

**БАТИМЕТРИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ЧЁРНОГО ПАЛТУСА *REINHARDTIUS
HIPPOGLOSSOIDES* В УСЛОВИЯХ ДЕОКСИГЕНАЦИИ
ПРОМЕЖУТОЧНОГО СЛОЯ ОХОТСКОГО МОРЯ**

© 2021 г. Ю.И. Зуенко, Н.Л. Асеева, В.И. Матвеев

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

Поступила в редакцию 20.01.2021 г.

По данным учетных траловых съемок рассмотрены особенности батиметрического распределения чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* на континентальном склоне Охотского моря в период с 1980-х по 2010-е гг. В этот период в Охотском море наблюдается тенденция к уменьшению льдообразования, результатом чего стало ослабление склоновой конвекции, вентилирующей промежуточный слой моря, и падение содержания кислорода на горизонтах ниже 300–400 м, где обитает палтус — в среднем от 3,24 мл/л в 1970-е гг. до 2,68 мл/л в 2010-е гг. на горизонте 500 м (2,25 мл/л в 2020 г.). Деоксигенация потенциально неблагоприятна для глубоководных видов и может вынуждать их избегать слои с содержанием кислорода ниже критического для них уровня. В ходе сезонных батиметрических миграций чёрного палтуса его крупноразмерные старшевозрастные особи в преднерестовый и нерестовый периоды (осенью-зимой) образуют скопления на глубинах до 1000 м у камчатского склона, хотя большая часть популяции в течение всего года нагуливается на меньших глубинах. В последние десятилетия отмечено перераспределение нерестовых скоплений с глубин 900–1000 м на вышележащие изобаты, что может быть вызвано тем, что снижение содержания кислорода в нижней части промежуточного слоя до величин <1 мл/л неблагоприятно для нерестующего палтуса. Однако для более плотных нагульных скоплений в средней части промежуточного слоя (400–700 м) тенденции к уменьшению глубины не прослеживается, напротив, в 2000-е–2010-е гг. они располагались в среднем несколько глубже (более 600 м), чем в 1970-е–1990-е гг. (500–600 м), из чего сделан вывод, что деоксигенация ядра промежуточного слоя пока что не критична для чёрного палтуса. Процесс деоксигенации совпал с периодом слабого воспроизводства палтуса: за последние три десятилетия не появилось ни одного высокоурожайного поколения, в результате чего популяция находится в устойчиво-депрессивном состоянии. Вместе с тем отмечено, что перераспределение нерестовых скоплений на меньшие глубины полностью компенсирует снижение содержания кислорода.

Ключевые слова: чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*, батиметрическое распределение, нерестовое скопление, деоксигенация, потепление климата, Охотское море.

ВВЕДЕНИЕ

Как и в других дальневосточных морях, в Охотском море в последние десятилетия наблюдается тенденция к потеплению вод, с чем связаны и другие океанологические процессы, в частности, уменьшение льдообразования зи-

мой. Малоледовитые зимы преобладали в 1990-х, 2000-х и 2010-х годах, а начиная с 2004 г. во все годы подряд среднезимняя ледовитость была ниже нормы (рис. 1). Между тем льдообразование — важный фактор, обеспечивающий вентилизацию толщи морских вод, так как

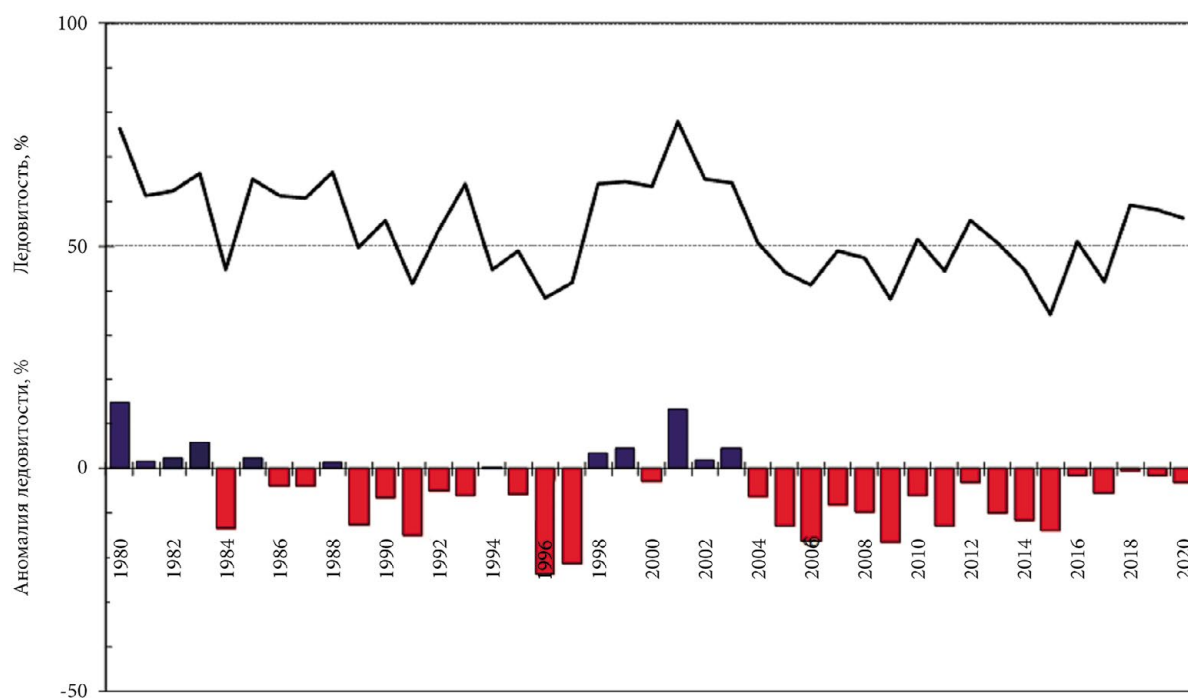


Рис. 1. Межгодовые изменения среднезимней (январь–апрель) ледовитости Охотского моря и средней за январь–май аномалии ледовитости относительно среднего значения за 1960–2000 гг. (Зуенко и др., 2019, с дополнениями).

