

УДК 574.52(265.53)

Ю.И. Зуенко¹, Н.Л. Асеева¹, С.Ю. Глебова¹, Л.М. Гостренко¹,
 А.Ю. Дубинина², Е.П. Дулепова¹, А.О. Золотов¹, С.В. Лобода¹,
 А.В. Лысенко¹, В.И. Матвеев¹, Л.С. Муктепавел¹, Е.Е. Овсянников¹,
 А.Л. Фигуркин¹, Т.А. Шатилина^{1*}

¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
 690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

² Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
 693001, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

СОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЭКОСИСТЕМЕ ОХОТСКОГО МОРЯ (2008–2018 ГГ.)

Кратко рассмотрены изменения основных океанологических, гидрохимических и биологических показателей состояния экосистемы Охотского моря в течение последних десятилетий (2000–2010-е гг.). Показано, что начиная с середины 2000-х гг. в Охотском море установились аномальные океанологические условия, характеризующиеся преобладанием повышенных относительно климатической нормы температур во всех слоях моря и пониженной ледовитости, что сопровождается изменениями циркуляции атмосферы

* Зуенко Юрий Иванович, доктор географических наук, заведующий лабораторией, e-mail: zuenko_yury@hotmail.com; Асеева Надежда Леонидовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: aseeva_n@hotmail.com; Глебова Светлана Юрьевна, кандидат географических наук, старший научный сотрудник, e-mail: svetlana.glebova@tinro-center.ru; Гостренко Любовь Михайловна, инженер, e-mail: lyubov.gostrenko@tinro-center.ru; Дубинина Анна Юрьевна, научный сотрудник, e-mail: dubinina51@yandex.ru; Дулепова Елена Петровна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: elena.dulepova@tinro-center.ru; Золотов Александр Олегович, кандидат биологических наук, заведующий отделом, e-mail: Alk-90@yandex.ru; Лобода Сергей Владимирович, научный сотрудник, e-mail: sergey.loboda@tinro-center.ru; Лысенко Александр Валерьевич, инженер, e-mail: tinro@tinro-center.ru; Матвеев Владимир Иванович, кандидат географических наук, заведующий сектором, e-mail: vladimir.matveev@tinro-center.ru; Муктепавел Лариса Станиславовна, кандидат географических наук, старший научный сотрудник, e-mail: larisa.muktepavel@tinro-center.ru; Овсянников Евгений Евгеньевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: evgeni.ovsyannikov@tinro-center.ru; Фигуркин Александр Леонидович, кандидат географических наук, заведующий сектором, e-mail: aleksander.figurkin@tinro-center.ru; Шатилина Татьяна Александровна, кандидат географических наук, старший научный сотрудник, e-mail: tatyana.shatilina@tinro-center.ru.

Zuenko Yury I., D.Geogr., head of laboratory, e-mail: zuenko_yury@hotmail.com; Glebova Svetlana Yu., Ph.D., senior researcher, e-mail: svetlana.glebova@tinro-center.ru; Gostrenko Lubov M., engineer, e-mail: lyubov.gostrenko@tinro-center.ru; Dubinina Anna Yu., researcher, e-mail: dubinina51@yandex.ru; Dulepova Elena P., D.Biol., head of laboratory, e-mail: elena.dulepova@tinro-center.ru; Zolotov Alexander O., Ph.D., head of department, e-mail: Alk-90@yandex.ru; Loboda Sergey V., researcher, e-mail: sergey.loboda@tinro-center.ru; Lysenko Alexander V., engineer, e-mail: tinro@tinro-center.ru; Matveev Vladimir I., Ph.D., head of section, e-mail: vladimir.matveev@tinro-center.ru; Muktepavel Larisa S., Ph.D., senior researcher, e-mail: larisa.muktepavel@tinro-center.ru; Ovsyannikov Eugene E., Ph.D., head of laboratory, e-mail: evgeni.ovsyannikov@tinro-center.ru; Figurkin Alexander L., Ph.D., head of section, e-mail: aleksander.figurkin@tinro-center.ru; Shatilina Tatiana A., Ph.D., senior researcher, e-mail: tatyana.shatilina@tinro-center.ru.

над морем, ослаблением зимней конвекции и геострофических потоков. Это привело к ослаблению вентиляции промежуточного слоя моря и понижению содержания кислорода в нем, уменьшению обеспеченности весеннего «цветения» биогенными элементами и снижению его интенсивности, уменьшению биомассы зоопланктона, особенно фитофагов, однако не стало причиной возникновения значимых однонаправленных тенденций в изменениях запасов промысловых видов рыб и крабов. Сделан вывод, что современные изменения в макроэкосистеме Охотского моря соответствуют концепции перестройки субполярных экосистем под влиянием потепления климата в направлении уменьшения их продуктивности при увеличении эффективности функционирования.

Ключевые слова: потепление климата, температура воды, конвекция, деоксигенизация, весеннее «цветение», зоопланктон, минтай, сельдь, биологические ресурсы, Охотское море.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-35-61.

Zuenko Yu.I., Aseeva N.L., Glebova S.Yu., Gostrenko L.M., Dubinina A.Yu., Dulepova E.P., Zolotov A.O., Loboda S.V., Lysenko A.V., Matveev V.I., Muktepavel L.S., Ovsyannikov E.E., Figurkin A.L., Shatilina T.A. Recent changes in the Okhotsk Sea ecosystem (2008–2018) // *Izv. TINRO*. — 2019. — Vol. 197. — P. 35–61.

Recent changes of the main oceanographic, chemical, and biological parameters of the Okhotsk Sea ecosystem are considered briefly for the last decades (2000–2010s), mostly on the data obtained in marine expeditions conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) annually. Since the mid-2000s, anomalous oceanographic conditions were formed there with prevailing heightened temperature in all layers of the sea and lowered ice cover caused by changes in the atmosphere circulation with northward shift of cyclones tracks in winter and weakening of winter monsoon. The ice cover was below the normal value every year since 2004. In the warmer winter conditions, producing of the high-density water on the northern shelf decreased from $3.2\text{--}7.8 \cdot 10^3 \text{ km}^3$ in 1998–2002 to $1.2 \cdot 10^3 \text{ km}^3$ on average in 2004–2015, and the water with density $\sigma_\theta > 26.8$ was not formed at all in 2007–2009, 2011, and 2014–2015. As the result, winter convection, including the slope convection, became weaker and shallower and ventilated worse the water column, so dissolved oxygen content decreased in the lower portion of the intermediate layer, usually ventilated by slope convection. For the core of the intermediate layer (isopycnal surface $27.0 \sigma_\theta$), positive trend of temperature is estimated as $+0.04 \dots +0.16 \%$ /decade, by areas, while the trend of dissolved oxygen content is negative: $-0.07 \dots -0.14 \text{ mL/L}$ /decade, by areas. From the other hand, spring phytoplankton bloom became less intensive, presumably because of poorer upward flux of nutrients in conditions of weaker vertical mixing, and zooplankton biomass decreased, particularly for phytophages. However, these changes did not cause significant response in fluctuations of stocks for the main commercial fish and crab species. The largest stock of walleye pollock had cyclic fluctuations driven mostly by intra-population regulations, the stocks of pacific herring were rather stable, and the stocks of deep-water fish species, as flounders and halibuts had a slight tendency to growth, possibly because of better conditions for reproduction. Indeed, the densest aggregations of greenland halibut shifted from the depth of 600–700 m to 500–600 m that may be caused by de-oxygenizing of the lower portion of the intermediate layer. Crabs abundance also had positive dynamics obviously because of the effect of protective measures for red king crab in the 2009–2012, though its biomass continued to grow even after restoring the commercial landings. There is concluded that recent changes in the macroecosystem of the Okhotsk Sea correspond to the conception of the sub-polar ecosystems transformation under climate warming toward decreasing of their productivity and increasing of their functioning efficiency that was proposed earlier for the Japan Sea. Thus, from position of commercial exploitation of marine biological resources, the modern reconstruction of the Okhotsk Sea ecosystem under the climate change impact could be considered as a positive process.

Key words: climate warming, water temperature, winter convection, de-oxygenizing, spring bloom, zooplankton, walleye pollock, pacific herring, marine biological resources, Okhotsk Sea.

Введение

В современный период отмечается экстремальное потепление Охотского моря. В последние годы среднегодовые аномалии температуры во всех слоях моря неизменно положительные, а ледовитость даже в самые холодные зимы лишь приближается к среднемноголетней норме. Естественно ожидать, что столь необычное состояние среды окажет влияние на состояние всей экосистемы Охотского моря, в том числе на его про-

мысловые ресурсы. Но поскольку характер воздействия климатических изменений на конкретные биотические компоненты этой экосистемы пока неизвестен досконально, основываясь только на самом факте потепления, невозможно предположить степень таких изменений и даже их направление. С целью оценки современных изменений на разных уровнях макроэкосистемы Охотского моря в условиях экстремального потепления, представлен обзор результатов наблюдений, выполненных в основном в морских экспедициях ТИНРО, за основными физическими, химическими и биологическими показателями, характеризующими её состояние, в частности за состоянием основных промысловых ресурсов моря.

Материалы и методы

Под «современными изменениями» компонент макроэкосистемы Охотского моря в работе понимаются межгодовые изменения в течение последнего десятилетия (2008–2018 гг.) физических, химических и биологических показателей, характеризующих эти компоненты в масштабе всего моря, осредненных за год или по характерным сезонам. Для некоторых показателей из соображений единства процесса подробно рассмотрены межгодовые изменения за более длинный период, вплоть до начала XXI в. Обзор выполнен в основном на авторских многолетних материалах наблюдений за состоянием биоресурсов моря и среды их обитания, полученных в морских экспедициях, которые ежегодно проводятся ТИНРО (табл. 1). Большая часть данных этих наблюдений публикуется впервые. Кроме того, некоторая сопутствующая информация, прежде всего метеорологическая, получена из мировых баз данных, куда собираются результаты наблюдений в море и на его побережье, а также наблюдений дистанцион-

Таблица 1

Экспедиции в Охотское море, организованные ТИНРО в 2008–2018 гг., по названиям научно-исследовательских судов (в скобках число океанографических станций)

Table 1

Research cruises in the Okhotsk Sea conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in 2008–2018, by names of research vessels (number of oceanographic stations in brackets)

Год	Весна	Лето	Осень	
	Северная часть моря	Шельф Камчатки	Северная часть моря	Южная часть моря
2008	Проф. Кагановский (511)	Проф. Кагановский (196)	Проф. Кагановский (92)	Проф. Кагановский (59)
2009	Проф. Кагановский (578)	Проф. Кизеветтер (252)	ТИНРО (67)	Проф. Кагановский (69)
2010	Проф. Кагановский (561)	Проф. Кизеветтер (352)		Проф. Кагановский (70)
2011	Проф. Кагановский (557)	ТИНРО (217)	ТИНРО (124)	Проф. Кагановский (125)
2012	Проф. Кагановский (532)	ТИНРО (134)	Проф. Кизеветтер (117)	ТИНРО (77)
2013	Проф. Кагановский (477)	Проф. Кагановский (104)		ТИНРО (69)
2014	Проф. Кагановский (482)	ТИНРО (233)		Проф. Кагановский (62)
2015	Проф. Кагановский (477)	Проф. Кизеветтер (245)	Проф. Кагановский (43)	ТИНРО (50)
2016	Проф. Кагановский (328)	ТИНРО (238)		Проф. Кагановский (81)
2017	Проф. Кагановский (449)	ТИНРО (226)		Проф. Кагановский (82)
2018	Проф. Кагановский (328) ТИНРО (171) Дмитрий Песков (94)	ТИНРО (213)		Проф. Леванидов (48) ТИНРО (44)

ными методами. Для сравнения современных показателей с показателями предыдущих десятилетий, помимо ретроспективных данных экспедиций ТИНРО, использована база океанологических данных Левитуса*.

Результаты и их обсуждение

Метеорологические условия

Муссонный климат Охотского моря предопределяет принципиально разный характер атмосферной циркуляции, климата и погоды в теплый и холодный сезоны года. Осенью-зимой метеорологические условия здесь формируются взаимодействием таких центров действия атмосферы, как Алеутская депрессия и Сибирский антициклон, поэтому преобладают северные ветры, основной маршрут циклонов пролегает за пределами моря [Погосян, 1947]. Весной-летом метеоусловия в регионе Охотского моря определяются взаимодействием системы центров высокого атмосферного давления над океаном (Гавайский антициклон и другие, в том числе локальный центр непосредственно над Охотским морем — Охотский антициклон) и полем пониженного давления над континентом, один из центров которого находится в нижнем Приамурье — Дальневосточная депрессия [Ильинский, 1959, 1960]. В этот сезон циклоны выходят непосредственно на Охотское море, но они, как правило, слабы и их число невелико, поэтому они не оказывают существенного влияния на термический режим моря, который обычно сохраняет особенности, сформировавшиеся зимой (рис. 1).

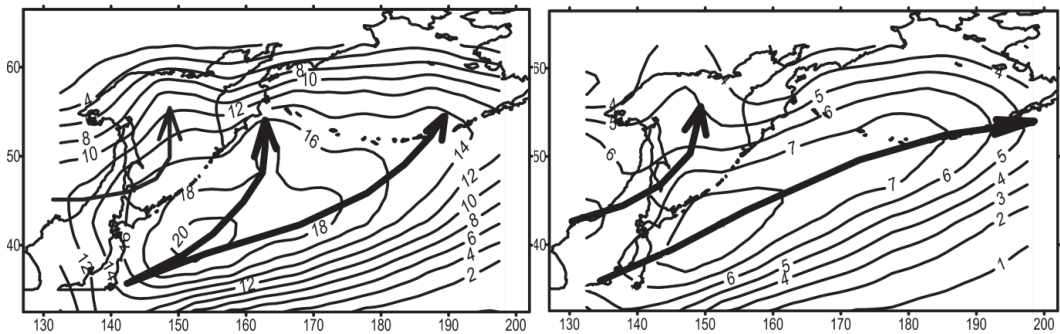


Рис. 1. Среднее за два последних десятилетия число циклонов в октябре-марте (**слева**) и в апреле-сентябре (**справа**), по квадратам $5 \times 5^\circ$. Стрелками показаны траектории циклонов [Глебова, 2018]

Fig. 1. Mean for the last two decades number of cyclones in October-March (**left panel**) and April-September (**right panel**), by $5 \times 5^\circ$ squares. Main paths of cyclones are shown by arrows [from: Глебова, 2018]

В 2000-е гг. в связи со смещением на запад Алеутской депрессии участились выходы зимних циклонов с Тихого океана на Камчатку и северо-восток Охотского моря, несмотря на то что сама депрессия имела тенденцию к ослаблению (рис. 2). При выходе циклонов на акваторию Охотского моря типичные для зимы северные ветры слабели или даже сменялись южными. В последние годы наметилась обратная тенденция активизации Алеутской депрессии, усиления Сибирского антициклона и зимнего муссона. Усиливающийся Сибирский антициклон препятствует проникновению на акваторию моря атлантических циклонов с материка. Тем не менее зимние температуры воздуха над Охотским морем остаются относительно высокими (рис. 3).

