (1996–2005 и особенно 2006–2010 гг.), по-видимому, логично рассматривать как следствие интенсивного промысла в предыдущие два периода, а современное увеличение количества тех же камбал — с ослаблением промыслового пресса после 1995 г. Однако, помимо видов, перечисленных в верхней части таблицы 3, аналогичные тенденции имели и другие рыбы, в том числе непромысловые, объединенные в графе прочие (4,25 и 5,22 т/км²), а также флуктуирующие виды — навага и минтай, имеющие повышенную численность в два последних периода. Среди рогатковых в это же время заметно увеличил численность хищный керчак-як. Но, как и в других районах, в зал. Петра Великого обилие многих видов, как правило немногочисленных, меняется незначительно.

В противофазе колеблются здесь плотности дальневосточного шлемоносца *Gymnocanthus herzensteini* и малорота Стеллера *Glyptocephalus stelleri* ($r = -0,894$, $p = 0,041$), малорота и трески ($r = -0,956$, $p = 0,011$), трески и желтоперой камбалы ($r = -0,975$, $p = 0,005$), наваги и желтополосой камбалы ($r = -0,899$, $p = 0,038$). Вместе с тем, как и на других рассмотренных полигонах, плотности большинства видов меняются в заливе синхронно и однонаправленно, о чем говорят статистически достоверные положительные парные корреляции плотностей: дальневосточного шлемоносца с навагой ($r = 0,935$, $p = 0,020$); получешуй-

ника Гилберта *Hemilepidotus gilberti* с остроголовой ($r = 0,897$, $p = 0,039$), длиннорылой ($r = 0,893$, $p = 0,041$) и японской ($r = 0,909$, $p = 0,033$) камбалами; керчака-яка с многоиглым ($r = 0,983$, $p = 0,003$); остроголовой камбалы с камбалами длиннорылой ($r > 0,999$, $p < 0,001$), полосатой *Liopsetta pinnifasciata* ($r = 0,889$, $p = 0,044$), звездчатой *Platichthys stellatus* ($r = 0,996$, $p < 0,001$), желтополосой ($r = 0,896$, $p = 0,040$) и японской ($r = 0,985$, $p = 0,002$); малорота Стеллера с желтоперой камбалой ($r = 0,971$, $p = 0,006$); южной палтусовидной камбалы с минтаем ($r = 0,984$, $p = 0,002$); длиннорылой камбалы с полосатой ($r = 0,900$, $p = 0,037$), звездчатой *Platichthys stellatus* ($r = 0,998$, $p < 0,001$), желтополосой ($r = 0,890$, $p = 0,043$) и японской ($r = 0,980$, $p = 0,003$) камбалами; полосатой камбалы со звездчатой ($r = 0,918$, $p = 0,028$); звездчатой с желтополосой ($r = 0,888$, $p = 0,044$) и японской ($r = 0,968$, $p = 0,007$); а также желтополосой с японской ($r = 0,928$, $p = 0,023$).

Сходные тенденции межгодовой и многолетней динамики численности рыб из разных экологических, таксономических и промысловых групп свидетельствуют о сходстве их реакций на изменчивость климато-океанологических и экологических условий воспроизводства. Урожайность поколений, как известно, закладывается на икорно-личиночно-мальковом этапах. На всех этих этапах на формирование численности поколений существенный отпечаток накладывают межвидовые отношения, в основном слабо изученные. Показательные данные в этом смысле были получены А. Н. Вдовиным с соавторами (2011). Биомасса хищных рыб в заливе была оценена в 34,4 тыс. т, а потребление ими пищи — в 130,5 тыс. т, в том числе рыб (в основном молоди и мелких видов) — 36,1 тыс. т. Это в несколько раз больше промыслового вылова.