побочным продуктом кристаллизации является очень холодный и солёный рассол, плотность которого позволяет ему погрузиться на глубины до 1000 м. Этот процесс, называемый склоновой конвекцией (поскольку высокоплотная вода сползает по континентальному склону) вентилирует промежуточный слой моря, недоступный для вентиляции обычной, термической конвекцией, и обеспечивает в Охотском море относительно высокое содержание кислорода в этом слое. Уменьшение льдообразования привело к ослаблению склоновой конвекции и изменению вентилируемых ей горизонтов с 400–800 м до 200–400 м, в то время как ниже началось снижение содержания кислорода, средняя скорость которого в последние десятилетия оценивается в 0,06 мл/л в год (Зуенко и др., 2018).

В современных условиях изменения климата в сторону потепления, сниже-

ние содержания растворенного в воде кислорода происходит во многих районах Мирового океана и получило общее название «деоксигенация» (англ. deoxygenation). В некоторых случаях деоксигенация привела к гипоксии, пороговым уровнем которой обычно считается 2 мгО₂/л (1,5 мл/л) (Breitbart et al., 2018). Особенно опасна деоксигенация для водных масс с низким естественным содержанием кислорода, прежде всего промежуточных, глубинных и донных вод, в которых фотосинтез невозможен, а вентилируются они лишь эпизодически, в то время как биологическое и биохимическое потребление кислорода происходит постоянно. В целом по Мировому океану, около 8% объема считается зоной естественной гипоксии, из которых примерно 2/5 находится в восточной тропической части северной Пацифики (Wishner et al., 2013). Тенденция к деоксигенации возникла в последние

50 лет и сопровождается расширением зон низкого содержания кислорода по вертикали и по пространству во всех регионах Мирового океана (Ito et al., 2017; Shmidtko et al., 2017); за полстолетия Мировой океан потерял порядка 2% молекулярного кислорода (Breitburg et al., 2018). В последние годы тенденция потери кислорода промежуточными водами ускоряется (Ito et al., 2016). Хотя эта тенденция совпадает с положительными трендами в изменениях температуры воды, а как известно, при увеличении температуры растворимость кислорода в воде уменьшается, снижение содержания кислорода вызвано вовсе не ростом температуры, а прежде всего ослаблением вентиляции глубинных слоев.

В зонах апвеллинга опасное снижение содержания кислорода, связанное с ослаблением вентиляции промежуточных вод, может распространяться и на шельф, вплоть до мелководий, как это случилось в 2000-е гг. у побережья Орегона, вызвав катастрофические последствия для прибрежных экосистем, а также промыслов (Keller et al., 2010). Для популяций, обитающих собственно в промежуточном слое, столь яркие последствия деоксигенации не известны. Очевидно, что глубоководные виды, постоянно обитающие в условиях пониженного содержания кислорода, более устойчивы к его недостатку, чем эпипелагические и прибрежные виды, и обладают поведенческими реакциями для преодоления неблагоприятных изменений. Отмечены даже случаи благоприятного воздействия деоксигенации на отдельные популяции: например, в Мексиканском заливе у некоторых видов морских окуней улучшилось питание и ускорился рост, поскольку их жертвы стали более уязвимы, и напротив, у некоторых видов гигантских кальмаров улучшилась выживаемость, поскольку

хищники и конкуренты покинули среду их обитания после снижения содержания кислорода (Mutsert et al., 2016). Однако такие случаи представляются все же исключениями, существующими благодаря более распространенным негативным последствиям деоксигенации для морских обитателей, таким как покидание зон гипоксии или снижение активности и ухудшение состояния животных в условиях недостатка кислорода или, чаще, нехватки пищи, вызванной недостатком кислорода (Townhill et al., 2017).

В Охотском море на глубинах, где наблюдается деоксигенация, обитает ценный промысловый вид — чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*. Ареал черного палтуса охватывает почти всю зону шельфа и материкового склона, от 50 м до максимально изученных глубин (порядка 2000 м), однако основные концентрации образуются у дна на изобатах 300–1000 м (рис. 2). В этом диапазоне происходят сезонные батиметрические миграции палтуса в соответствии с его годовым репродуктивным циклом (Шунтов, 1966; Новиков, 1974; Николенко, 1998). Нерестовые скопления палтуса образуются осенью-зимой на изобатах 600–1000 м, преимущественно на западнокамчатском склоне, но отчасти также в северо-западной части моря. После нереста, начиная с января, крупные старшевозрастные особи перемещаются вверх по склону для откорма на скоплениях минтая на глубинах 200–700 м. В то же время по мере зимнего охлаждения вод молодь заглубляется и концентрируется между изобатами 500–600 м. Весной половозрелый палтус вновь уходит с относительно малых глубин на глубины 800–1000 м, молодь же продолжает нагул на глубинах 300–600 м. При этом неполовозрелый палтус распределен более широко, по всей северной части

моря. Для нереста созревающие особи подтягиваются на весьма небольшие по площади нерестилища, в основном у западной Камчатки, между 52–58° с.ш.

Можно ожидать, что деоксигенация промежуточного слоя моря влияет каким-то образом, возможно негативно, на состояние популяции чёрного палтуса и его батиметрические миграции. При наличии такого влияния его необходимо учитывать при организации промысла и прогнозировании воспроизводства палтуса. Настоящее исследование выполнено с целью определения характера влияния деоксигенации нижнего слоя промежуточных вод на батиметрическое распределение чёрного палтуса в Охотском море.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для оценки содержания кислорода в промежуточном слое использованы данные наблюдений, полученные в ходе морских экспедиций, регулярно организуемых ТИНРО в Охотском море. Содержание кислорода определяли в пробах, отобранных на стандартных горизонтах и у дна, методом Винклера (Руководство..., 2003). Оценка долговременной динамики кислорода в северо-западной глубоководной части моря, где формируются основные скопления палтуса, выполнена по осредненным по району 50–55° с.ш. 150–155° в.д. величинам содержания кислорода на характерных горизонтах промежуточного слоя. Для более детального анализа динамики кислорода на нерестилищах чёрного палтуса, рассмотрены изменения вертикального профиля содержания растворенного кислорода, раздельно для южного (52–55° с.ш. 152–155° в.д.) и северного (55–58° с.ш. 152–155° в.д., в пределах впадины ТИНРО) участков основного нерестилища на западнокамчатском склоне (рис. 2).