В летние сезоны начала 2000-х гг. наблюдалось ослабление Охотского антициклона и углубление Дальневосточной депрессии, а в последние годы антициклон вновь усиливается, что проявляется в изменениях Охотского индекса (рис. 4, 5). Поэтому в 2000-е гг. выходящие на Охотское море летние циклоны усиливались, увеличивались сила и повторяемость южных ветров, а также дрейфовые морские течения северных

* World Ocean Atlas 2013, version 2 / ed. S. Levitus // NOAA Atlas NESDIS. 2013. P. 73–76.

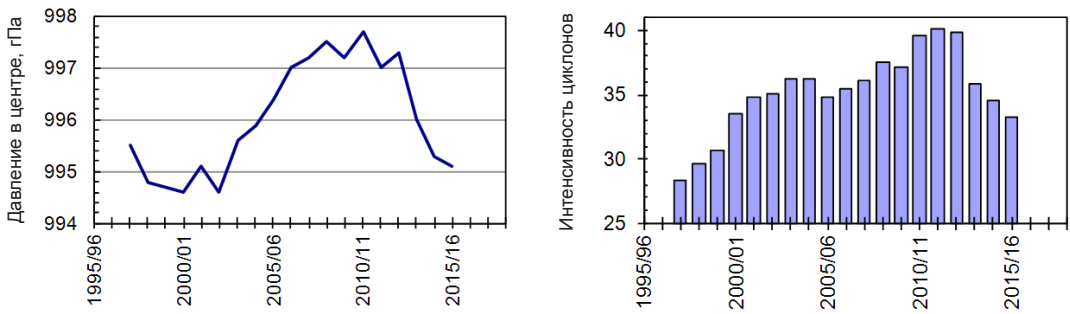


Рис. 2. Межгодовые изменения средних за октябрь-март значений атмосферного давления в центре Алеутской депрессии (слева, данные снимались с ежедкадных карт приземного давления) и индекса интенсивности циклонов над Охотским морем (квадрат числа замкнутых изобар в среднем на циклон — справа) [Глебова, 2018]. Оба индекса сглажены скользящим 5-летним осреднением

Fig. 2. Interannual changes of atmospheric pressure in the centre of the Aleutian Low (left panel) and index of cyclonic activity over the Okhotsk Sea (squared number of closed isobars per cyclone — right panel), averaged for October-March (from: Глебова, 2018). Both indices are smoothed by 5-year smoothing

Рис. 3. Межгодовые изменения средней по акватории Охотского моря температуры воздуха в январе-марте (неопубликованные данные Т.А. Шатилиной). Пунктиром показан кубический полиномиальный тренд

Fig. 3. Interannual changes of mean air temperature at the sea level over the Okhotsk Sea in January-March. Cubic polynomial trend is shown by dotted line

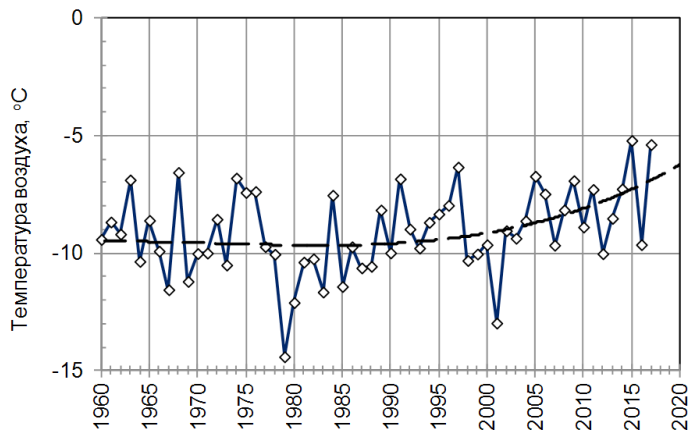
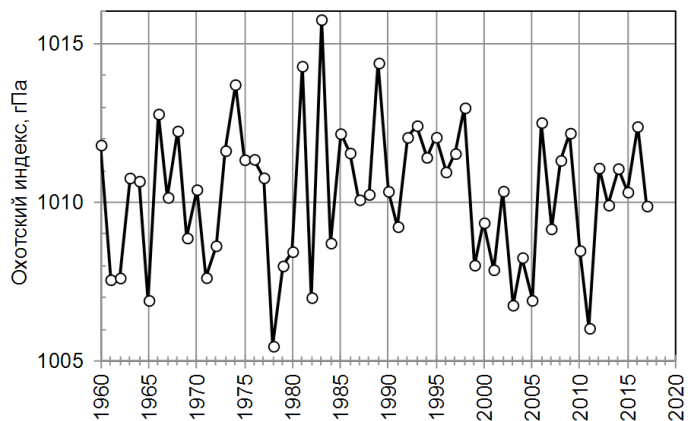


Рис. 4. Межгодовые изменения Охотского индекса в июне (среднее приземное атмосферное давление над акваторией Охотского моря по результатам реанализа NCEP/NCAR: <http://www.tinro-center.ru/home/informacionnyye-resursy/ohotskij-indeks>)

Fig. 4. Year-to-year changes of the Okhotsk index in June (mean atmospheric pressure at the sea level over the Okhotsk Sea by results of NCEP/NCAR reanalysis: <http://www.tinro-center.ru/home/informacionnyye-resursy/ohotskij-indeks>)



направлений и приток вод из Японского моря через прол. Лаперуза, а в последние годы летний муссон несколько ослаб.

Таким образом, наблюдаемые тенденции и зимних, и летних процессов в атмосфере над регионом при всех их различиях способствовали потеплению климата на акватории моря в 2000-е гг., что прежде всего проявилось в повышении температуры воздуха (см. рис. 3), а в 2010-е гг. процесс потепления замедлился, но температуры остаются высокими.

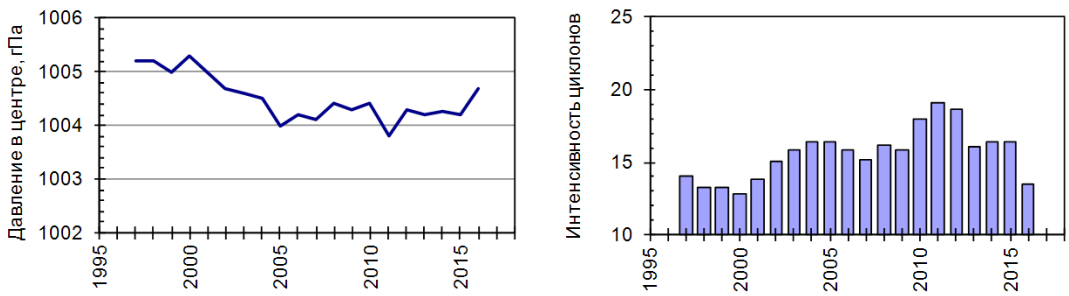


Рис. 5. Межгодовые изменения средних за апрель-сентябрь значений атмосферного давления в центре Дальневосточной депрессии (**слева**) и индекса интенсивности циклонов над Охотским морем (квадрат числа замкнутых изобар в среднем на циклон — **справа**). Оба индекса сглажены скользящим 5-летним осреднением (неопубликованные данные С.Ю. Глебовой)

Fig. 5. Interannual changes of atmospheric pressure in the centre of the Far-Eastern Low (**left panel**) and index of cyclonic activity over the Okhotsk Sea (squared number of closed isobars per cyclone — **right panel**), averaged for April-September. Both indices are smoothed by 5-year smoothing

Океанологические условия

Тенденция к снижению ледовитости Охотского моря наблюдается с 1984 г., что соответствует тенденции к ослаблению зимнего муссона с этого же времени [Шатилина, Анжина, 2006; Муктепавел, Шатилина, 2009]. С 2004 г. пониженная относительно среднемноголетней нормы ледовитость наблюдается все зимы подряд (рис. 6). Минимальная ледовитость, на 14–17 % ниже нормы, отмечена в зимы 2009, 2011 и 2015 гг. Эти годы отличались необычно северным положением высотной фронтальной зоны над северной Пацификой, что обусловило смещение к северу траекторий зимних циклонов и повышенные температуры воздуха над акваторией моря. В относительно холодные зимы современного периода, как зима 2012 г., ледовитость моря приближалась к среднемноголетней норме.

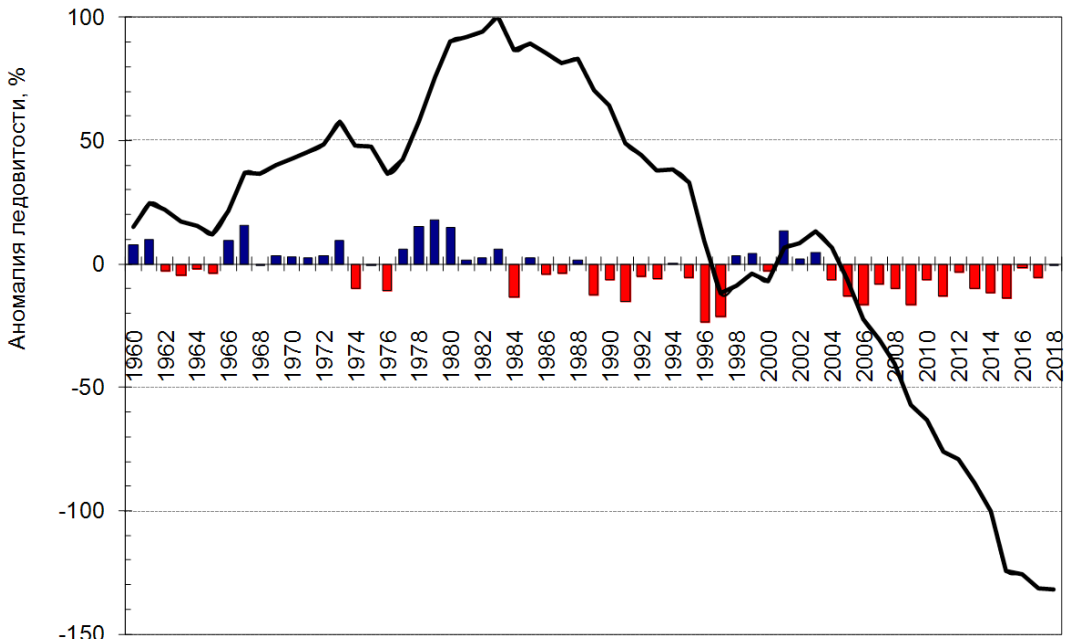


Рис. 6. Межгодовые изменения средних за январь-май аномалий ледовитости Охотского моря и их накопленные значения (с 1957 г.) (неопубликованные данные Л.С. Муктепавел)

Fig. 6. Mean for January-May anomaly of the ice cover in the Okhotsk Sea, by years, and its cumulative curve (summary anomaly since 1957)

Существенное значение для биологических ресурсов Охотского моря имеют ледовые условия у северного и северо-западного побережий, поскольку от наличия или отсутствия льда непосредственно у берега зависит успешность нереста охотоморской сельди [Завернин, 1972; Тюрнин, 1973; Муктепавел, 2007]. Ледовый режим в этом районе не связан с общей ледовитостью моря. Обычно очищение прибрежных вод ото льда происходит здесь под действием отжимных ветров (рис. 7). В условиях ослабления зимнего муссона в период 2009–2015 гг. прибрежные полыньи формировались необычно поздно, в конце марта — начале апреля, в некоторые годы вообще не формировались. Однако либо под действием отжимных ветров, либо в ходе общего разрушения ледяного покрова к моменту нереста сельди (начало мая) в большинство весен последнего десятилетия, за исключением лишь 2012 г., прибрежные воды все же очищались ото льда, поэтому этот период (кроме 2012 г.) оказался вполне благоприятным для воспроизводства сельди.

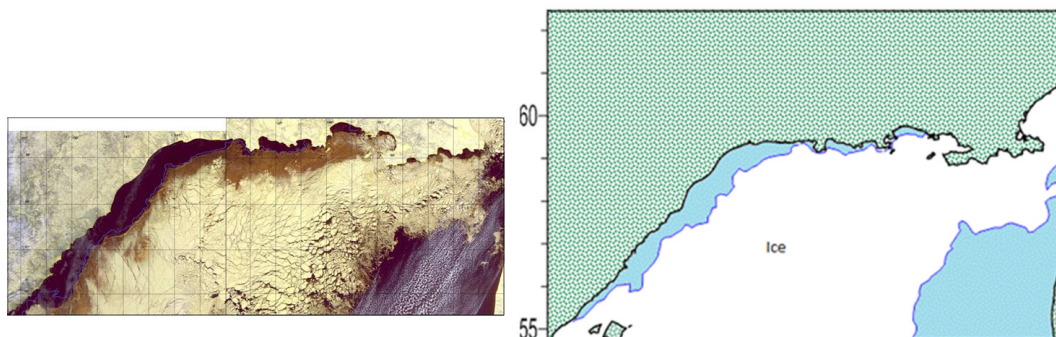


Рис. 7. Результаты дешифровки положения кромки льдов по снимку со спутника AQUA за 3 апреля 2011 г. Вдоль северо-западного и северного побережий Охотского моря наблюдается обширная полынья

Fig. 7. The northwestern Okhotsk Sea ice cover image from the satellite AQUA on April 3, 2011 and the ice edge decrypted. Polynyas are visible along the northern and northwestern shores

Термохалинные показатели вод Охотского моря определяются в основном двумя процессами: зимним выхолаживанием и водообменом с Тихим океаном. Оба процесса весьма изменчивы и зависят от атмосферной циркуляции. Усиленная циклоническая активность с мощными потоками тепла на север в осенне-зимний период, характерная для периода после 2004 г., обусловила аномально теплые зимы в Охотском море, особенно в 2009–2015 гг. Летом поверхностный слой моря в эти годы также прогревался сильнее обычного, причем сформированные летом положительные аномалии температуры сохранялись дольше обычного — до октября (рис. 8). Тренд к потеплению поверхностного слоя наблюдается в последние десятилетия на всей акватории моря, особенно сильный он в зал. Шелихова.