Таким образом, и в зал. Петра Великого в последние десятилетия не промысел определяет основные тенденции динамики запасов и соотношения видов рыб донных и придонных биотопов. При межгодовых

Таблица 3. Плотность концентраций рыб в донных и придонных биотопах на шельфе зал. Петра Великого летом и осенью в разные периоды лет, т/км²

Вид	1978–1990	1991–1995	1996–2005	2006–2010	2011–2018
<i>Enophrys dicereus</i>	0,415	0,310	0,245	0,382	0,307
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0,119	0,112	0,128	0,201	0,123
<i>Gymnocanthus herzensteini</i>	0,052	0,091	0,085	0,173	0,173
<i>Gymnocanthus pistiliger</i>	0,450	0,173	0,102	0,142	0,101
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0,099	0,152	0,028	0,064	0,045
<i>Myoxocephalus brandtii</i>	0,074	0,096	0,118	0,095	0,174
<i>Myoxocephalus jaok</i>	0,689	0,782	0,612	1,099	1,777
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0,048	0,042	0,055	0,146	0,271
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	0,117	0,058	0,085	0,111	0,122
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	0,475	0,759	0,310	0,185	0,243
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	0,522	0,391	0,283	0,176	0,217
<i>Hippoglossoides dubius</i>	0,183	0,098	0,108	0,298	0,183
<i>Limanda aspera</i>	0,336	0,262	0,131	0,096	0,147
<i>Limanda punctatissima</i>	0,612	1,202	0,313	0,059	0,178
<i>Liopsetta pinnifasciata</i>	0,163	0,554	0,203	0,132	0,184
<i>Platichthys stellatus</i>	0,236	0,489	0,144	0,024	0,089
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	0,583	0,636	0,423	0,228	0,411
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	2,129	3,147	0,674	0,128	0,502
<i>Eleginus gracilis</i>	0,497	0,424	0,716	2,461	1,863
<i>Gadus macrocephalus</i>	0,033	0,060	0,123	0,124	0,129
<i>Theragra chalcogramma</i>	1,096	0,396	0,218	1,837	0,978
Всего (21 вид)	8,928	10,234	5,104	8,161	8,217
Прочие виды рыб	3,131	4,283	2,757	4,251	5,217
Все виды рыб	12,059	14,517	7,861	12,412	13,434
Все рыбы без минтая	10,963	14,121	7,643	10,575	12,456
Число тралений	485	449	1073	621	490

Примечание: Площадь полигона 8,2 тыс. км².

и многолетних перестройках в составе ихтиоценов здесь также не просматривается упорядоченная конвейерная замена одних видов на другие. Тем более нельзя утверждать, что таким образом происходит занятие экологических ниш одних видов другими.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав и многолетняя динамика донных и придонных ихтиоценов трех рассмотренных полигонов дальневосточных морей заметно различаются. Это связано не только с интенсивностью, продолжительностью

и характером промыслового использования их рыбных ресурсов, но также с их географическим положением, климатом, гидрологическим режимом и биогеографическими особенностями ихтиофауны. Данные обстоятельства, однако, не учитываются при обосновании квот добычи (ОДУ, ВВ, РВ) и режима рыболовства (моно- или многовидового). Строго говоря, какая-либо уточняющая дифференциация в этом смысле в настоящее время вообще маловероятна в условиях стандартных правил рыболовства. Одним из основных их положений является обоснование конкретных квот на добычу конкретных единиц запасов⁷ в административно выделенных промысловых районах (бывших зонах ответственности региональных Рыбодов). Независимо друг от друга обосновываются изъятие хищника и его жертв. При этом не учитывается ситуация, когда потребление жертв хищниками значительно превышает их промысловый вылов. До сих пор не принимается во внимание и то, что донные обитатели не живут совсем обособленно от пелагических. Пелагические рыбы и некоторые кальмары (например, массовый командорский *Beryteuthis magister*) в светлое время суток опускаются в придонные слои, где неизбежно вступают в трофические отношения с донными рыбами. Можно также добавить, что сверхкрупный минтай вообще тяготеет к придонным слоям. Наконец, на дне в одних и тех же биотопах с рыбами обитают, и функционально объединены с ними, беспозвоночные, входящие в состав «тралового макробентоса» — иглокожие, моллюски, ракообразные и др., а также представители «дночерпательного бентоса» (микро- и мезофауна). Игнорирование этих фактов и в будущем продолжит осложнять внедрение в практику элементов экосистемного управления биоресурсами.