Батиметрическое распределение черного палтуса рассмотрено по результатам глубоководных донных траловых съемок, выполняемых с 1963 г. эпизодически, а с 1982 г. — относительно регулярно, раз в несколько лет (рис. 3). На основе данных уловов были рассчитаны показатели плотности распределения палтуса, с учетом параметров орудий лова и продолжительности тралений, которые в дальнейшем осреднены по месяцам, десятилетиям (от 1960-х до 2010-х гг.) и 100-метровым интервалам глубин на трех участках континентального склона: восточносahalинском (в пределах Восточно-Сахалинской промысловой подзоны), североохотоморском (Северо-Охотоморская подзона) и западнокамчатском (в пределах Западно-Камчатской и Камчатско-Курильской подзон) (рис. 2). Таким образом получено 70 графиков распределения средней плотности скоплений палтуса в зависимости от глубины по районам и десятилетиям: 19 для восточносahalинского склона, 18 для североохотоморского склона и 33 для западнокамчатского склона. Весь годовой цикл батиметрических миграций не представлен ни в одном районе, что очевидно связано с сезонностью экспедиций, однако период с июня по декабрь представлен достаточно полно с 1980-х по 2010-е гг., что позволяет сравнить особенности батиметрического распределения в эти десятилетия.

Динамика осредненных по районам профилей батиметрического распределения чёрного палтуса от 1980-х к 2010-м годам прослежена визуально. Применение количественных мер сходства для выяснения сопряженности этой динамики с изменениями содержания кислорода в промежуточном слое моря не потребовалось. Для количественной оценки изменения распреде-

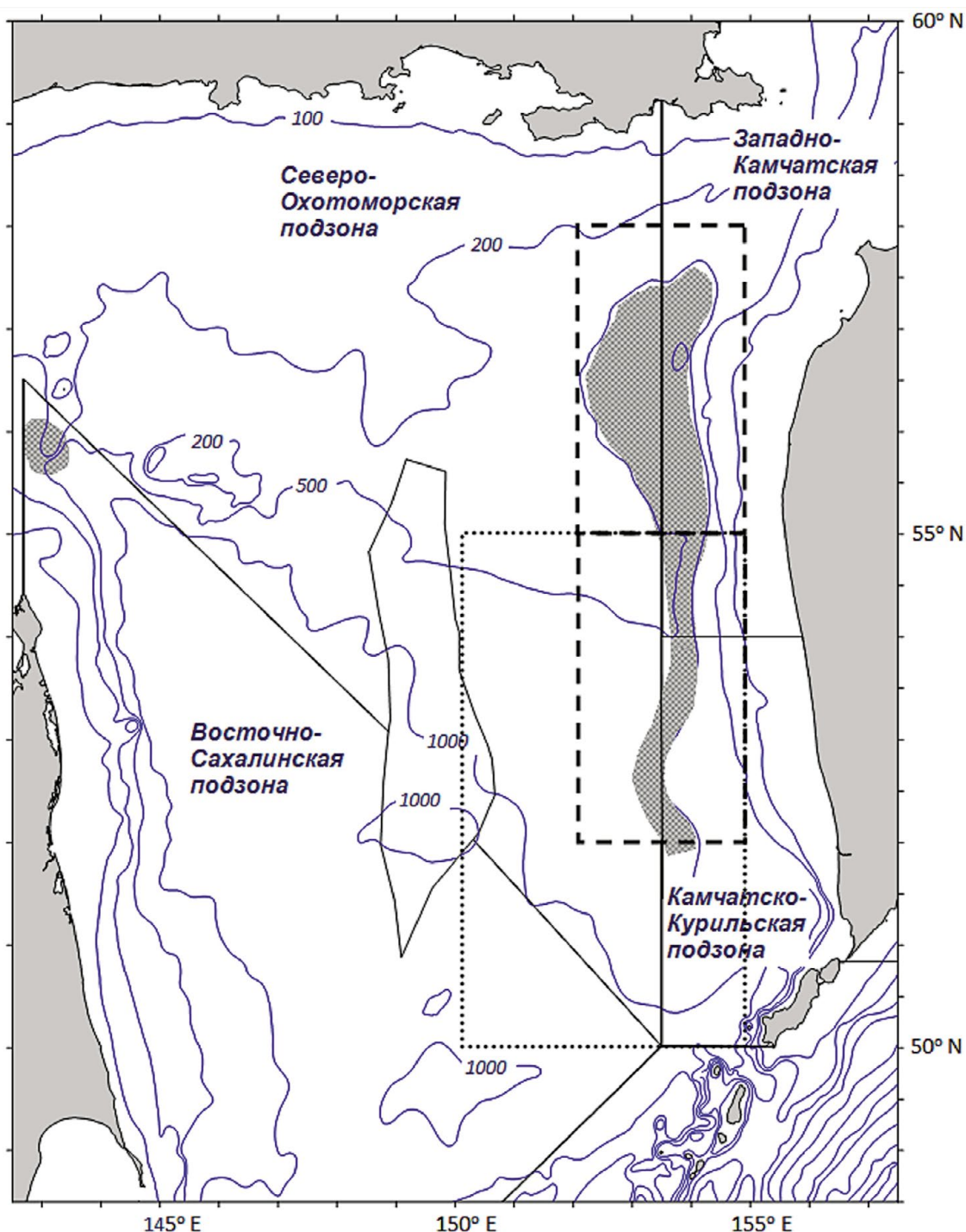


Рис. 2. Схема расположения нерестилищ черного палтуса в Охотском море по обобщенным данным донных траловых съемок (обозначены штриховкой). Показаны границы промысловых подзон. Пунктиром выделены район осреднения данных многолетних наблюдений за содержанием растворенного кислорода в промежуточном слое моря (50–55° с.ш. 150–155° в.д.) и участки в южной (52–55° с.ш. 152–155° в.д.) и северной (55–58° с.ш. 152–155° в.д.) частях основного нерестилища, для которых построены профили кислорода за 1980–2010-е гг.