В холодном подповерхностном слое, который формируется в ходе зимней конвекции и сохраняется в течение всего лета, а также в верхней части теплого промежуточного слоя тенденция к потеплению менее выражена, за исключением самых последних лет (рис. 9). Несмотря на теплые зимы после 2004 г., в подповерхностном слое преобладали слабые отрицательные аномалии температуры (от $-0,5$ до $-1,0$ °C). Обычно таким условиям предшествовали холодные, ледовитые зимы, но в последние десятилетия эта закономерность нарушилась. Этот феномен связан с тем, что в зимнее время скрытый теплообмен атмосферы с океаном преобладает над явным, поэтому зимой потери тепла с не покрытой льдом поверхности моря из-за усиления ветра превышают уменьшение теплотерь из-за повышения температуры воздуха, если оно не очень велико, и формирующиеся отрицательные аномалии сохраняются летом в подповерхностном слое.

В эти же последние годы (после 2012) отмечены понижение солёности подповерхностного слоя и его заглупление: верхний слой низкой солёности ($< 32,8$ ‰) в северо-западной части моря весной 2004–2009 гг. имел толщину 20–30 м, что примерно

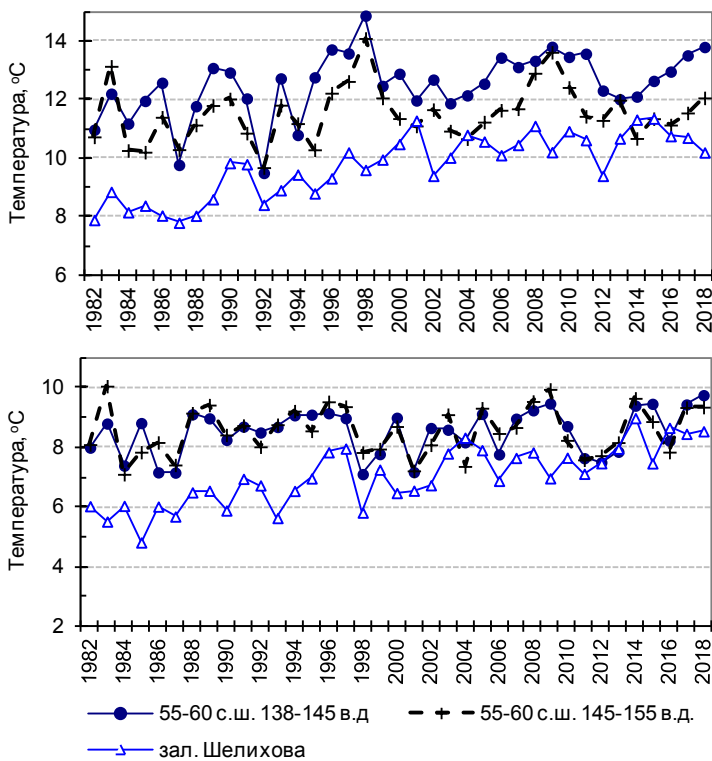


Рис. 8. Межгодовые изменения средней за июль-август (**вверху**) и сентябрь-ноябрь (**внизу**) температуры на поверхности отдельных районов Охотского моря (по данным <http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.vx.html>)

Fig. 8. Interannual variations of the sea surface temperature in certain areas of the Okhotsk Sea averaged for July-August (**top panel**) and September-November (**bottom panel**), on the data from: <http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.vx.html>

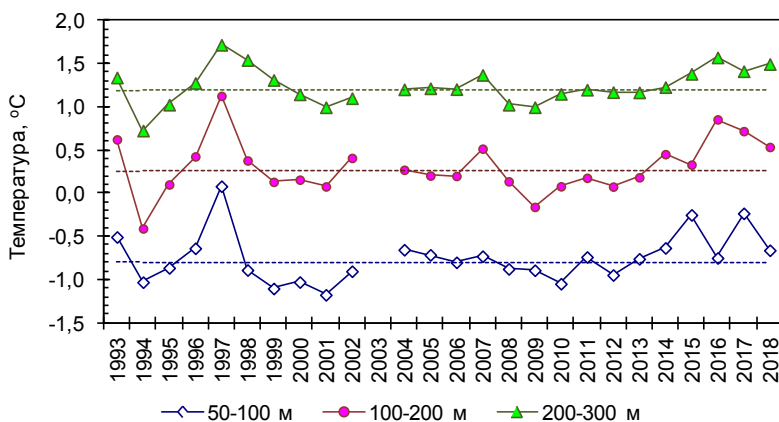


Рис. 9. Межгодовые изменения весенних температур в слоях 50–100, 100–200 и 200–300 м в районе 51–60° с.ш. 140–160° в.д. относительно среднемноголетних значений (*пунктир*) (неопубликованные данные А.Л. Фигуркина)

Fig. 9. Interannual variations of water temperature in the layers 50–100, 100–200 and 200–300 m within the area 51–60° N 140–160° E in spring relative to its mean values (*dotted lines*)

соответствует норме, а весной 2013–2017 гг. — уже 50–70 м (рис. 10). Эти изменения солёности подобны тем, что наблюдаются в подповерхностном слое с тихоокеанской стороны от Курильских островов, притом что там солёность на 0,2–0,3 ‰ выше.

Тёплые зимы последних десятилетий обусловили резкое снижение продукции высокоплотных донных шельфовых вод на североохотоморском шельфе. Эта водная масса с низкой температурой, высокой солёностью и высоким содержанием кислорода формируется в процессе льдообразования, опускается на шельф, скатывается по нему и при достаточных объёмах может далее в процессе склоновой конвекции проникать в промежуточный слой моря, вентилируя его [Фигуркин, 2011]. Общий объём этих вод с условной плотностью $\sigma_\theta > 26,8$ у.е., продуцируемый ежегодно, хорошо коррелирует ($r = 0,70$) с ледовитостью моря в январе-апреле (рис. 11). Наблюдаемая тенденция к

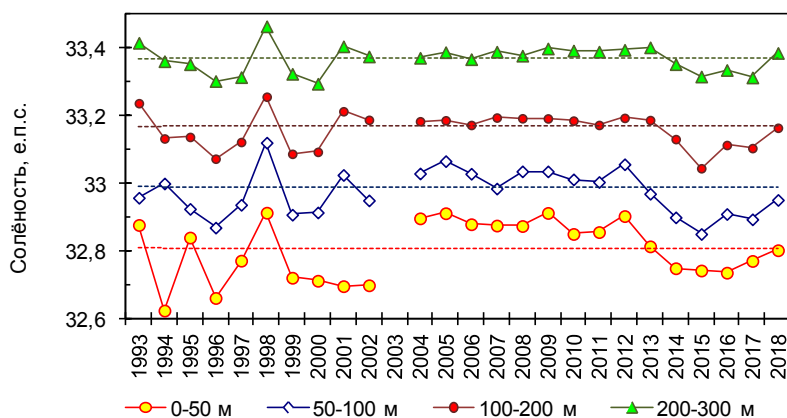


Рис. 10. Межгодовые изменения солёности в слоях 0–50, 50–100, 100–200 и 200–300 м весной в районе 51–60° с.ш. 140–160° в.д. относительно среднемноголетних значений (*пунктир*) (неопубликованные данные А.Л. Фигуркина)

Fig. 10. Interannual variations of salinity (psu) in the layers 0–50, 50–100, 100–200 and 200–300 m within the area 51–60° N 140–160° E in spring relative to its mean values (*dotted lines*)

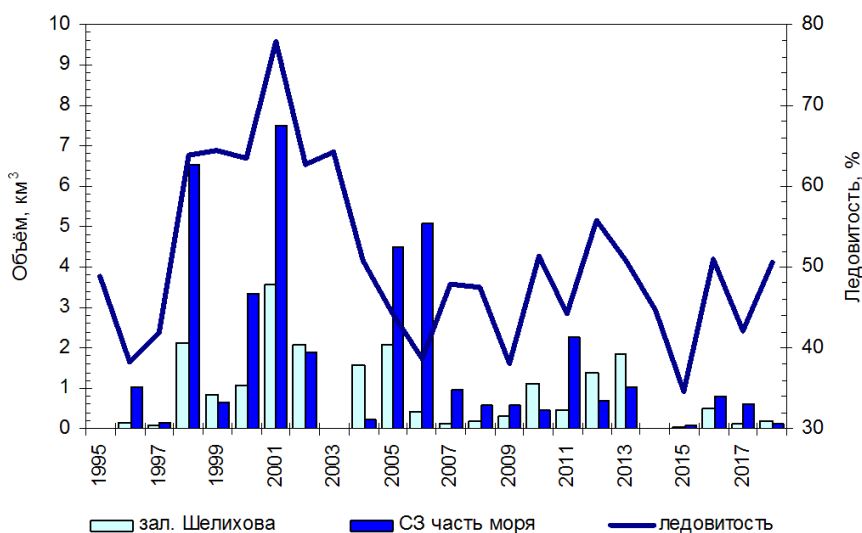


Рис. 11. Межгодовые изменения объемов донных шельфовых вод с условной плотностью $\sigma_0 > 26,8$ в северо-западной (54–59° с.ш. 138–153° в.д.) и северо-восточной (54–62° с.ш. 153–160° в.д.) частях Охотского моря в мае (нет данных за 2003 г.) и средней за январь–апрель ледовитости Охотского моря [Figurkin, 2016, с дополнениями]

Fig. 11. Volume of the Bottom Shelf water mass with $\sigma_0 > 26.8$ in the northwestern (54–59° N 138–153° E) and northeastern (54–62° N 153–160° E) Okhotsk Sea in May (no data for 2003) vs the average ice cover of the Okhotsk Sea in January–April [from: Figurkin, 2016, with additions]

уменьшению ледовитости привела к тому, что объем их годовой продукции уменьшился с $(3,2–7,8) \cdot 10^3 \text{ км}^3$ в 1998–2002 гг. до $1,2 \cdot 10^3 \text{ км}^3$ в среднем за 2004–2015 гг., а после зим 2007–2009, 2011 и 2014–2015 гг. эти высокоплотные воды вообще не были обнаружены и на всем шельфе у дна наблюдались крупные положительные аномалии температуры (рис. 12). В результате в промежуточном слое Охотского моря отмечены признаки деоксигенизации (табл. 2).

В последние десятилетия отмечено ослабление наиболее мощного течения Охотского моря — Западно-Камчатского, с которым на акваторию моря поступают тихоокеанские воды, насколько об этом можно судить по изменениям его геострофического расхода (рис. 13). Исключением опять же являются самые последние годы, когда расход течения увеличился. Это в целом соответствует ранее отмеченной закономерности:

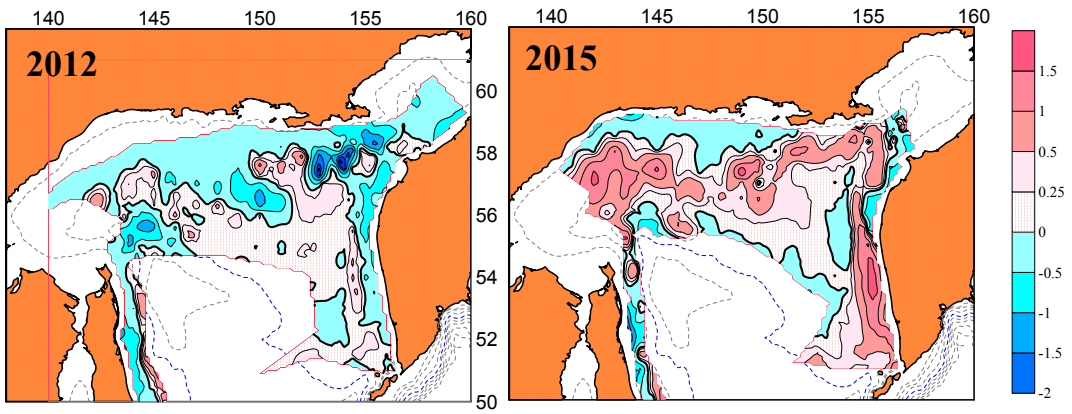


Рис. 12. Аномалии температуры у дна на шельфе Охотского моря весной 2012 г. с относительно высокой продукцией вод с $\sigma_\theta > 26,8$ и весной 2015 г. с нулевой их продукцией (неопубликованные данные А.Л. Фигуркина)

Fig. 12. Temperature anomalies at the bottom on shelf in spring after the winters with high (2012) and zero (2015) production of the Bottom Shelf Water with $\sigma_\theta > 26.8$

Таблица 2

Оценки линейных трендов изменений температуры и содержания растворенного в воде кислорода в промежуточном слое Охотского моря (изопикнические поверхности 26,8 и 27,0 σ_θ) за последние 25 лет по районам [Матвеев, Фигуркин, 2014]

Table 2

Modern trends of the water temperature and dissolved oxygen content changes in the intermediate layer of the Okhotsk Sea (by isopycnal surfaces) in the last 25 years, by areas [Матвеев, Фигуркин, 2014]

Район	26,8 σ_θ		27,0 σ_θ	
	Температура, °C/10 лет	Кислород, мл/л за 10 лет	Температура, °C/10 лет	Кислород, мл/л за 10 лет
45–50° с.ш. 145–150° в.д.	+0,01	–0,14	+0,07	–0,14
Южнее 50° с.ш. 150–155° в.д.	+0,02	–0,08	+0,04	–0,07
50–55° с.ш. 150–155° в.д.	+0,01	–0,13	+0,06	–0,10
50–55° с.ш. 145–150° в.д.	+0,20	–0,14	+0,16	–0,12

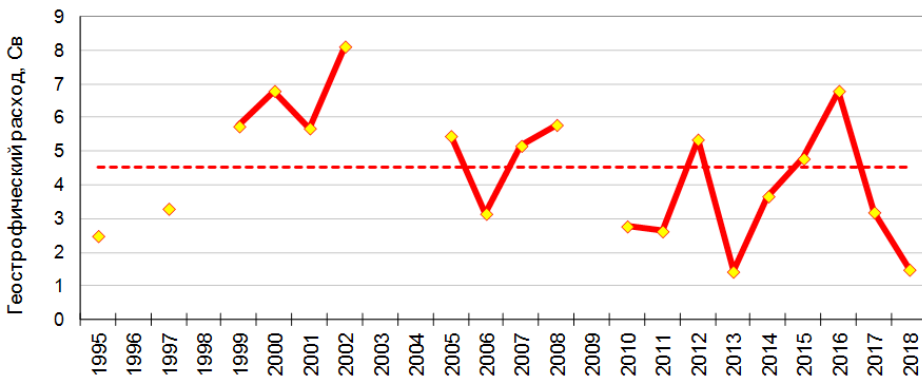


Рис. 13. Межгодовые изменения геострофического расхода Западно-Камчатского течения в слое 0–1000 м на широтном разрезе вдоль 51–52° с.ш. к востоку от 150° в.д. (1 Св = 10⁶ м³/с)

Fig. 13. Geostrophic transport of the West-Kamchatka Current in the layer 0–1000 m through the latitudinal section along 51–52° N eastward from 150° E (1 Sv = 10⁶ m³/s)

течение усиливается после холодных зим, чем, возможно, компенсируется усиление выноса охотоморских вод через южные Курильские проливы в условиях сильного зимнего муссона. Флюктуации этого течения не оказывают значительного влияния на условия в поверхностном и подповерхностном слоях моря, но существенны для

промежуточного слоя. В результате его ослабления температура в ядре промежуточных вод и ниже понижалась вплоть до 2015 г. и лишь в самые последние годы пошла вверх (рис. 14, 15).