При количественных оценках менее сложных трофических потоков в эпипелагиа-

ли дальневосточных морей и Северной Пацифики уже удастся акцентировать внимание на степени выедания кормовой базы (Шунтов, Темных, 2011; Шунтов, 2016; Найденко, Хоружий, 2017; Naydenko, Khoruzhiy, 2014; Naydenko, Somov, 2019). Именно на основании таких данных представляется возможным делать конкретные выводы о действии фактора плотности, наличии конкуренции за пищу и экологической емкости биотопов⁸. Вместе с тем трофические исследования по донным гидробионтам пока остаются на представлениях прошлого столетия. Одним из основных признаков конкуренции за пищу, как и прежде, рассматривается сходство пищевых спектров. На этих данных делаются выводы и о силе конкуренции.

На таких позициях остался даже В.И. Чучукало (2006), автор крупной сводки, основанной на данных вскрытия многих тысяч желудочно-кишечных трактов нектона и нектобентоса дальневосточных морей. В прошлом на основе подобных взглядов на несколько десятилетий утвердилось представление о конвейерной смене доминантов в донных сообществах рыб после перепромысла очередного вида. В различных вариантах они нередко встречаются и в настоящее время при анализе питания донных рыб. Так, после временного понижения численности массового на западнокамчатском шельфе минтая, по мнению Кузнецовых (Кузнецов, Кузнецова, 2002) освободилась обширная экологическая ниша, которую заняла сахалинская камбала, сильно увеличившая численность, в питании которой важное место занимает зоопланктон.

По мнению Ю.П. Дьякова (2010) на том же западнокамчатском шельфе эта камбала конкурирует за пищу с желтопёрой, а будучи близкими в таксономическом отношении, они, якобы, уже вместе конкурируют за пищу с остальными камбалами. В.В. На-

⁷ Напомним, что они могут быть не только видовыми (минтай, треска, навага), но и групповыми (камбалы, бычки, окуни, скаты).

⁸ Одним из итогов подобных исследований ТИНРО на рубеже 20 и 21-го столетий стал вывод о том, что субарктическая пелагиаль дальневосточных морей и северной Пацифики остается перспективной для пастбищной аквакультуры.

пазаков (2014) в поисках дополнительных объяснений пошел еще дальше. Он полагает, что сахалинская камбала в период созревания переходит на питание планктоном, что приводит к расхождению экологических ниш с желтопёрой камбалой. При этом предполагается, что в этом и состоит основная причина численного доминирования сахалинской камбалы среди камбал западнокамчатского шельфа. В эти «рациональные» комбинации не верится. Тем более, что сахалинская камбала на западнокамчатском шельфе преобладает по биомассе только в отдельные кратковременные периоды. В большинстве же других районов дальневосточных вод в камбальном населении она занимает скромное место.

Аналогичные «приговоры» назначаются и другим, в первую очередь многочисленным видам. Так, «биотическая успешность», т.е. доминирование желтоперой камбалы среди донных рыб объясняется питанием ведущими группами инфаунных и онфаунных беспозвоночных детритной пастбищной цепи (Напазаков, 2015). Но с детритной пастбищной цепью связано и много других видов, в том числе немногочисленных и редких. В.В. Напазаков (2018), а ранее Ю.П. Дьяков (2011), пытались объяснить определенную консервативность желтобрюхой камбалы в выборе кормовых организмов. Наиболее важным в данном случае, по их мнению, оказалась приуроченность этого вида к мягким грунтам. Но и на мягких, и на твердых грунтах на всех широтах обитают и многочисленные, и редкие виды рыб и беспозвоночных животных.

Эти авторы забывают о том, что сходство пищевых предпочтений (пищевых спектров, ниш) само по себе не указывает на наличие конкуренции между видами. По определению (см. напр.: Clements, Shelford, 1939; Crombie, 1947; Birch 1957; Константинов, 1979; Биологический..., 1986) конкуренция — это антагонистические отношения, связанные с борьбой между организмами, видами или популяциями видов за *ограниченный ресурс*, который всем им

требуется в одно время и в одном и том же месте. Возникает она только тогда, *когда ресурса не хватает, когда его требуется больше, чем имеется в наличии*, и только тогда его совместное потребление неблагоприятно отражается на нуждающихся в нем особях, популяциях, видах. Однако ни для одного из рассмотренных полигонов не выявлен недостаток кормовой базы бентоса и нектобентоса, не показано что какие-либо виды рыб голодают или недоедают. Есть даже основания считать (Шунтов, 2000, 2016; Шунтов, Темных, 2011; Горбатенко, 2018; Volvenko, 2019), что пищевые ресурсы дальневосточных морей способны обеспечить потребности большего населения, численность которого не растет из-за действия совсем других лимитирующих факторов.