ления палтуса рассчитана средневзвешенная глубина его обитания (H_{cp}) по десятилетиям:

$$H_{cp} = (250 \times D_{200-300} + 350 \times D_{300-400} + \dots + 1050 \times D_{1000-1100}) / (D_{200-300} + D_{300-400} + \dots + D_{1000-1100}),$$

где $D_{200-300}$, $D_{300-400}$ и т.д. — средние плотности распределения палтуса по 100-метровым батиметрическим интервалам, в кг/км².

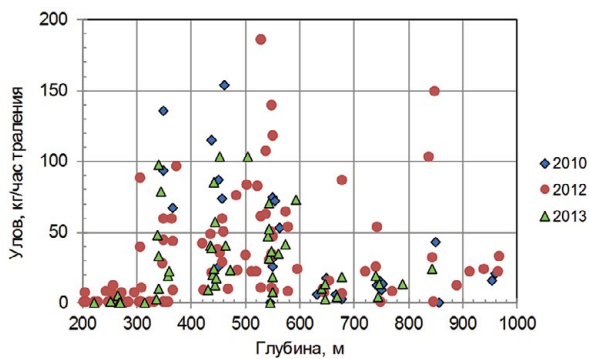


Рис. 3. Примеры батиметрического распределения уловов (кг/час траления) чёрного палтуса по данным донных траловых съёмок на склоне западной Камчатки в сентябре 2010 г. (НИС «Профессор Кизеветтер»), 2012 г. (НИС «ТИНРО») и 2013 г. (НИС «Профессор Кагановский»).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Тенденции к потеплению зим, наблюдаемой в Охотском море с 1980-х гг., соответствует тренд на снижение содержания кислорода в нижней части промежуточного слоя в основном глубоководном бассейне (Зуенко и др., 2018). Выше 400 м статистически значимого тренда на уменьшение кислорода нет, а в некоторых районах его содержание даже растёт, что обусловлено перестройкой склоновой конвекции в условиях потепления климата на вентилирование более высоких горизонтов. Однако и на средних горизонтах слоя, где обитает большая часть популяции чёрного палтуса, и на нижних его горизонтах, где формируются нерестовые скопления, в период с конца 1980-х гг. содержание кислорода снизилось примерно в 1,5 раза (рис. 4). На глубинах 800–1000 м за последнее десятилетие содержание кислорода упало с 1,2–1,4 мл/л в конце 2000-х гг. до 0,9 мл/л в 2018–2020 гг.

В изолированной от основного глубоководного бассейна впадине ТИНРО с максимальной глубиной 990 м, где также нерестится чёрный палтус, динамика содержания кислорода пока слабо изу-

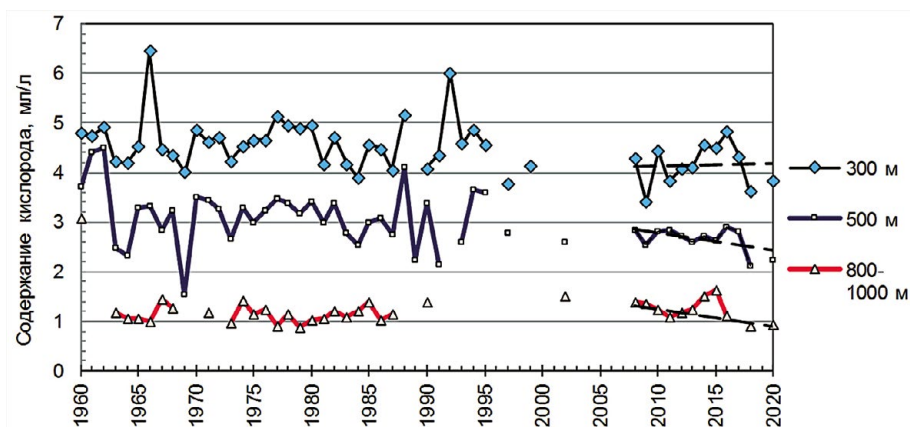


Рис. 4. Межгодовые изменения содержания растворенного кислорода на глубинах 300, 500 и 800–1000 м в северной части Охотского моря (50–55° с.ш. 150–155° в.д., см. схему на рис. 2) в апреле–мае, мл/л. Пунктиром показаны линейные тренды для последнего десятилетия. Ось x — годы.

чена. Плотность промежуточных вод здесь несколько меньше, чем в основном глубоководном бассейне, поэтому склоновая конвекция распространяется на большую глубину, до самого дна впадины, к тому же опустившиеся во впадину высокоплотные воды не выносятся из нее, что обуславливает в целом лучшую обеспеченность кислородом придонных горизонтов (рис. 5). С другой стороны, во впадине ТИНРО наблюдается резкая межгодовая изменчивость содержания кислорода, в зависимости от интенсивности вентиляции. Так, после холодных зим 2001–2002 гг. здесь наблюдалось значительное обновление придонных вод, с резким ростом содержания кислорода у дна (Недашковский и др., 2018), но в последующие годы содержание кислорода вновь сильно понизилось. В целом, в последние несколько десятилетий здесь также наблюдается тенденция к уменьшению содержания кислорода на глубинах свыше 500 м, и если в 1980-е гг. минимальное содержание кислорода составляло около 2,0 мл/л, то в 2010-е гг. — в среднем около 1,6 мл/л, а в 2020 г. эта величина снизилась до 1,2 мл/л.