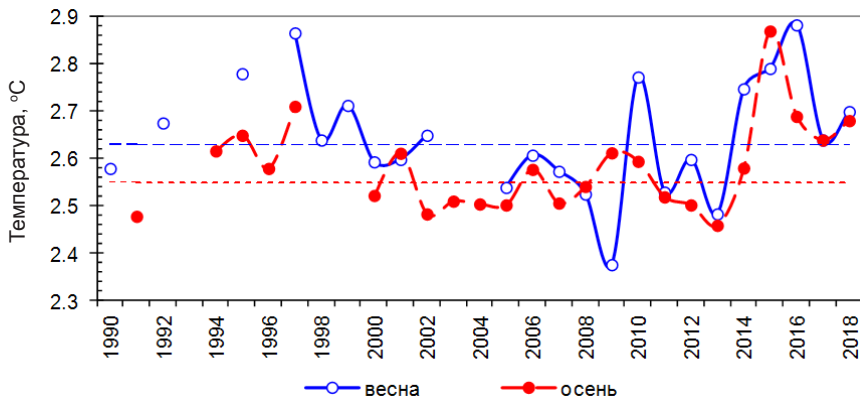


Рис. 14. Межгодовые изменения максимальной температуры в ядре теплого промежуточного слоя у западной Камчатки (50–53° с.ш. восточнее 150° в.д.) весной и осенью относительно среднееголетних значений (*пунктир*) (неопубликованные данные А.Л. Фигуркина)

Fig. 14. Interannual variations of the maximum temperature in the warm intermediate layer at western Kamchatka (50–53° N eastward from 150° E) in spring and fall seasons and its mean values

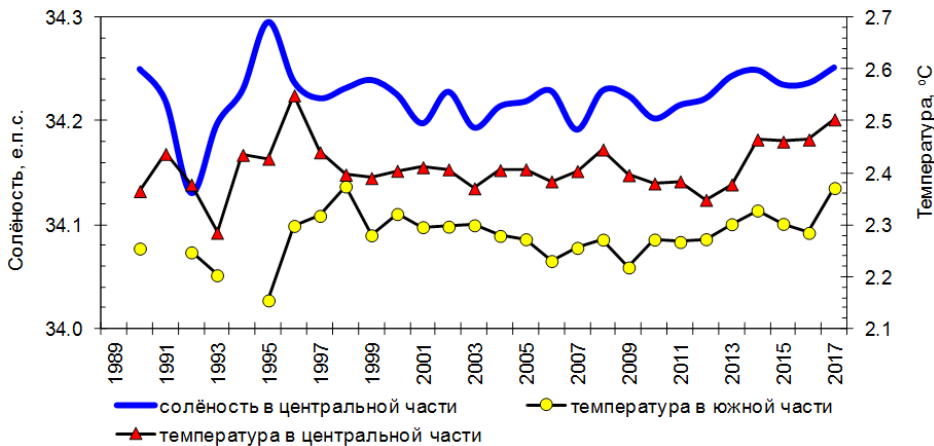


Рис. 15. Межгодовые изменения температуры и солёности в слое 800–1000 м в центральной (47°30′–51°00′ с.ш. 145–154° в.д.) и южной (44°00′–47°30′ с.ш. 144–152° в.д.) частях Охотского моря (неопубликованные данные А.Л. Фигуркина)

Fig. 15. Variations of temperature and salinity in the layer 800–1000 m in the deep-water basins in the central (47°30′–51°00′ N 145–154° E) and southern (44°00′–47°30′ N 144–152° E) Okhotsk Sea

Гидрохимические условия

Межгодовые изменения гидрохимических условий, характеризующих процессы продукции–деструкции органического вещества (содержание растворенного в воде кислорода, концентрации биогенных элементов), в значительной степени зависят от термического режима, который определяет плотностную стратификацию вод, а стало быть сроки, интенсивность и продолжительность весеннего и осеннего «цветения». В относительно теплые годы поверхность моря прогревается быстрее, устойчивая стратификация устанавливается раньше, поэтому активный фотосинтез начинается также раньше, и в результате весной — в начале лета содержание кислорода в поверхностном слое оказывается выше, а концентрации биогенных элементов ниже, чем в те же даты более холодных лет [Кушинг, 1979] (рис. 16, 17). Поскольку относительно теплые

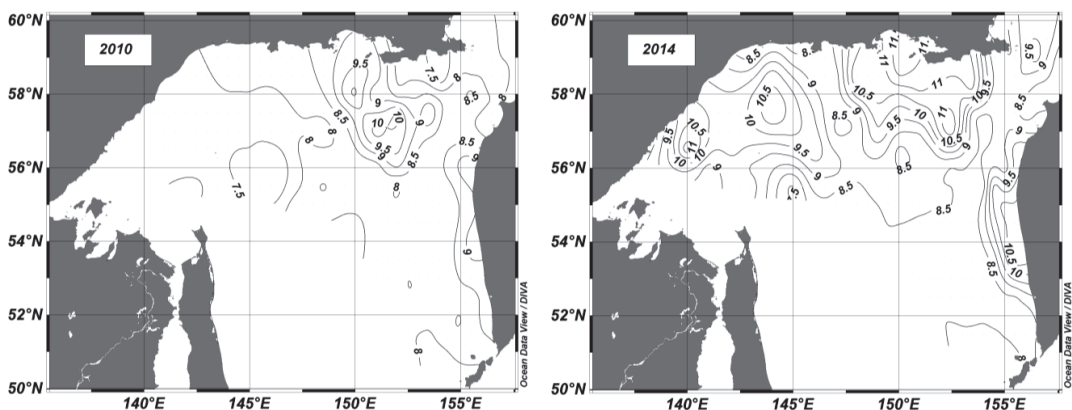


Рис. 16. Содержание кислорода на горизонте 10 м в апреле-мае относительно холодного (2010) и теплого (2014) годов, мл/л (по данным съемок НИС «Профессор Кагановский»)

Fig. 16. Dissolved oxygen content at the depth 10 m in April-May of relatively cold (2010) and warm (2014) years, mL/L (RV Professor Kaganovsky, both surveys)

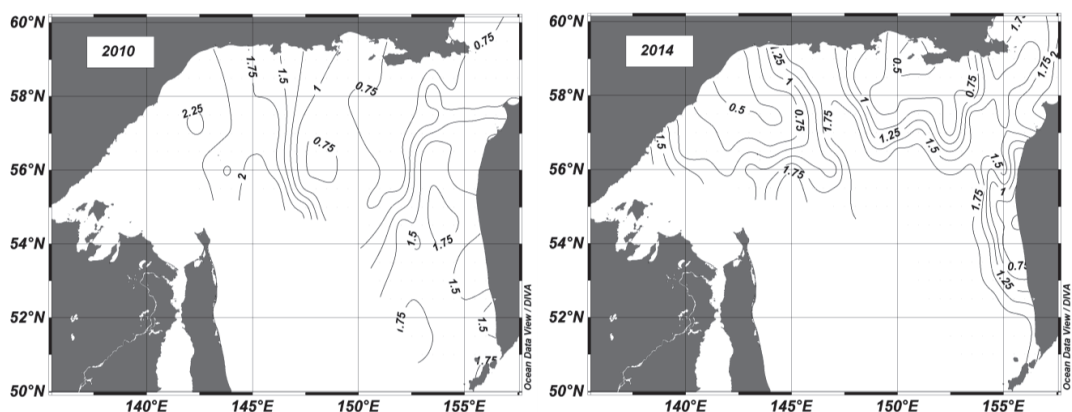


Рис. 17. Концентрации неорганического фосфора на глубине 10 м в апреле-мае относительно холодного (2010) и теплого (2014) годов, мкМ/л (по данным НИС «Профессор Кагановский»)

Fig. 17. Inorganic phosphorus concentration at the depth 10 m in April-May of relatively cold (2010) and warm (2014) years, $\mu\text{M/L}$ (RV Professor Kaganovsky, both surveys)

условия типичны для современного периода, можно ожидать развития тенденции к большему насыщению поверхностного слоя кислородом и более быстрому истощению содержащихся в нем биогенных элементов.

Для нижележащих слоев Охотского моря, где фотосинтез невозможен, такие тенденции нехарактерны. Выше показано, что в последние десятилетия наблюдается ослабление вентиляции промежуточного слоя свежими порциями высокоплотных вод, спускающихся с шельфа в процессе склоновой конвекции (табл. 2). Но содержание кислорода заметно уменьшается лишь в нижней части промежуточного слоя. В верхней его части статистически значимого тренда изменений содержания кислорода не выявлено при его слабом росте (рис. 18). Характерная для последних десятилетий разнонаправленность изменений содержания кислорода в разных слоях Охотского моря связана с тем, что при ослаблении склоновой конвекции она развивается до меньших глубин, поэтому уже не вентилирует нижнюю часть промежуточного слоя, но лучше вентилирует его верхнюю часть [Зуенко и др., 2018].

Как видно на рис. 18, ранее в поверхностном и подповерхностном слоях Охотского моря значимые тренды содержания кислорода не наблюдались, а тенденция к понижению содержания кислорода в промежуточном слое, причем как в нижней, так и в верхней его частях, наблюдается с 1980-х гг.

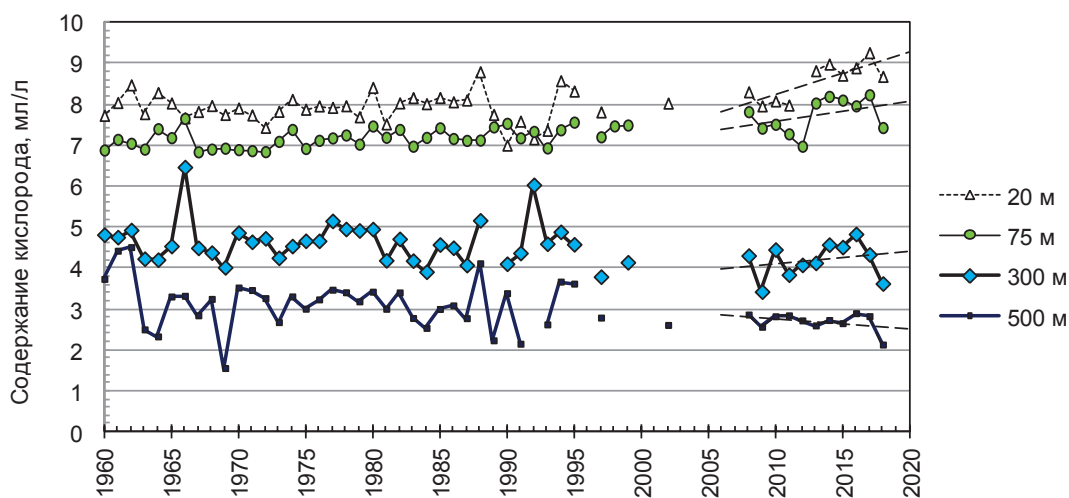


Рис. 18. Межгодовые изменения содержания растворенного кислорода на глубинах 20, 75, 300 и 500 м в северной части Охотского моря (севернее 50° с.ш.) в апреле-мае. Пунктиром показаны линейные тренды для последнего десятилетия (данные ТИНРО и World ocean Atlas, 2013)

Fig. 18. Interannual change of dissolved oxygen content at certain depth in the northern Okhotsk Sea (northward from 50° N) in April-May (on the data of TINRO and World Ocean Atlas, 2013). Dotted lines show the linear trends for the last decade

Фитопланктон

Об изменениях обилия фитопланктона в приповерхностном слое Охотского моря можно судить по данным о цветности поверхности моря, наблюдаемой сканерами, установленными на искусственных спутниках Земли. Считается, что численность клеток фитопланктона пропорциональна концентрации содержащегося в них зеленого фотосинтезирующего пигмента — хлорофилла *a*, от которой, наряду с другими факторами, зависит цвет моря в видимом диапазоне. Зависимость «цвет моря — концентрация хлорофилла» весьма сложна и для каждого района требует специальных исследований, но в крупном масштабе для условий открытого моря она определена в виде так называемых стандартных алгоритмов, используемых мировыми центрами данных. Применять стандартные алгоритмы для расчета по спутниковым данным концентраций хлорофилла в конкретных районах, особенно прибрежной зоны, или в конкретные сроки нежелательно из-за возможности больших ошибок. Поэтому в данном исследовании определены только средние по большой акватории концентрации хлорофилла *a*, причем эта акватория выбрана в центральной глубоководной части Охотского моря. Расчет выполнен по данным композитных спутниковых изображений для 8-дневных периодов, 1-градусных квадратов в области 48–55° с.ш. 147–154° в.д., созданных по результатам измерений цветных спутниковых сканнеров SeaWiFS и MODIS с применением стандартного алгоритма OCEANCOLOUR_GLO_CHL_L4_REP_OBSERVATIONS_009_082 (<http://marine.copernicus.eu/services-portfolio/access-to-products/>). Данные и расчетный алгоритм предоставлены Службой мониторинга морской среды «Коперник» (Copernicus Marine Environment Monitoring Service). Среднемноголетняя (2008–2017 гг.) концентрация хлорофилла для указанной акватории оценена величиной около 0,6 мг/м³. Сезонные и межгодовые изменения концентрации хлорофилла на этой акватории рассматриваются в относительных величинах.