Кроме того, из приведенных здесь примеров видно, что в цитированных работах (а их список может быть продолжен) разговор идет о питании рыб из траловых уловов, т.е. достигших взрослого или предвзрослого состояния. Поэтому нельзя не напомнить, что уровень численности поколений у рыб, как и других животных, изначально закладывается на ранних этапах онтогенеза (икра, личинки, мальки). Смертность и выживаемость в это время зависят от многих абиотических и биотических факторов, в том числе от кормовой базы, состоящей из микрофитов и микрозоопланктона, простейших и бактерий. При этом следует вспомнить, что на этих стадиях онтогенеза совместно обитают представители нектона, нектобентоса и бентоса. Взаимодействие внутри этого разнообразного микрокосма, главные лимитирующие факторы и сценарии остаются почти не изученными. На этом уровне пищевые отношения должны быть более сложными, чем в традиционно изучаемых нектонных, нектобентосных и бентосных сообществах, трофические потоки которых напоминают паутинные сети. Очевидно, что на таком фоне маловероятны перестройки, затрагивающие пару или несколько видов. Тем более, что все сообщество в целом находится под осново-

полагающим влиянием климато-океанологических условий, влияние которых на флуктуирующие и относительно стабильные виды отличается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: ЛГУ, 1939. 187 с.

Берингоморская минтаевая путина — 2020 (путинный прогноз). Владивосток ТИНРО, 2020. 81 с.

Биологический энциклопедический словарь М.: Советская энциклопедия, 1986. 864 с.

Благодёров А.И., Задорина Л.Г., Колесова Н.Г. Влияние промысла на структуру донных сообществ рыб на западнокамчатском шельфе // Рыбн. хозяйство. 1982. № 4. С. 45–47.

Благодёров А.И., Колесова Н.Г. Изменения в составе уловов донных рыб на шельфе западного побережья Камчатки в условиях интенсивного промысла // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25. Вып. 4. С. 590–596.

Борец Л.А. Современное состояние ресурсов донных рыб на шельфе дальневосточных морей // Биол. ресурсы шельфовых и окраинных море Советского Союза. Л.: Наука, 1990. С. 181–196.

Борец Л.А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. 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. рыболовства. 2001. Т. 2. № 2 (16). С. 242–257.

Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. Основные результаты исследований ихтиофауны морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 168–190.

Вдовин А.Н., Пуцина О.И., Соломатов С.Ф. Возможность корректировки оценок запасов рыб с учетом донных трофологических исследований // Вопр. рыболовства. 2011. Т. 12, № 4 (48). С. 813–821.

Волвенко И.В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 473–500.

Волвенко И.В. Анализ степени альтернативности динамики обилия разных видов при отсутствии непрерывных рядов длительных наблюдений на примере нектона Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 139. С. 78–90.

Волвенко И.В. Обилие макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики: 1. Численность // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 158. С. 3–39.

Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф., Стрельцов М.С. Состав и биомасса донных и придонных рыб экономической зоны СССР Японского моря // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 37–55.

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. рыболовства. 2003. Т. 4. № 4 (16). С. 575–589.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море. Автореф. дис. докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2018. 48 с.

Горбатенко К.М., Савин А.Б. Состав, биомасса и трофические характеристики рыб на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 171. С. 40–61.

Дерюгин К.М. Некоторые результаты научно-промысловых исследований в Охотском море, осуществленных в 1915–1917 гг. под руководством профессора Марукава // Изв. ТИНРО. 1928–2018. Владивосток: ТИНРО-центр, 2018. С. 12–15.

Дьяков Ю.П. О влиянии некоторых биотических и абиотических факторов на численность поколений западнокамчатских камбал // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.- зап. части Тихого океана. 2010. Вып. 17. С. 30–47.

Дьяков Ю.П. Питание дальневосточных камбал (*Pleuronectiformes*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.- зап. части Тихого океана. 2011. Вып. 21. С. 5–72.