На западнокамчатском и восточно-сахалинском участках склона изменения помесечных профилей батиметрическо-

го распределения палтуса обнаруживают сезонный ход. В период частых наблюдений (с мая по декабрь) их форма принципиально менялась между двумя сезонами: с мая по август (нагульный сезон) распределение палтуса по глубине характеризовалось одной вершиной, образуемой наиболее плотными скоплениями примерно посередине промежуточного слоя, а с сентября по январь (преднерестовый сезон) помимо этого, основного максимума плотности формировался дополнительный максимум плотности в нижней части промежуточного слоя, предположительно образуемый нерестующими особями (рис. 6). На североохотоморском склоне (к которому относится и западный склон впадины ТИНРО) сезонные перестройки батиметрического распределения не прослеживаются, в течение всего периода наблюдений сохранялся одновершинный профиль. Данных за зимне-весенний посленерестовый сезон во всех районах оказалось недостаточно для обобщения.

При рассмотрении динамики батиметрического распределения палтуса между десятилетиями, для повышения статистической достоверности для восточносахалинского и западнокамчатского участков склона профили распределе-

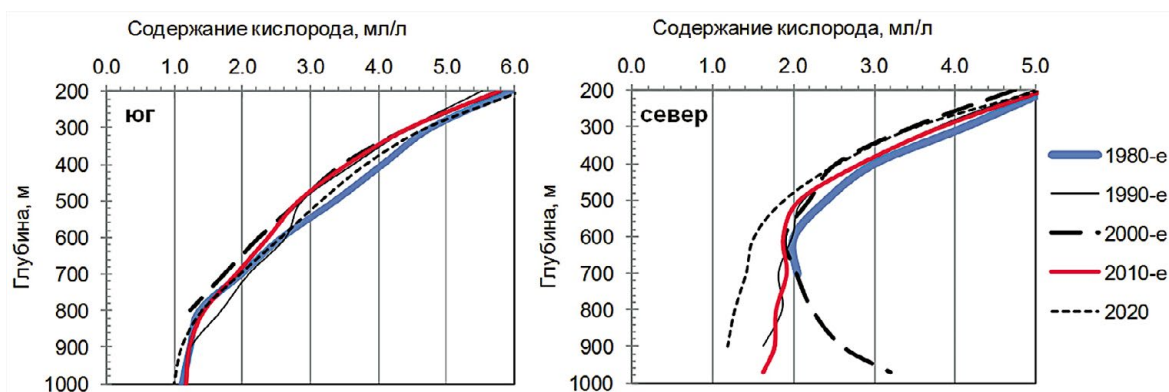


Рис. 5. Среднедекадные профили содержания растворенного кислорода на станциях с глубиной более 500 м в южной (52–55° с.ш. 152–155° в.д.) и северной (55–58° с.ш. 152–155° в.д.) частях нерестилища чёрного палтуса на континентальном склоне Камчатки.

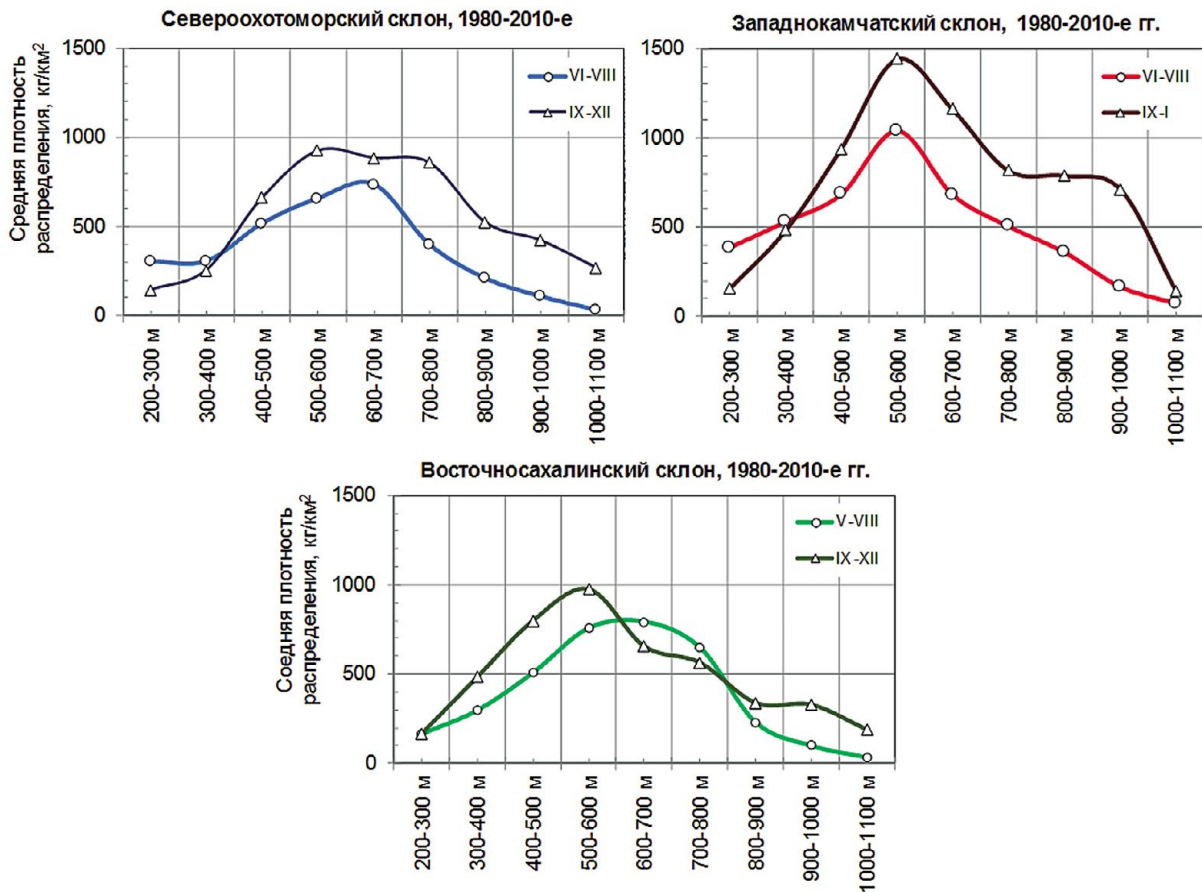


Рис. 6. Среднее по сезонам батиметрическое распределение охотоморского чёрного палтуса в последние десятилетия.