Максимальные концентрации хлорофилла *a* на поверхности Охотского моря наблюдаются весной, когда из-за бурного развития фитопланктона меняется цвет моря, что называется весенним «цветением». Как правило, «волна» весеннего «цветения» зарождается в конце марта в районе зал. Анива и зал. Терпения, в апреле она быстро обегает прибрежную зону у западного и северного побережий, где «цветение» на-

чинается вблизи устьев крупных рек, далее по мере прогрева поверхности моря зоны «цветения» расширяются, в мае оно охватывает весь периметр Охотского моря, а в конце мая — начале июня наблюдается в центральной части моря. Продолжительность периода «цветения» (с концентрацией $\text{Chl } a > 1 \text{ мг/м}^3$) в глубоководной части моря — 20–50 сут, средняя за этот период концентрация хлорофилла в 2–4 раза превышает среднегодовую.

Развитие морского фитопланктона лимитируется двумя факторами: обеспеченностью биогенными элементами и светом. Оба этих фактора меняются в связи с современными изменениями термохалинных условий в Охотском море, но в противоположных направлениях: обеспечение верхнего слоя моря биогенными элементами ухудшается из-за ослабления конвекции и усиления стратификации, но то же усиление стратификации вследствие большего прогрева и устойчивости поверхностного слоя улучшает обеспеченность клеток фитопланктона светом. В результате изменения среднегодовой концентрации хлорофилла (а следовательно, годовой продукции) не обнаруживают какого-либо значимого тренда при значительной сезонной изменчивости и некоторых межгодовых флюктуациях (рис. 19). Довольно стабильны и сроки «цветения». Однако в последние десятилетия, особенно в 2000-е гг., отмечена тенденция к снижению интенсивности весеннего «цветения» в центральной части моря, в последние 10 лет его интенсивность стабилизировалась на низком уровне (рис. 20). Ранее снижение концентраций хлорофилла начиная с 2006 г. отмечено для западной части моря, но в летний сезон [Цхай, 2017].

Если считать ассимиляционное число хлорофилла постоянным в течение года, получается, что в открытых водах Охотского моря за небольшое время весеннего «цветения» продуцируется в среднем 37 % годового объема нового органического вещества. Жизненные циклы многих массовых видов зоопланктона приспособлены к резкой неравномерности внутригодового распределения продукции таким образом,

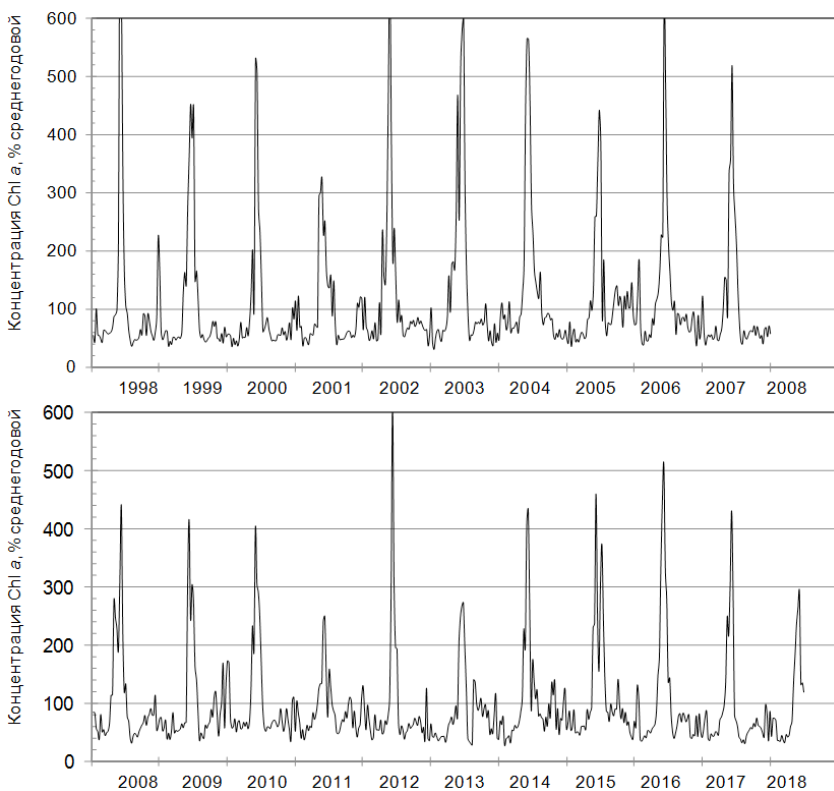


Рис. 19. Ход концентраций хлорофилла на поверхности центральной глубоководной части Охотского моря ($48\text{--}55^\circ$ с.ш. $147\text{--}154^\circ$ в.д.), осредненных по 8-дневным интервалам (спутниковые данные)

Fig. 19. Variations of chlorophyll concentration at the Okhotsk Sea surface in its central deep-water area ($48\text{--}55^\circ$ N $147\text{--}154^\circ$ E) averaged by 8-day intervals (satellite data)

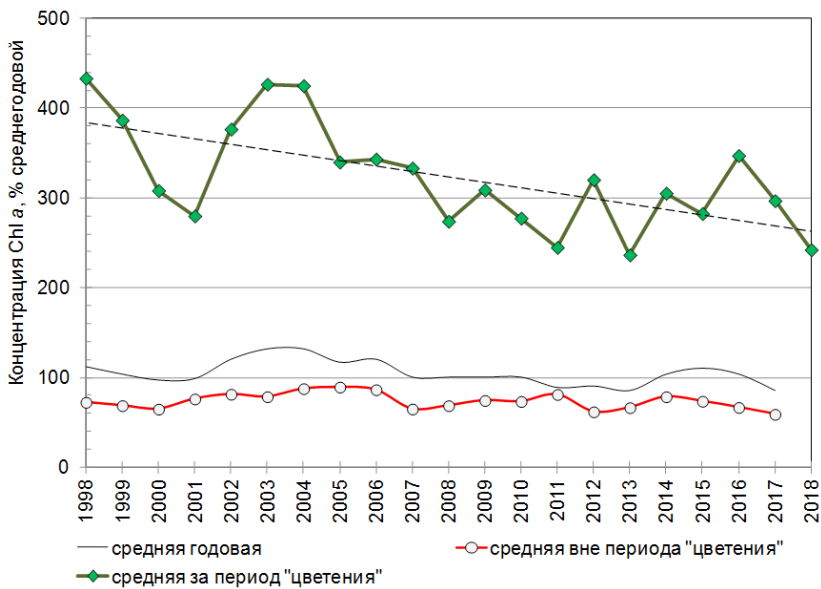


Рис. 20. Межгодовые изменения средних годовых, средних за период весеннего «цветения» и средних за остальную часть года концентраций хлорофилла на поверхности моря в районе 48–55° с.ш. 147–154° в.д. (спутниковые данные). Пунктиром показан линейный тренд весенних концентраций

Fig. 20. Interannual changes of the annual mean, average for the spring bloom period, and average for the rest of year concentrations of chlorophyll at the sea surface averaged for the area 48–55° N 147–154° E (satellite data). Linear trend for the spring concentration is shown by dotted line

что период «цветения» используется для их воспроизводства. Поэтому можно ожидать, что заметное (почти двукратное) ослабление «цветения» в 2000-е гг. имеет последствия для обилия зоопланктона.

Зоопланктон

Мониторинг состояния зоопланктона в Охотском море ведется с 1984 г., в ТИНРО создана база данных по зоопланктону, результаты мониторинга обобщены и опубликованы в серии статей и монографий [Шунтов и др., 2007; Макрофауна..., 2012; Волков, 2013а, б; Дулепова, 2013; Горбатенко и др., 2014; Волвенко, 2016; Горбатенко, 2016а, б; Шунтов, 2016; Шунтов, Волвенко, 2017; и др.]. В биомассе зоопланктона Охотского моря преобладают крупные (размерами > 3,2 мм) виды, прежде всего эвфаузииды (в среднем 37 % общей биомассы), копеподы и хетогнаты. Пять наиболее массовых видов дают 76–85 % общей биомассы. В прибрежных водах это *Thysanoessa rashii*, *Metridia okhotensis*, *Sagitta elegans*, *Pseudocalanus minutus* и *Calanus glacialis*, на внешнем шельфе и континентальном склоне — *P. minutus*, *T. rashii*, *S. elegans*, *Neocalanus plumchrus* и *Thysanoessa longipes*, а в глубоководном бассейне — *S. elegans*, *N. plumchrus*, *T. longipes*, *Themisto pacifica* и *M. okhotensis*. Для моря в целом биомасса зоопланктона в весенне-летний сезон выше (в среднем 152 г/м²), чем в осенний сезон (119 г/м²). Более подробно сезонные изменения определены для северо-восточной части моря, где в начале 2000-х гг. средние по сезонам концентрации оценены в 662 мг/м³ зимой, 1010 — весной, 1004 — летом и 955 мг/м³ — осенью [Шунтов, 2016]. В северо-западной части моря, где наиболее обильны копеподы и хетогнаты, общая биомасса зоопланктона в целом выше, чем в его других частях.

В середине 2000-х гг. произошло существенное сокращение общего запаса зоопланктона в Охотском море, и тенденция снижения сохраняется до сих пор (рис. 21). Однако эта тенденция не является всеобщей, изменения обилия конкретных таксономических групп могут быть различны, иногда наблюдаются резкие (в 2–3 раза) межгодовые флюктуации их биомассы (рис. 22). Разнонаправленность изменений обусловлена

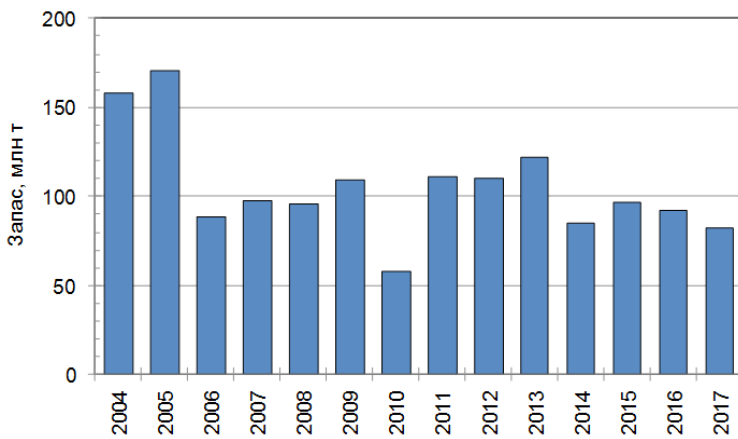


Рис. 21. Межгодовые изменения общего запаса весеннего зоопланктона в северной части Охотского моря (севернее 54° с.ш.) (неопубликованные данные К.М. Горбатенко)

Fig. 21. Dynamics of total zooplankton stock in the northern Okhotsk Sea (northward from 54° N) in spring (on unpublished data presented by K.M. Gorbatenko, TINRO)

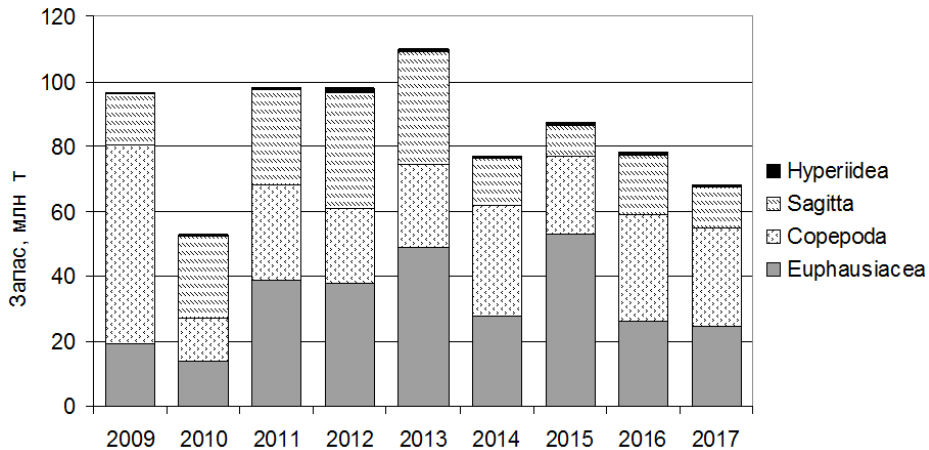


Рис. 22. Межгодовые изменения запасов основных таксономических групп весеннего зоопланктона в северной части Охотского моря (севернее 54° с.ш.) (неопубликованные данные К.М. Горбатенко)

Fig. 22. Stock dynamics for the main taxonomic groups of zooplankton in the northern Okhotsk Sea in spring (on unpublished data presented by K.M. Gorbatenko, TINRO)

разными факторами, влияющими на численность популяций, среди которых могут быть как изменения среды обитания, так и циклические внутривидовые процессы. Наблюдаемая тенденция к снижению биомассы задается в основном динамикой запасов копепод и эвфаузиид [Дулепова, 2013]. В самые последние годы (2016–2017) темпы снижения общей биомассы возросли, но биомасса крупной фракции, напротив, увеличивается, что, по-видимому, связано с более ранним нерестом крупноразмерных видов в условиях повышенных температур.