Иванкова Э.Г. Современное состояние запасов и перспективы промысла камбал залива Петра Великого // Изменение состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в сев. части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1988. 56–63.

Ильинский Е.Н., Четвергов А.В. Состав и современный статус донного ихтиоценоза западнокамчатского шельфа // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2. № 3 (7). С. 504–517.

Калчугин П.В., Соломатов С.Ф., Кобликов В.Н. Современное состояние рыболовства в подзоне Приморья и его перспективы // Рыбн. хозяйство. 2015. № 2. С. 49–54.

Ким Л.Н. Промысловые рыбы Уссурийского залива (Японское море): состав, биология, современный статус, значение в рыболовстве: Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2009. 23 с.

Ковтун А.А. Состояние запасов и промысел камбал у юго-западного Сахалина // Рыбн. хозяйство. 1968. № 7. С. 7–9.

Комплексная программа рыбохозяйственных исследований на Дальневосточном бассейне в 2012–2016 гг. (Утверждена 22.02.12 Соколовым В.И., согласована с Бандуриным К.В., руководитель Бочаров Л.Н.). Владивосток: ТИНРО-Центр, 2012. 149 с.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1979. 480 с.

Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. Об изменениях в сообществе рыб Охотского

моря на шельфе западной Камчатки // Тр. ВНИРО. 2002. Т. 141. С. 58–65.

Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1977–2010 гг. / Под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014 а. 803 с.

Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1977–2010 гг. / Под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014 б. 1052 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1978–2010 гг. / Под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2014 в. 748 с.

Матвеев А.А., Терентьев Д.А. Промысел, многолетняя динамика биомассы, распределение и размерный состав массовых видов рогатковых Cottidae у западного побережья Камчатки // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. 2016. Вып. 41. С. 17–42.

Материалы к прогнозу общего вылова гидробионтов на 2020 год. Владивосток: ТИНРО, 2020. 180 с.

Минева Т.А. Некоторые изменения в стаде камбал зал. Петра Великого под воздействием промысла // Тр. Дальрыбвтуза. 1967. Вып. 5. С. 143–155.

Моисеев П.А. Некоторые данные о влиянии промысла на состояние стада камбал зал. Петра Великого // Зоол. журн. 1946. Т. 25. Вып. 5. С. 451–458.

Моисеев П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1953. Т. 40. 288 с.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Трофодинамика некоторых сообществ эпипелагиали северо-западной части Тихого океана в летний и зимний периоды // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 188. С. 181–203.

Напазаков В.В. Питание и трофический статус сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* (*Pleuronectidae*) на западно-

- камчатском шельфе // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. № 4. С. 439–445.
- Напазаков В.В. Питание и трофический статус желтопёрой камбалы *Limanda aspera* (Pleuronectidae) // Вопр. ихтиологии. 2015. Т. 55. № 6. С. 682–689.
- Напазаков В.В. Экология питания четырехбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pleuronectidae) В Охотском и Беринговом морях // Вопр. ихтиол. 2018. Т. 58, № 1. С. 67–74.
- Полутов И.А. Запасы камбаловых и донных рыб в водах Камчатки и развитие активного рыболовства // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 57. С. 98–121.
- Савин А.Б. Ресурсы рыб в придонных биотопах шельфа и верхнего края свала глубин северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 192. С. 15–36.
- Савин А.Б., Глебов И.И. Современное состояние запасов демерсальных рыб на шельфе исключительной экономической зоны России северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 187. С. 89–109.
- Савин А.Б., Ильинский Е.Н., Асеева Н.А. Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 166. С. 149–165.
- Терентьев Д.А., Михалютин Е.А., Матвеев А.А. Современное состояние запасов, многолетняя динамика распределения и размерной структуры массовых промысловых видов рыб на шельфе западного побережья Камчатки в летний период // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. 2013. Вып. 30. С. 5–27.
- Тихонов В.И. Запасы камбал западного побережья Камчатки должны быть сохранены // Рыбн. хозяйство. 1966. № 3. С. 6–8.
- Токранов А.М., Орлов А.М. Особенности распределения и экологии бычка-бабочки *Melletes rapilio* Bean, 1880 (Pisces, Cottidae) в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов // Чтения памяти академика О.Г. Кусакина. Выпуск 1. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 240–252.
- Фадеев Н.С. Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток: Дальиздат, 1971 а. 100 с.
- Фадеев Н.С. Изменение состава донной фауны при траловом рыболовстве // Зоол. журн. 1971 б. Т. 50. Вып. 4. С. 532–536.
- Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. 366 с.
- Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. 484 с.
- Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат, 1985. 224 с.
- Шунтов В.П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестник ДВО РАН. 2000. № 1 (89). С. 19–29.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. 580 с.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 2. Владивосток: ТИНРО-центр, 2016. 604 с.
- Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П. Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1990. Т. 111. С. 3–26.
- Шунтов В.П., Свиридов В.В. Экосистемы Берингова моря на рубеже 20 и 21-го веков // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 142. С. 3–29.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: ТИНРО-центр, 2011. 473 с.
- Birch L.C. The meanings of competition // Amer. Naturalist. 1957. V. 91. P. 5–18.