ния были осреднены в пределах нагульного и преднерестового сезонов, а для североохотоморского участка — за все месяцы (рис. 7, 8). От десятилетия к десятилетию распределение несколько меняется, однако однонаправленной тенденции изменения положения основных скоплений (максимумов профилей распределения) не прослеживается. К возможным последствиям деоксигенации промежуточных вод Охотского моря можно отнести лишь смещение преднерестовых скоплений палтуса с глубин 900–1000 м и более, где они наблюдались в 1980-е гг., как на западнокамчатском, так и на восточносахалинском участках, на изобаты 700–900 м. Хотя это перераспределение не коснулось изобат с наибольшей плотностью скоплений палтуса, оно проявилось и в динамике показа-

теля средней глубины его распределения в преднерестовый сезон (рис. 9). При этом средняя глубина распределения палтуса в нагульный сезон в течение четырёх десятилетий менялась незначительно, в узком диапазоне 550–620 м, и в последние десятилетия даже возросла по сравнению с концом XX в.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Судя по полученным результатам, деоксигенация оказывает влияние на распределение чёрного палтуса только на нижней периферии батиметрического диапазона его обитания, где содержание кислорода наиболее мало. Основная часть популяции палтуса обитает выше по склону, где содержание кислорода больше, поэтому начавшееся его умень-

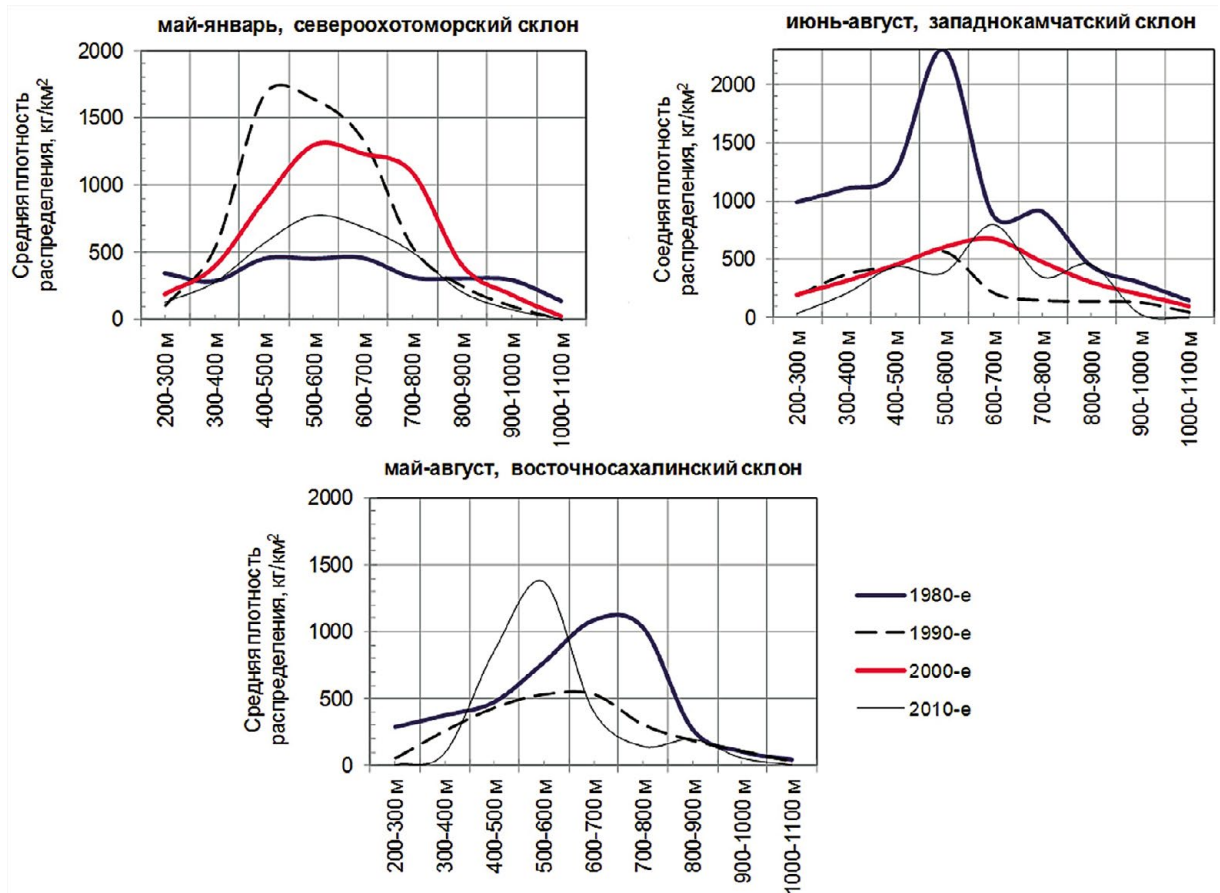


Рис. 7. Среднее по десятилетиям батиметрическое распределение нагульного чёрного палтуса, кг/км².