Рыбы и крабы

Наиболее массовым видом рыб Охотского моря и наиболее важным объектом российского рыболовства является минтай, обитающий в основном в его северной части. Максимальный вылов минтая в этом районе был получен в 1996 г. — 2 млн т [Фадеев, Веспестад, 2001], в настоящее время здесь ежегодно добывается около 1 млн т минтая. Для минтая характерны значительные флюктуации численности, что связано с появлением поколений различной урожайности [Фадеев, 1990; Шунтов и др., 1993; Смирнов, 2005; Овсянников, 2009]. В первой половине 1990-х гг. увеличение нерестового запаса до уровня 1980-х гг. (с максимумом 8,9 млн т в 1995 г.) было обусловлено вступлением в него урожайных поколений 1988–1989 гг. [Авдеев и др., 2001]. Следующие урожайные поколения появились в 1995 г. в восточной части моря и в 1997 г. — в западной и северной частях. Этот период в Охотском море характеризовался как теплый, а 1997 г. был

аномально теплым за последние десятилетия. На рубеже веков был отмечен минимум численности и биомассы нерестового запаса за период с 1963 г. за счет слабого пополнения неурожайными поколениями 1991–1993 годов рождения и, отчасти, перелова [Смирнов, Авдеев, 2003]. К 2000 г. нерестовая биомасса североохотоморского минтая сократилась до исторического минимума в 1,7 млн т (рис. 23). Пополнение одним урожайным поколением 1995 г. не смогло переломить ситуацию, а лишь стабилизировало запас на низком уровне. В 1999–2001 гг. он оставался в пределах 1,7–1,8 млн т [Авдеев, Овсянников, 2006]. Сокращение ресурсов сопровождалось выхолаживанием шельфовых вод, ухудшением условий воспроизводства и снижением выживаемости минтая в северной и западной частях моря. Поэтому, несмотря на свое «северо-западное» происхождение, молодь 1997 года рождения с похолоданием сместилась на восточные склоны впадины ТИНРО, а в 2002 г. начала пополнять нерестовый запас в основном у западной Камчатки, благодаря чему наметилась тенденция роста запасов (до 2,9 млн т). К началу 2000-х гг. нерестовая активность минтая сместилась в восточную часть моря, где за счет затока тихоокеанских вод сохранялись более благоприятные условия для выживаемости икры и личинок. Поэтому очередные урожайные поколения (2000 и 2002 гг.) появились в этой части моря, а их вступление в половозрелую часть придало росту запасов характер устойчивой тенденции. В 2004–2007 гг. нерестовый запас увеличился с 3,5 до 4,5 млн т. С 2002 г. началось потепление вод деятельного слоя, которое распространилось и на северо-западную часть моря. Как следствие, здесь в 2004–2005 гг. появились урожайные поколения, которые способствовали дальнейшему росту запасов минтая, и к 2010 г. нерестовый запас достиг очередного максимума в 10,8 млн т [Овсянников и др., 2013]. В период с 2007 по 2010 г. наблюдались только неурожайные поколения, в связи с чем в 2011 г. тенденция роста нерестового запаса сменилась на уменьшение. Впрочем, в последующие годы темп снижения нерестового запаса минтая в Охотском море оказался ниже, чем ожидалось, а появление урожайных поколений в 2011 и 2013 гг. способствовало его сохранению на уровне выше среднего.

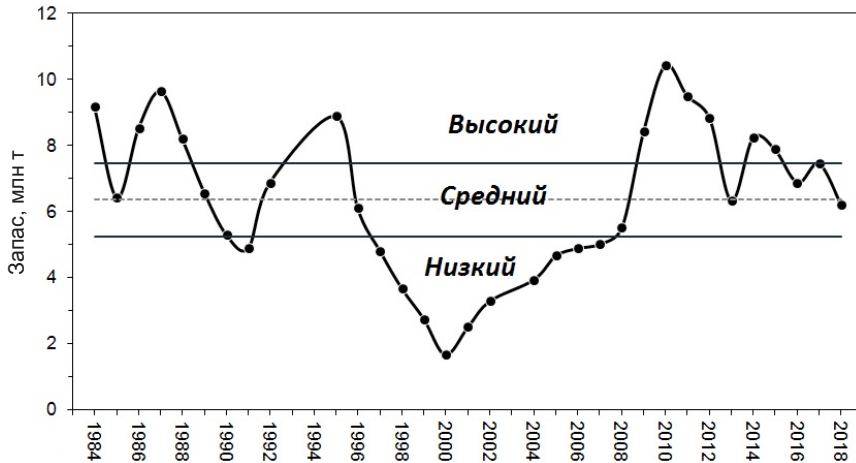


Рис. 23. Динамика нерестового запаса североохотоморского минтая по результатам научно-исследовательских съемок ТИНРО в весенний период 1984–2018 гг. Пунктирная линия — средний уровень нерестового запаса; сплошные линии — верхняя и нижняя границы доверительного интервала среднего при надежности 0,99 [Овсянников и др., 2013]. Рисунок дополнен авторами

Fig. 23. Dynamics of walleye pollock spawning stock in the northern Okhotsk Sea relative to the mean level (thick grey line), by results of spring trawl surveys in 1984–2016 (from: Овсянников и др., 2013, with additions). Confidence 0.99 interval for the mean level estimation is shown by dotted lines

Другим массовым видом рыб Охотского моря, также важным для промысла, является тихоокеанская сельдь, обитающая в основном на северном шельфе, до изобат 300–350 м. По ряду признаков различаются две крупные популяции охотоморской сельди: охотская в его северо-западной части и гижигинско-камчатская в северо-вос-

точной части, причем каждая из них делится на две полуизолированные группировки [Науменко, 2001; Melnikov, Loboda, 2004]. Весной охотская сельдь нерестится на нерестилищах, расположенных вдоль северо-западного побережья, а гижигинско-камчатская — на нерестилищах в северо-восточной части моря к северу от 54° с.ш., большей частью в зал. Шелихова. Осенью эти популяции вновь образуют плотные скопления, на этот раз нагульные, соответственно в районе о. Ионы — банки Кашеварова и к югу от Тауйской губы.

В современный период общий запас сельди в Охотском море относительно высокий. В последние годы он стабилизировался на уровне около 1,6 млн т (рис. 24). Однако уже несколько лет этот запас обеспечивается одними и теми же поколениями нереста 2005–2008 гг., после чего пополнение было немногочисленным. Средний возраст рыб в обеих популяциях неуклонно растет, доля молоди в возрасте до 4 лет, составлявшая в 2009 г. около 50 %, к 2015 г. снизилась до 14 % (рис. 25).

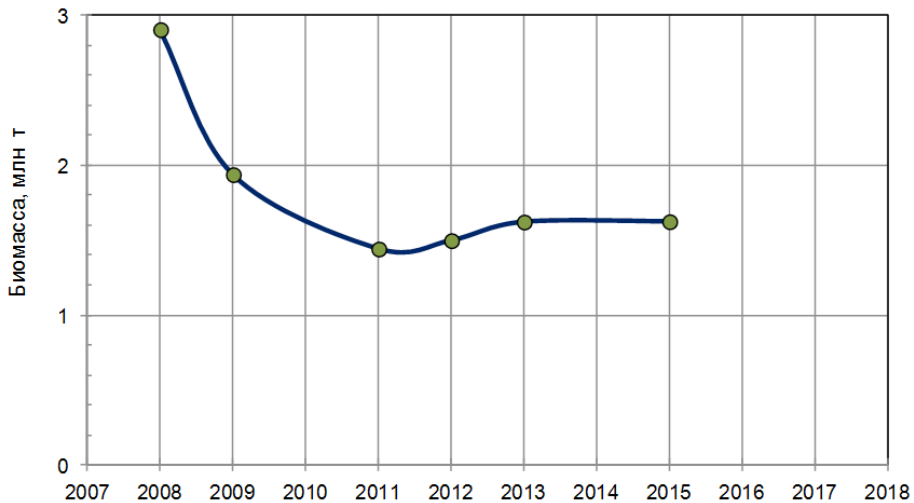


Рис. 24. Межгодовые изменения биомассы сельди в северной части Охотского моря по данным осенних траловых съемок

Fig. 24. Dynamics of pacific herring biomass in the northern Okhotsk Sea, counted by trawl surveys in the fall seasons

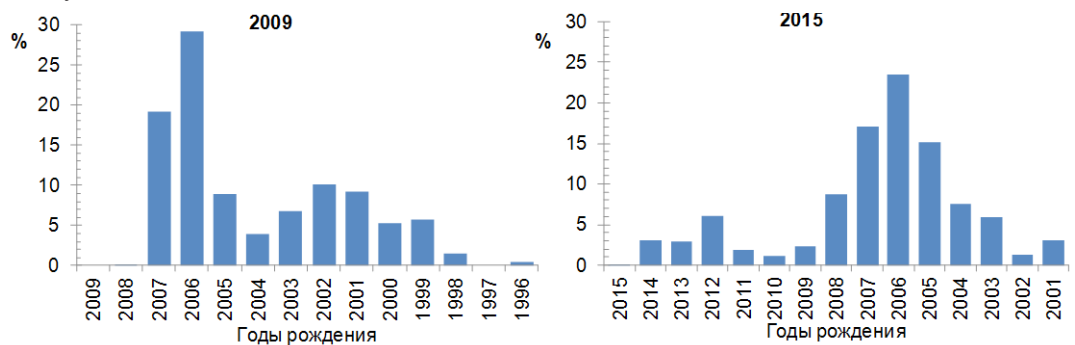


Рис. 25. Возрастной состав нагульной охотоморской сельди в уловах осенью 2009 и 2015 гг.

Fig. 25. Age composition of pacific herring in the catches in the Okhotsk Sea in fall seasons of 2009 and 2015

Из донных рыб Охотского моря наиболее массовой группой являются камбалы. Они образуют основу донного иктиоценоза, составляя на камчатском шельфе в среднем 58 %, на североохотоморском шельфе — 63 и на сахалинском шельфе — 35 % общей биомассы донных рыб без минтая [Борец, 1997; Золотов и др., 2013]. Камбалы отличаются большим видовым разнообразием: по разным источникам, без учета палтусов, в Охотском море обитают 18–20 видов камбал [Моисеев, 1953; Борец, 1997; Дьяков, 2011]. Однако по обобщенным данным исследований специалистов

ассоциации «НТО ТИНРО» массовых из них лишь 4 вида: желтоперая *Limanda aspera*, сахалинская *Limanda sakhalinensis* (суммарно в среднем 51,3 % общего запаса камбал в 2000–2015 гг.), четырехбугорчатая *Pleuronectes quadrituberculatus* (26,5 %) и палтусовидные *Hippoglossoides* sp. (19,4 %). Эти виды преобладают в уловах донных тралов практически на всей акватории моря, за исключением шельфа Хоккайдо и южных Курильских островов, где видовой состав камбал более разнообразен за счет южных видов, проникающих с течением Соя.

По обобщенным результатам донных траловых съемок ТИНРО общая биомасса камбал в Охотском море в период 2008–2015 гг. колебалась в широких пределах — 0,57–1,23 млн т. Динамика общего запаса определяется в основном флюктуациями численности сахалинской камбалы. Этот сравнительно мелкий вид считается непромысловым. Запас ценных промысловых видов, сосредоточенный преимущественно (87 %) на западнокамчатском шельфе, в период с 2008 по 2015 г. изменялся в пределах 340–570 тыс. т при среднем 433 тыс. т (рис. 26). Эти небольшие флюктуации связаны в основном с изменениями биомассы желтоперой камбалы, в то время как запасы четырехбугорчатой и палтусовидной камбал отличаются стабильностью.

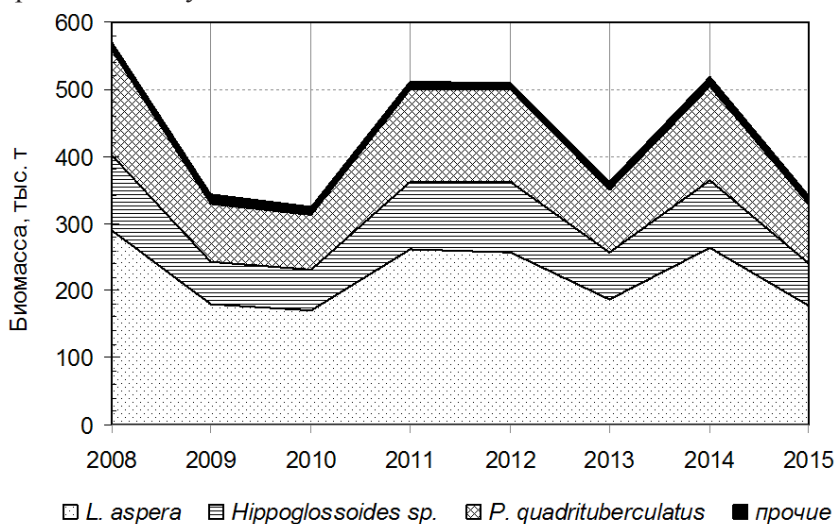


Рис. 26. Межгодовые изменения промыслового запаса камбал в Охотском море по видам
Fig. 26. Dynamics of commercial stock of flounders in the Okhotsk Sea, by species

Среди глубоководных рыб основным промысловым видом в Охотском море является черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*, обитающий на всей акватории моря у дна на глубинах от 50–75 (молодь) до 1500–2000 м [Тупоногов, Кодолов, 2014]. Практически весь охотоморский палтус нерестится на небольшом по площади нерестилище, расположенном у юго-западного побережья Камчатки (южнее 52° с.ш.) на изобатах 380–900 м, там же он образует наиболее плотные скопления. Самые крупные особи черного палтуса постоянно обитают на континентальном склоне западной Камчатки, но большинство расселяются далеко за его пределы и ежегодно возвращаются сюда на нерест. Основная часть популяции нагуливается в северной части моря. Общий запас черного палтуса в Охотском море оценен учетной съемкой 2010 г. в 322,5 тыс. т, в том числе нерестовый запас 199,9 тыс. т, что значительно меньше, чем было до начала специализированного промысла палтуса в 1980-е гг. Отличается от ситуации до начала промысла и размерный состав палтуса в современных условиях: средняя длина особей в 2010 г. была 64,6 см, что меньше, чем в 1980-е гг., причем в последние годы размеры палтуса продолжают уменьшаться. С одной стороны, уменьшение размеров одновременно с уменьшением запаса явно указывает на промысел, изымающий крупных особей, как на причину таких изменений. С другой стороны, значительная доля молоди свидетельствует об активном пополнении популяции. Отмечены также изменения батиметрического распределения черного палтуса: если до 2000-х гг. его скопления образовывались на

изобатах 600–700 м, то в 2010-е гг. зона плотных концентраций сместилась на изобаты 500–600 м, что, возможно, связано с понижением содержания кислорода в нижней части промежуточного слоя моря.