- Clements F.E., Shelford V.E. Bio- Ecology. New York: Wiley and Sons, 1939. 425 p.
- Crombie A.C. Interspecific competition // J. Anim. Ecol. 1947. V. 16. P. 44–73.
- Maeda T. On the trawl fishing ground off the west of the Kamchatka Peninsula // Bull. Fac. Fish. Hokkaido. Univ. 1958. V. 9, N 2. P. 101–119.
- Naydenko S.V., Khoruzhiy A.A. The food supply for nekton in the epipelagic layer of Pacific waters at the Kuril Islands in the summer seasons of 2000s // Rus. J. of Mar. Biol. 2014. V. 40, N 7. P. 502–518.
- Naydenko S.V., Somov A.A. Seasonal trophodynamics of the upper epipelagic nekton community in the western Bering Sea // J. of Ichthyology. 2019. V. 59, N 5. P. 786–804.
- Ruzicka J.J., Kaspersky S., Zador S., Himes-Cornell A. Comparing the roles of Pacific halibut and Arrowtooth flounder within the gulf of Alaska ecosystem and fishing economy // Fish. Oceanogr. 2019. V. 28. P. 576–596.
- Volvenko I.V. The new large database of the Russian bottom trawl surveys in the Far Eastern Seas and the North Pacific Ocean in 1977–2010 // Int. J. of Env. Monitoring and Analysis. 2014. V. 2, N 6. P. 302–312.
- Volvenko I.V. Species dominance in epipelagic zooplankton of the Far Eastern seas and the North Pacific // International Conference «scientific research of the SCO countries: Synergy and integration». Part 3. Beijing: Minzu University of China, Infinity publishing, 2019. P. 80–89.
- Zador S., Aydin K., Cope J. Fine-scale analysis of Arrowtooth flounder *Atheresthes stomias* catch rates reveals spatial trends in abundance // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2019. V. 438. P. 229–239.

ON REARRANGEMENTS IN BOTTOM AND NEAR-BOTTOM FISH COMMUNITIES IN THE RUSSIAN FAR EASTERN SEAS UNDER THE FISHING PRESSURE

© 2020 y. V. P. Shuntov, I. V. Volvenko

Pacific Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, 690091

The influence of various factors on demersal fish biomass fluctuations and the change of dominant species in three climatic zones is considered from an ecosystem point of view. On the shelf in each of them the density of the bottom fish assemblage increased over 40 years (the Anadyr-navarin region — from 13,7 to 35,5, the western Kamchatka region — from 45,2 to 79,0, Peter the Great Bay — from 12,1 to 13,4 ton/km²). Outdated, but still prevailing simplified ideas about the causes and scenarios of biocenotic rearrangements occurring there are criticized. In particular, this is about the presence of severe food competition between the abundant bottom inhabitants, and about another myth that, after overfishing of commercially valuable fishes, their ecological niches occupies previously not numerous species of by-catch, and this irreversibly reduces the useful fish productivity of marine areas.

Key words: aquatic biological resources; Bering Sea; change of dominants species; demersal fish; ecological niche; food competition; impact of fishing; long-term abundance fluctuations; rearrangements in fish assemblages; Sea of Japan; Sea of Okhotsk