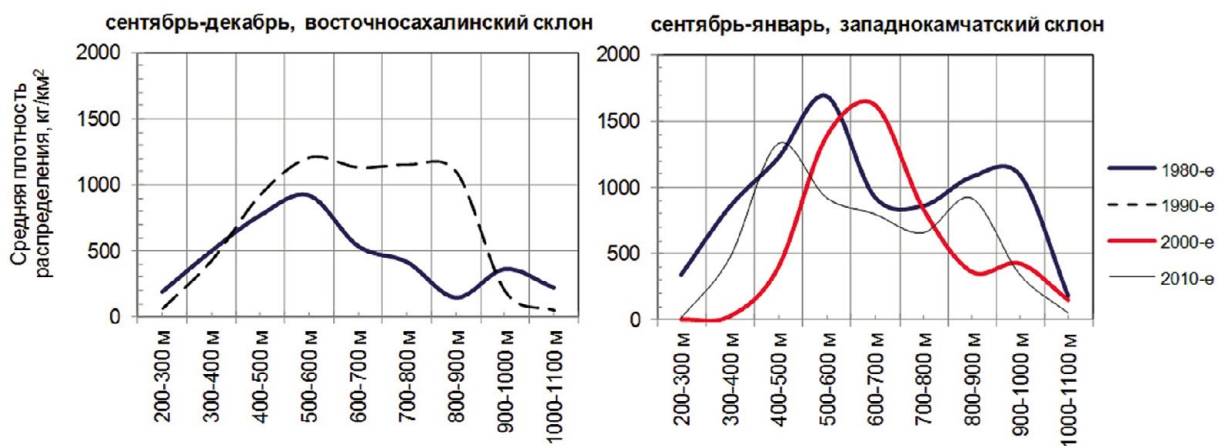


Рис. 8. Среднее по десятилетиям батиметрическое распределение нерестового чёрного палтуса, кг/км².

шение пока не привело к заметным последствиям.

Динамика промысла чёрного палтуса в Охотском море обычно не связы-

вается с изменениями кислородного режима среды его обитания, как и с изменениями других параметров среды, хотя история этого промысла знает взлёты

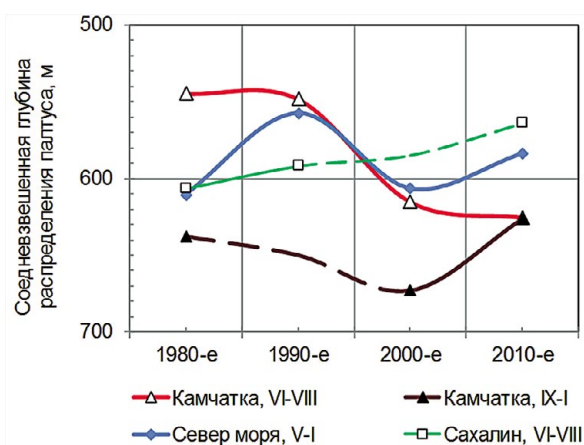


Рис. 9. Динамика средней глубины распределения охотоморского чёрного палтуса для наиболее обеспеченных данными районов и сезонов, по десятилетиям.

и падения. Добыча чёрного палтуса началась здесь в 1976 г. донными тралами, и в первые же два года только у западной Камчатки было добыто 30 тыс. т, что вдвое превысило промысловые возможности этого вида. После перелома конца 1970-х гг. уловы в этом районе снизились. В 1980-е гг. произошло некоторое восстановление запасов чёрного палтуса. Однако с 1992 г. российские рыбаки освоили лов чёрного палтуса ставными донными жаберными сетями, а с 1996 г. — и ярусами. Новая техника лова позволила расширить промысел за счет облова скоплений невысокой плотности, а также на недоступных для траления участках дна со сложным рельефом и грунтами. Это привело к новому снижению запасов чёрного палтуса в 1990-е гг., в итоге снизился и его вылов. В последние два десятилетия в Охотском море ежегодно добывалось от 8 до 11 тыс. т чёрного палтуса, запас этого вида находится на относительно низком уровне.

По данным о возрастном составе палтуса в траловых уловах известно, что урожайные поколения охотоморского чёрного палтуса форми-

вались в конце 1950-х — начале 1960-х гг. и во второй половине 1970-х — начале 1980-х гг., а в последние десятилетия урожайных поколений не было. То есть, современное депрессивное состояние популяции является следствием не только неумеренного промысла, но и недостаточного воспроизводства. Особенностью периода слабого воспроизводства является изменение условий в среде обитания палтуса (промежуточном слое моря) в сторону роста температуры, ослабления геострофического циклонического круговорота вод и деоксигенации, при этом деоксигенация наиболее заметна. Однако пока что ее негативное влияние на воспроизводство палтуса можно рассматривать лишь как гипотезу, для уверенного суждения об этом следует изучить данные о динамике его плодовитости или других репродуктивных показателей, которыми мы не располагаем.

В принципе, наблюдаемое перераспределение нерестовых скоплений чёрного палтуса на меньшие глубины, что на крутом континентальном склоне практически не сопровождается изменением их географического положения, позволяет палтусу полностью компенсировать снижение содержания кислорода. Уже на горизонтах 700–800 м признаков гипоксии пока нет: в 2010-х гг. содержание кислорода в районе нерестилищ у юго-западной Камчатки на этих горизонтах составляло порядка 1,5 мл/л, то есть больше, чем на горизонтах, где формировались преднерестовые скопления до начала процесса деоксигенации (900–1000 м), а на нерестилищах во впадине ТИНРО и на северо-западе моря кислорода было еще больше. Весьма вероятно, что связанные с климатическими изменениями вариации других факторов среды, как, например, ослабление циркуляции вод Охотского