В современный период ежегодно в Охотском море вылавливается около 10 тыс. т черного палтуса, большей частью в его северной части (рис. 27). Добыча ведется в основном ярусами. В последние годы наметилась тенденция к росту запаса, признаком чего является рост уловов на усилие. Наиболее заметно и запас, и вылов растут также в северной части моря, где уловы на усилие выше, чем в других районах, и летом составляют 4–9 т/судо-сутки. Напротив, сетной промысел палтусов, ранее бывший основным способом его добычи, пришел в упадок из-за сильно возросшей выедаемости уловов косатками *Orcinus orca*, очевидно, по причине роста их численности.

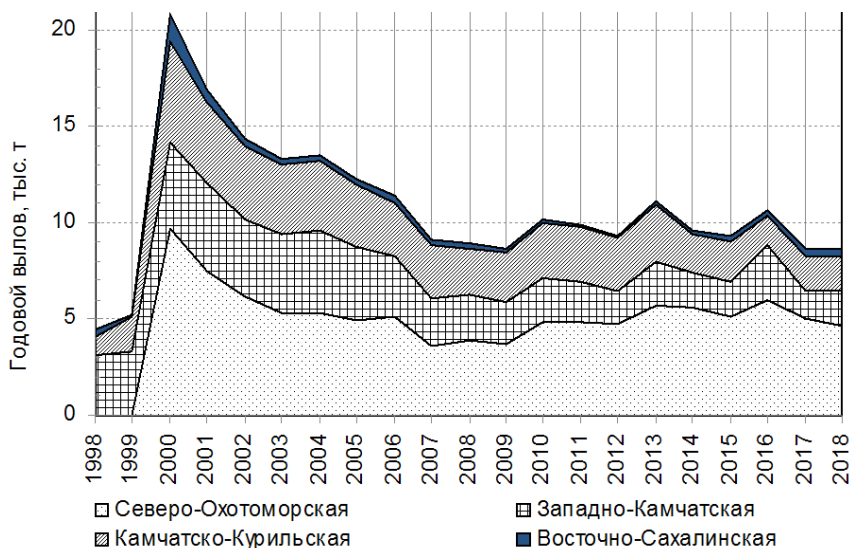


Рис. 27. Динамика годового вылова черного палтуса в Охотском море по рыбопромысловым подзонам

Fig. 27. Annual catch of greenland halibut in the Okhotsk Sea, by fishery districts

Среди беспозвоночных животных Охотского моря наиболее массовой группой и в то же время наиболее ценным промысловым ресурсом являются крабы. Самые многочисленные виды охотоморских крабов — это краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio*, обитающий преимущественно на североохотоморском шельфе, и краб камчатский *Paralithodes camtschaticus*, основная популяция которого обитает на западнокамчатском шельфе. Довольно велики в Охотском море также запасы глубоководных крабов: равношипного *Lithodes aequispinus*, синего *Paralithodes platypus* и обитающего только у южной Камчатки и Курильских островов краба-стригуна бэрди *Chionoecetes bairdi*. До начала активного промысла крабов в Охотском море абсолютно доминировал краб камчатский, но он же и наиболее пострадал от браконьерства в 1990-е и начале 2000-х гг. Из-за перелома промысел этого вида был запрещен в период 2009–2012 гг., что имело положительный эффект для популяции — его биомасса возросла и продолжает расти, несмотря на возобновление промысла (рис. 28).

Как можно видеть из представленных выше данных, вполне однозначные изменения к потеплению режима вод Охотского моря, произошедшие в 2000-е гг., сопровождались весьма разнонаправленными и не всегда связанными с ними изменениями в биотической части макроэкосистемы. Лишь на нижних трофических уровнях эти изменения соответствуют обычно ожидаемым при потеплении — прежде всего снижение продукционной способности моря. Потепление зим и ослабление конвекции привели к сокращению объема биогенных элементов, находящихся в продукционно-деструкционном обороте, что сказалось на обилии фитопланктона в период весеннего «цветения», при этом более быстрый прогрев поверхности моря не привел к существенным

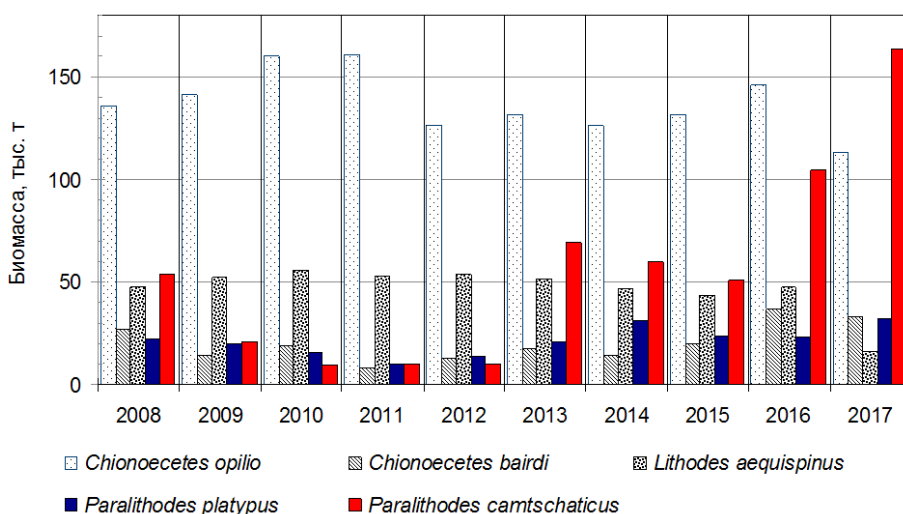


Рис. 28. Динамика промыслового запаса массовых видов крабов в Охотском море
 Fig. 28. Dynamics of commercial stock for the main crab species in the Okhotsk Sea, 10³ t

изменениям сроков «цветения». Судя по динамике обилия зоопланктона, прежде всего фитофагов, такое снижение первичной продукции весной, в период воспроизводства массовых видов, неблагоприятно сказалось на состоянии их запасов. Однако уже на уровне зоопланктона отклик биотических компонент на изменения внешней среды оказался неоднозначным: при снижении биомассы массовых фитофагов (копепод и эвфаузиид) биомасса крупноразмерных видов зоопланктона в последние годы растет, что связывается с благоприятными для их воспроизводства изменениями сроков нереста на более ранние.

Таким образом, для динамики даже некоторых популяций 2–3-го трофических уровней изменения условий воспроизводства оказываются важнее изменений продуктивности. На более высоких трофических уровнях зависимость от условий воспроизводства абсолютно доминирует, поэтому популяции показывают разнонаправленную динамику, в соответствии с особенностями их репродукции.

В частности, численность наиболее массового вида — минтая — меняется с типичной для видов-доминантов цикличностью, генерируемой отрицательной зависимостью между нерестовым запасом и пополнением, широко известной в ихтиологии [см. напр. Никольский, 1974], в том числе для минтая [Зуенко, Нуждин, 2018]. В течение последних 30 лет периоды появления высокочисленных поколений минтая (1988–1990, 1995–1997, 2004–2006, 2011–2013 гг.) трижды сменялись периодами устойчиво неуспешного воспроизводства (1991–1994, 1998–2003, 2007–2010 гг.). Продолжительность этих циклов примерно соответствует продолжительности жизни минтая. Эта цикличность, имеющая внутривидовую природу, в реальных условиях искажена внешними воздействиями. Так, для охотоморского минтая большое значение имел перелом в 1990-е гг. В крупном временном масштабе нельзя исключать влияния изменений условий среды. Однако судя по наблюдаемой межгодовой динамике запаса минтая, пока что она определяется преимущественно внутривидовыми механизмами регулирования численности.

Воспроизводство сельди более подвержено влиянию условий среды, поскольку проходит в прибрежной зоне с нестабильными условиями. С другой стороны, неустойчивость ее воспроизводства компенсируется большой продолжительностью жизни. Современный период потепления в целом неблагоприятен для воспроизводства охотской популяции сельди из-за закрытия льдами ее нерестилищ у северо-западного побережья, однако хоть и позже обычного и не во все годы, но весенние полыньи у этого побережья все же открываются, и, видимо, этого пока достаточно для сохранения запаса, несмотря на старение популяции. К тому же для воспроизводства другой крупной популяции сельди — гижигинско-камчатской — современные условия вполне благоприятны.

Популяции массовых донных рыб и беспозвоночных довольно инертны к изменениям условий среды, как потому, что на больших глубинах условия меняются меньше, так и благодаря большой продолжительности жизни. Тем не менее у всех массовых глубоководных видов в современный период наблюдается более или менее значимый рост (или восстановление) запасов, что может быть связано с лучшей выживаемостью их икры и личинок при более высоких температурах. Снижение продуктивности моря, по-видимому, пока не имеет значения для этих популяций. Нет пока и признаков влияния на их запасы деоксигенизации глубинных слоев моря, хотя снижение содержания кислорода уже повлияло на распределение глубоководных видов. Динамика запасов некоторых видов (минтай, палтусы, крабы) в значительной степени определяется мерами по регулированию промысла либо отсутствием должного регулирования.

Ранее на разнонаправленность изменений биомассы зоопланктона и nekтона в Охотском море, наметившуюся уже в 2000-е гг., обратил внимание К.М. Горбатенко [2018]: оценивая продукцию зоопланктона и nekтона в 2000 и 2009 гг., он отметил, что в 2009 г. продукционный потенциал зоопланктона в 1,3 раза ниже, а nekтона — в 2,3 раза выше, чем в 2000 г., при этом кормовая обеспеченность nekтона не ухудшилась. Новые, более обширные данные показывают, что это не случайные различия между двумя годами, а закономерность развития экосистемы в условиях потепления климата. Подобные перестройки отмечены и в Японском море, где последствия потепления климата проявились раньше и в более резкой форме [Зуенко, 2009]. Суть происходящих в этих морях перестроек можно выразить в виде следующей концепции, изначально сформулированной для Японского моря: под действием потепления климата, сопровождающегося ослаблением вертикального перемешивания вод и повышением их температуры, происходит перестройка субполярных экосистем в направлении уменьшения продуктивности и увеличения эффективности их функционирования.

Выводы

В современный период в Охотском море преобладают однонаправленные (во всех районах, во всех слоях, во все сезоны) изменения термического режима в сторону потепления, в основном из-за изменений теплообмена с атмосферой, что проявляется в межгодовой динамике ледовитости, температуры воды и геострофических течений.

При большой сезонной и межгодовой изменчивости и нестабильности измеряемых гидрохимических показателей для верхнего слоя моря какие-либо однозначные долгопериодные тенденции гидрохимических процессов выявить не удалось. В промежуточном слое моря наблюдается тенденция к уменьшению содержания растворенного кислорода в его нижней части при слабом росте содержания кислорода в его верхней части за счет ослабления склоновой конвекции и уменьшения глубины вентилируемого ею слоя.

Судя по изменениям концентраций хлорофилла *a*, мощность весеннего «цветения» резко снизилась в 2000-е гг. и остается на низком уровне, что является естественным следствием ослабления конвекции и связанного с этим уменьшения круговорота биогенных элементов, при этом среднегодовые величины концентрации хлорофилла у поверхности моря практически не меняются.

Общая биомасса зоопланктона в 2000-е гг. резко сократилась и продолжает уменьшаться, хотя биомасса крупноразмерных видов в последние годы начала расти.

Динамика запасов массовых видов рыб и беспозвоночных не обнаруживает связи с изменениями кормовых условий. Для большинства видов она определяется изменениями условий воспроизводства, при этом реакция на них видоспецифична и зависит от особенностей процесса репродукции; численность популяции наиболее массового вида рыб — минтай — регулируется внутривидовыми механизмами; ряд долгоживущих видов показывают стабильность запасов безотносительно изменений условий среды.

Современные изменения в макроэкосистеме Охотского моря соответствуют концепции перестройки субполярных экосистем под влиянием потепления климата в

направлении уменьшения продуктивности при увеличении эффективности их функционирования.

Благодарности

Авторы благодарны двум анонимным рецензентам за ценные замечания, их рекомендации были использованы при доработке рукописи.

Финансирование работы

Работа выполнена в ходе подготовки по инициативе Северотихоокеанской организации по морским наукам (North Pacific Science Organization, PICES) 3-го доклада о состоянии экосистем северной Пацифики (North Pacific Ecosystem Status Report) по региону № 17 (Охотское море).

Соблюдение этических стандартов

Авторы заявляют что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

Разделы Введение и Выводы подготовлены Ю.И. Зуенко, раздел Результаты и их обсуждение — всем коллективом авторов, а именно по подразделам: Метеорологические условия — С.Ю. Глебовой и Т.А. Шатилиной, Океанологические условия — А.Л. Фигуркиным и Л.С. Муктепавел, Гидрохимические условия — В.И. Матвеевым, Фитопланктон — Ю.И. Зуенко и Л.М. Гостренко, Зоопланктон — Е.П. Дулеповой, Рыбы и крабы — Е.Е. Овсянниковым, С.В. Лободой, А.О. Золотовым, А.Ю. Дубининой, Н.Л. Асеевой и А.В. Лысенко.

Список литературы

- Авдеев Г.В., Овсянников Е.Е.** Результаты оценки запаса североохотоморского минтая по ихтиопланктонной съемке в 2005 г. // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 145. — С. 120–145.
- Авдеев Г.В., Смирнов А.В., Фронек С.Л.** Основные черты динамики численности минтая северной части Охотского моря в 90-е гг. // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 207–221.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоциены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Волвенко И.В.** Первый опыт эксплуатации новой базы данных сетного зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 19–47.
- Волков А.Ф.** Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали присахалинских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013а. — Т. 174. — С. 170–186.
- Волков А.Ф.** Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали прикамчатских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013б. — Т. 175. — С. 206–233.
- Глебова С.Ю.** Циклоны над Тихим океаном и дальневосточными морями в холодные и теплые сезоны и их влияние на ветровой и термический режим в последний двадцатилетний период // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 153–166.
- Горбатенко К.М.** Количественное распределение и питание эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2016а. — Т. 185. — С. 204–214.
- Горбатенко К.М.** Распределение, биомасса, межгодовая динамика сагитт Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016б. — Т. 184. — С. 168–177.
- Горбатенко К.М.** Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 47 с.
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Княшко С.И.** Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов С и N) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 25–39.
- Дулепова Е.П.** Использование кормовой базы nektonом в периоды его высокой численности в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 146–163.
- Дьяков Ю.П.** Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура

- вида, динамика популяций) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 433 с.
- Завернин Ю.П.** Влияние гидрометеорологических условий на сроки подхода охотской сельди на нерест и урожайность ее поколений // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 81. — С. 44–51.
- Золотов А.О., Терентьев Д.А., Новикова О.В., Ильин О.И.** Многолетняя динамика биомассы донных рыб на шельфе Западной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 30–45.
- Зуенко Ю.И.** Влияние изменений климата на основные элементы экосистемы Японского моря : автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — 39 с.
- Зуенко Ю.И., Нурдин В.А.** Влияние современных изменений океанологических условий в Японском море на состояние запасов приморской популяции минтая // Вопр. рыб-ва. — 2018. — Т. 19, № 3. — С. 377–386.
- Зуенко Ю.И., Фигуркин А.Л., Матвеев В.И.** Современные изменения продукции промежуточных вод в Охотском море и их показателей // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 193. — С. 190–210.
- Ильинский О.К.** Летняя дальневосточная депрессия // Тр. ДВНИГМИ. — 1960. — Вып. 11. — С. 3–53.
- Ильинский О.К.** Охотский антициклон // Тр. ДВНИГМИ. — 1959. — Вып. 7. — С. 10–32.
- Кушинг Д.Х.** Морская экология и рыболовство : моногр. : пер. с англ. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 288 с.
- Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1984–2009** / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 800 с.
- Матвеев В.И., Фигуркин А.Л.** Межгодовые изменения растворенного кислорода и температуры промежуточных вод глубоководной части Охотского моря // Мат-лы 16-й конф. по промыслу океанол. — Калининград : АтлантНИРО, 2014. — С. 96–97.
- Моисеев П.А.** Треска и камбалы дальневосточных морей : Изв. ТИНРО. — 1953. — Т. 40. — 288 с.
- Муктепавел Л.С.** Пространственно-временная изменчивость прибрежных полынней в основных районах нереста охотской сельди // Вопр. промысл. океанол. — 2007. — Вып. 3. — С. 314–332.
- Муктепавел Л.С., Шатилина Т.А.** Некоторые закономерности формирования экстремально малоледовитых зим в Охотском море // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2009. — Т. 6, № 1. — С. 429–441.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2001. — 330 с.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.
- Овсянников Е.Е.** Оценка урожайности поколений минтая в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 157. — С. 64–80.
- Овсянников Е.Е., Овсянникова С.Л., Шейбак А.Ю.** Динамика и структура запасов минтая в северной части Охотского моря в 2000-е гг. // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 133–148.
- Погосян Х.П.** Сезонные колебания общей циркуляции атмосферы : Тр. ЦИП. — Л. : Гидрометеиздат, 1947. — Вып. 1(28). — 87 с.
- Смирнов А.В.** Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на выживаемость охотоморского минтая в раннем онтогенезе // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2(22). — С. 278–297.
- Смирнов А.В., Авдеев Г.В.** Динамика размерно-возрастной структуры и формирование промыслового запаса охотоморского минтая в конце 1990-х — начале 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 135. — С. 94–112.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С.** Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. — Владивосток : Русский Остров, 2014. — 336 с.
- Тюрнин Б.В.** Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 12–21.
- Фадеев Н.С.** Промысел и состояние запасов минтая // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. — М. : Наука, 1990. — С. 99–111.
- Фадеев Н.С., Веспестад В.** Обзор промысла минтая // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 75–91.
- Фигуркин А.Л.** Изменчивость термохалинного состояния придонных вод северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 255–274.
- Цхай Ж.Р.** Пространственно-временная изменчивость концентрации хлорофилла-а в поверхностном слое Охотского моря и прилегающих акваторий по спутниковым данным : дис. ... канд. геогр. наук. — М. : ИО АН им. П.П. Ширшова, 2017. — 125 с.

Шатилина Т.А., Анжина Г.И. Изменчивость параметров азиатской и дальневосточной атмосферных депрессий во второй половине 20-го века // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 300–311.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.

Шунтов В.П., Волвенко И.В. Дополнения к количественным оценкам зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод северной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 191. — С. 130–146.

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

Figurkin A.L. The volumes of Dense Shelf Water in the northern part of the Okhotsk Sea in April-May 1994–2015 // Proc. of the 31st Intern. Symp. on Okhotsk Sea & Sea Ice. — Mombetsu, Hokkaido, 2016. — P. 311–313.

Melnikov I.V., Loboda S.V. Interannual variation of the pacific herring stocks in the Okhotsk Sea in connection with the last years cooling // PICES Sci. Rep. — 2004. — № 26. — P. 127–131.

References

Avdeev, G.V. and Ovsyannikov, E.E., Estimation of walleye pollock stock in the northern Okhotsk Sea by results of ichthyoplankton survey in the year 2005, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 145, pp. 120–145.

Avdeev, G.V., Smirnov, A.V., and Fronek, S.L., Interannual dynamics of pollock abundance in the northern Okhotsk Sea in 1990s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, no. 1, pp. 207–221.

Borets, L.A., *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funkcionirovaniya i promyslovoye znachenije* (Benthic Ichthyocoenes on the Russian Shelf of the Far Eastern Seas: Composition, Structure, Functioning Elements, and Commercial Significance), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1997.

Volvenko, I.V., First experience of using a new database on net zooplankton in the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 19–47.

Volkov, A.F., Seasonal and long-term dynamics of epipelagic plankton in Sakhalin waters, the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013a, vol. 174, pp. 170–186.

Volkov, A.F., Seasonal and long-term dynamics of epipelagic plankton in Kamchatka waters of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013b, vol. 175, pp. 206–233.

Glebova, S.Yu., Cyclones over the Pacific Ocean and Far-Eastern Seas in cold and warm seasons and their influence on wind and thermal regime in the last two decade period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 153–166.

Gorbatenko, K.M., Quantitative distribution and feeding of euphausiids in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016a, vol. 185, pp. 204–214.

Gorbatenko, K.M., Distribution, biomass, and year-to-year dynamics of *Sagitta* in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016b, vol. 184, pp. 168–177.

Gorbatenko, K.M., Trophodynamics of aquatic organisms in the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018.

Gorbatenko, K.M., Lazhentsev, A.E., and Kiyashko, S.I., Seasonal dynamics of trophic status for zooplankton in the Okhotsk Sea (on the data of testing the stable isotopes of C and N), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 25–39.

Dulepova, E.P., Utilization of forage resources by nekton in periods of its high abundance in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 146–163.

Dyakov, Yu.P., *Kambaloobraznye (Pleuronectiformes) dal'nevostochnykh morei Rossii* (Flatfish (Pleuronectiformes) of the Far Eastern Seas of Russia), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011.

Zavernin, J.P., The effect of the hydrometeorological conditions on the time of shore approaching for spawning and on the generation quantity of the Okhotsk herring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 81, pp. 44–51.

- Zolotov, A.O., Terentiev, D.A., Novikova, O.V., and Il'in O.I.**, Long-term dynamics of demersal fish biomass on the shelf of West Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 30–45.
- Zuenko, Yu.I.**, Impact of climate change on the key elements of the Sea of Japan ecosystem, *Extended Abstract of Doctoral (Geogr.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009.
- Zuenko, Yu.I. and Nuzhdin, V.A.**, Impact of modern changes of oceanographic conditions in the Sea of Japan on state of the Primorye pollock population, *Vopr. Rybolov.*, 2018, vol. 19, no. 3, pp. 377–386.
- Zuenko, Yu.I., Figurkin, A.L., and Matveev, V.I.**, Recent changes in producing of the Intermediate water in the Okhotsk Sea and its properties, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 193, pp. 190–210.
- Il'inskii, O.K.**, The summer Far Eastern low-pressure area, *Tr. Dal'nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 1960, vol. 11, pp. 3–53.
- Il'inskii, O.K.**, The Okhotsk anticyclone, *Tr. Dal'nevost. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.*, 1959, vol. 7, pp. 10–32.
- Cushing, D.H.**, *Marine Ecology and Fisheries*, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1975.
- Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V.**, *Makrofauna pelagialii Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1984–2009* (Pelagic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1984–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.
- Matveev, V.I. and Figurkin, A.L.**, Interannual changes in dissolved oxygen and temperature intermediate waters deep Sea of Okhotsk, in *Mater. 16 konf. po promyslovoi okeanologii* (Proc. XVI Conf. on Fishery Oceanology), Kaliningrad: AtlantNIRO, 2014, pp. 96–97.
- Moiseev, P.A.**, Cod and flounders of the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1953, vol. 40.
- Muktepavel, L.S.**, Spatio-temporal variations of coastal polynyas in the main spawning grounds of Okhotsk herring, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2007, vol. 3, pp. 314–332.
- Muktepavel, L.S. and Shatilina, T.A.**, Some patterns of formation of extremely low-ice winters in the Sea of Okhotsk, *Sovrem. Probl. Distsionnogo Zondirovaniya Zemli Kosmosa*, 2009, vol. 6, no. 1, pp. 429–441.
- Naumenko, N.I.**, *Biologiya i promysel morskikh sel'dei Dal'nego Vostoka* (Biology and Harvesting of Sea Herring in the Far East), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatny Dvor, 2001.
- Nikolsky, G.V.**, *Teoriya dinamiki stada ryb* (The Theory of Fish Stock Dynamics), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974.
- Ovsyannikov, E.E.**, Walleye pollock year classes abundance assessment in the northern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 157, pp. 64–80.
- Ovsyannikov, E.E., Ovsyannikova, S.L., and Sheybak, A.Yu.**, Dynamics and structure of walleye pollock stock in the northern Okhotsk Sea in the 2000s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 133–148.
- Pogosyan, Kh.P.**, Seasonal fluctuations of the general atmospheric circulation, *Tr. Tsentr. Inst. Prognozov*, Leningrad: Gidrometeoizdat, 1947, vol. 1, no. 28.
- Smirnov, A.V.**, Effects of some physical and biological factors on the Okhotsk Sea pollock eggs, larvae, and juveniles survival, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 2(22), pp. 278–297.
- Smirnov, A.V. and Avdeev, G.V.**, Dynamics of age-size structure and formation of commercial stock of walleye pollock in the Okhotsk Sea in late 1990-s — early 2000-s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 135, pp. 94–112.
- Tuponogov, V.N. and Kodolov, A.S.**, *Polevoi opredelitel' promyslovykh i massovykh vidov ryb dal'nevostochnykh morei Rossii* (A Field Key to Commercial and Common Fish Species from the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: Russky Ostrov, 2014.
- Turnin, B.V.**, The spawning range of the Okhotsk herring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 86, pp. 12–21.
- Fadeev, N.S.**, Harvesting and status of walleye pollock stocks, in *Biologicheskoye resursy shel'fovykh i okrainnykh morei* (Biological Resources of Shelf and Marginal Seas), Moscow: Nauka, 1990, pp. 99–111.
- Fadeev, N.S. and Weststad, V.**, Review of walleye pollock fishery, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 75–91.
- Figurkin, A.L.**, Variability of temperature and salinity for bottom waters in the northern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 255–274.
- Tskhai, Zh.R.**, Spatial-temporal variability of chlorophyll-*a* concentration in the surface layer of the Sea of Okhotsk and adjacent waters as inferred from satellite data, *Cand. Sci. (Geogr.) Dissertation*, Moscow: Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Ross. Akad. Nauk, 2017.

Shatilina, T.A. and Anzhina, G.I., Change of the Asian and Far Eastern depressions parameters in the second half of 20th century, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 144, pp. 300–311.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, vol. 2.

Shuntov, V.P. and Volvenko, I.V., Supplements to quantitative assessments of zooplankton in the Far Eastern seas and adjacent waters of the North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 130–146.

Shuntov, V.P., Dulepova, E.P., Temnykh, O.S., Volkov, A.F., Naidenko, S.V., Chuchukalo, V.I., and Volvenko, I.V., The status of biological resources in connection with dynamics of macroecosystems in the Far Eastern economic zone of Russia, in *Dinamika morskikh ekosistem i sovremennye problemy sokhraneniya bioresursnogo potentsiala morei Rossii* (Dynamics of Marine Ecosystems and the Current Problems of Conservation of the Bioresource Potential of the Russian Seas), Vladivostok: Dal'nauka, 2007, pp. 75–176.

Figurkin, A.L., The volumes of Dense Shelf Water in the northern part of the Okhotsk Sea in April-May 1994–2015, *Proc. 31st Int. Symp. on Okhotsk Sea & Sea Ice*, Mombetsu, Hokkaido, 2016, pp. 311–313.

Melnikov, I.V. and Loboda, S.V., Interannual variation of the pacific herring stocks in the Okhotsk Sea in connection with the last years cooling, *PICES Sci. Rep.*, 2004, no. 26, pp. 127–131.

Boyer, T.P., Antonov, J.I., Baranova, O.K., Coleman, C., Garcia, H.E., Grodsky, A., Johnson, D.R., Locarnini, R.A., Mishonov, A.V., O'Brien, T.D., Paver, C.R., Reagan, J.R., Seidov, D., Smolyar, I.V., and Zweng, M.M., *World Ocean Database 2013 Version 2*, NOAA Atlas NESDIS 72, Levitus, S., Ed., Silver Spring, MD: NOAA, 2013. <http://doi.org/10.7289/V5NZ85MT>

Поступила в редакцию 22.11.2018 г.

После доработки 29.01.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.