моря и, соответственно, разноса икры и личинок из районов нереста, оказывают более значимое воздействие на воспроизводство и состояние запасов этого вида (Асеева, 2014; Кулик и др., 2020). То есть, видимый эффект деоксигенации промежуточных вод Охотского моря для местной популяции чёрного палтуса пока что ограничивается воздействием на батиметрическое распределение его преднерестовых скоплений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования влияния на охотоморскую популяцию чёрного палтуса процесса деоксигенации, наблюдаемого в промежуточном слое Охотского моря в связи с потеплением климата, установлено, что этот процесс пока не привел к принципиальным изменениям батиметрического распределения этого вида, но отмечено, что в последние десятилетия палтус избегает образовывать преднерестовые скопления на самых нижних горизонтах промежуточного слоя (ниже 900 м), где содержание кислорода упало ниже 1 мл/л, и нерестится на меньших глубинах. Процесс деоксигенации совпал с периодом слабого воспроизводства чёрного палтуса, за последние три десятилетия не появилось ни одного высокоурожайного поколения этой популяции, в результате чего она находится в устойчиво-депрессивном состоянии. Однако пока невозможно определить, связано ли ухудшение воспроизводства со снижением содержания растворенного кислорода на нерестилищах, за неимением данных о динамике плодовитости или других репродуктивных показателей палтуса. Кроме того, наблюдаемое перераспределение нерестовых скоплений палтуса на меньшие глубины полностью компенсирует тренд на снижение содержания кислорода.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотруднику ТИНРО Малыгину Егору Юрьевичу за квалифицированную помощь в работе с электронным архивом гидрохимических данных по Охотскому морю, что способствовало успеху исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асеева Н.Л. Влияние изменений циркуляции вод Охотского моря на запасы чёрного палтуса у восточного Сахалина // Материалы 16 конф. по промысловой океанографии. Калининград, 2014. С. 33.

Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Глебова С.Ю. и др. Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008–2018 гг.) // Изв. ТИНРО. 2019. Т. 197. С. 35–61.

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.

Кулик В.В., Пранц С.В., Будянский М.В. и др. Связь запасов чёрного палтуса в Охотском море с факторами внешней среды // Изв. ТИНРО. 2020. Т. 200. С. 58–81.

Недашковский А.П., Хен Г.В., Савельева Н.И. Гидрохимические особенности впадины ТИНРО (Охотское море) в аномально холодные годы // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 194. С. 86–98.

Николенко Л.П. Биология и промысел чёрного палтуса Охотского моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 1998. 23 с.

Новиков Н.П. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищепром, 1974. 308 с.

Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана (под редакцией Сапожникова В.В.). М.: ВНИРО, 2003. 202 с.

Шунтов В.П. Некоторые закономерности вертикального распределения чёрного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6. Вып. 1. С. 32–41.

Breitbart D., Levin L.A., Oeschies A., et al. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters // Science. 2018. V. 359. № 6371. eaam7240. doi:10.1126/science.aam7240.

Ito T., Minobe S., Long M.C., Deutsch C. Upper ocean O₂ trends: 1958–2015 // Geophys. Res. Lett. 2017. V. 44. № 9. P. 4214–4223. doi:10.1002/2017GL073613.

Ito T., Nenes A., Johnson M.S., Meskhidze N., Deutsch C. Acceleration of oxygen decline in the tropical Pacific over the past decades by aerosol pollutants // Nature Geoscience. 2016. V. 9. № 6. P. 443–447. doi:10.1038/ngeo2717.

Keller A.A., Simon V., Chan F., et al. Demersal fish and invertebrate biomass in relation to an offshore hypoxic zone along the US West Coast // Fisheries Oceanography. 2010. V. 19. № 1. P. 76–87. doi:10.1111/j.1365–2419.2009.00529.

de Mutsert K., Steenbeek J., Lewis K., et al. Exploring effects of hypoxia on fish and fisheries in the northern Gulf of Mexico using a dynamic spatially explicit ecosystem model // Ecological Modeling. 2016. V. 331. P. 142–150. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.10.013.

Schmidtke S., Stramma L., Visbeck M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades // Nature. 2017. V. 542. № 7641. P. 335–339. doi:10.1038/nature21399.

Townhill B.L., Pinnegar J.K., Righton D.A., Metcalfe J.D. Fisheries, low oxygen and climate change: how much do we really know // J. Fish Biology. 2017. V. 90. P. 723–750. doi:10.1111/jfb.13203.

Wishner K.F., Outram D.M., Seibel B.A., Daly K.L., Williams R.L. Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion // Deep-Sea Research Part I. 2013. V. 79. P. 122–144. doi:10.1016/j.dsr.2013.05.012.

**BATHYMETRIC DISTRIBUTION OF GREENLAND
HALIBUT *REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES*
IN CONDITIONS OF DEOXYGENATION IN THE
INTERMEDIATE LAYER OF THE OKHOTSK SEA**

© 2021 y Y.I. Zuenko, N.L. Aseeva, V.I. Matveev

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

Bathymetric distribution of greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* at the continental slope of the Okhotsk Sea is considered on the data of trawl surveys collected in 1980–2010s. This period is distinguished by prominent tendency to winter warming, with the ice cover decreasing and weakening of slope convection that ventilates the intermediate layer, accompanied by depletion of dissolved oxygen at the depths of halibut habitat below of 300–400 m, on average from 3,24 mL/L in 1970s to 2,68 mL/L in 2010s at the 500 m depth (to 2,25 mL/L in 2020). The deoxygenation is potentially unfavourable for deep-water species, which could be forced to leave the layers with oxygen content below the values dangerous for them. Within annual cycle of bathymetric migration, the deepest aggregations of greenland halibut are formed by large-sized adult fish at the depth up to 1000 m at Kamchatka in their pre-spawning and spawning periods (fall–winter), whereas a larger part of the population concentrates in feeding aggregations at shallower depths. Redistribution of the spawning aggregations from the depth of 900–1000 m to upper isobaths is observed in the last decades that could be caused by depletion of oxygen in this layer to the values <1 mL/L. However, the densest feeding aggregations at the depth of 400–700 m did not shift up, in spite of lower oxygen, but even were found deeper in the 2000–2010s (below 600 m) than in the 1970–1990s (500–600 m). So deoxygenation in the core of the intermediate layer was not critical for greenland halibut, though the same process in the deepest portion of this layer caused its partial bathymetric redistribution. The process of deoxygenation coincided with period of weak reproduction of greenland halibut: any strong year-class did not appear in three last decades, and its population came into stable depression. However, this depression is unlikely caused by lack of oxygen, so far as redistribution of the spawners to the upper isobaths compensates completely the oxygen depletion.

Key words: greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*, bathymetric distribution, spawning aggregation, deoxygenation, climate warming, Okhotsk Sea.